

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р  
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

---

НОВАЯ СЕРИЯ № 92

# Ф А У Н А С С С Р

## МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Том III, вып. 2

*И. М. ГРОМОВ, Д. И. БИБИКОВ, Н. И. КАЛАБУХОВ,  
М. Н. МЕЙЕР*

НАЗЕМНЫЕ БЕЛИЧЬИ (MARMOTINAE)



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
МОСКВА · 1965 · ЛЕНИНГРАД

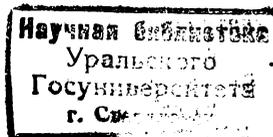
591  
Ф 284

Главный редактор

Акад. Е. Н. Павловский

Редакционная коллегия

акад. *Б. Е. Быховский, И. М. Громов, А. С. Мончадский*  
*О. А. Скарлато, А. А. Стрелков* (редактор тома),  
*А. А. Штакельберг*



582315

Светлой памяти

АННЫ СЕМЕНОВНЫ СТРОГАНОВОЙ

вместе с которой была задумана и печата  
эта работа

а в т о р ы

## ПРЕДИСЛОВИЕ

После мышеобразных грызунов беличьи стоят на втором месте среди *Rodentia* по обилию видов и тому значению, которое они имеют для человека. Для наземных беличьих, объединяемых в подсемейство *Marmotinae*, это последнее особенно существенно. Среди этих животных имеются важные вредители сельскохозяйственных культур и пастбищ, природные носители возбудителей чумы и некоторых других природноочаговых заболеваний человека и домашних животных, промысловые виды. Сравнительно крупные размеры и возможность легко наблюдать в природе в связи с открытым, дневным образом жизни, наличие у многих видов таких интересных биологических явлений, как спячка, хорошо выраженные приспособительные особенности во внешнем строении и поведении наряду с необходимостью разработки действенных способов истребления и ограничения численности вредных видов породили обширную литературу, посвященную представителям этого подсемейства. Наименее изученными оставались до последнего времени вопросы систематики и филогении группы, а также диагностики, создававшие трудности в определении ряда форм.

С конца Великой Отечественной войны с несколькими перерывами я занимался систематикой главным образом ископаемых неогеновых форм наземных беличьих и при изучении их антропогеновых представителей неоднократно обращался к современным видам, по преимуществу голарктическим. За это время практически все сколько-нибудь существенные материалы по ископаемым *Marmotinae* фауны СССР прошли через мои руки, а часть из них была мною собрана во время специальных экспедиционных поездок. Широкие связи с палеотериологами Восточной Европы дали возможность обработать основные коллекции, находящиеся в Польше, ЧСР, ГДР, а в Венгерской Народной Республике я дважды за послевоенное время работал в хранилищах палеонтологических коллекций в Будапеште и посетил все основные местонахождения ископаемых млекопитающих этой страны.

В результате после изучения коллекций по современным видам в ЗИН АН СССР, Зоологическом музее МГУ и Институте зоологии АН Каз. ССР, а также проработки литературных источников у меня сложилось вполне определенное представление о естественной системе подсемейства, родственных связях и таксономическом уровне многих форм, в основном палеарктических, которые могут служить основой для дальнейшей разработки указанных вопросов.

Моя первоначальная работа в качестве палеотериолога-систематика не могла, разумеется, не наложить отпечаток на всю работу в целом. Для того чтобы выдержать принятый для издания план изложения, пришлось привлечь к написанию отдельных разделов специалистов, в основном из числа занимающихся вопросами биологии и экологии. Естественно, что несмотря на достаточно «жесткое» редактирование этих разделов они сохранили стиль изложения, свойственный их авторам и некоторую неизбежную разноплановость. Однако и в тех частях, которые написаны мной, по-видимому, достаточно отчетливо видны особенности подхода к материалу, свойственные палеотериологу. В этом случае попытка разработки единой филогенетической системы современных и ископаемых представителей накладывает на исследование отпечаток кажущейся излишней скрупулезности морфологических описаний. Они непривычны для териологов, не владеющих палеонтологическим материалом или не имеющим вкуса к его исследованию, хотя и совершенно неизбежны. Оказываясь ограниченным спецификой материала как в отношении собственно морфологических данных, так и в возможностях привлечения иных критериев, характеризующих таксономические категории, автор вынужден обратить особо пристальное внимание на мелкие детали строения, в особенности зубов, обычно не используемые систематиками современных форм.

Сказанное не могло, разумеется, не отразиться и на моем представлении об объеме таксономических единиц на уровне вид—подвид.

Наблюдая сочетание двойной изменчивости во времени и пространстве, поневоле обращаешь особое внимание на постепенность в развитии вида. Разнокачественные этапы этого процесса, к сожалению, недостаточно оттеняются териологами, чаще всего абсолютизирующими другую сторону процесса видообразования — наличие разрыва («хиатуса») в признаках, отличающих близкородственные виды. Термины «предвид» и «надвид», которые пришли на смену более неопределенному представлению о «хороших» и «плохих» видах, — свидетельство попыток выйти из затруднения путем введения новых терминов, отражающих прерывистую непрерывность процесса.

Я не склонен придерживаться широкой трактовки объема вида в системе изученного подсемейства, и это отчетливо сказалось, в частности, на моем представлении о числе видов сусликов и сурков в фауне СССР, вопросе спорном, в решении которого териологи, как мне кажется, часто придерживаются принципа удобства различия в ущерб детальному изучению признаков этого последнего.

Мне думается, что в современной териологии мы вообще уже находимся на пороге новой волны «дробительства», порожденной генетико-биологическими фактами, подтвержденными данными палеотериологии.

Исследования последних лет показывают, что не так уж редки случаи, когда генетическая изоляция, возникающая в процессе дивергентной эволюции близких форм грызунов, сопровождается отсутствием «хиатуса» в обычно изучаемых систематиками морфологических признаках, в особенности строения скелета, и в этом случае несомненные виды «выглядят» как подвиды. Число таких скрытых видов бесспорно больше, чем это нам сейчас известно. С другой стороны, прослежены и случаи стапавления и постепенного развития признаков морфологического разрыва, находящихся в различной комбинации с той или иной степенью экологического и географического обособления. Таким образом, ни частичное захождение ареалов, ни образование узкой зоны, заселенной «переходными» особями

или явными гибридами, не могут сами по себе служить препятствием для признания видовой самостоятельности таких форм.

Насколько мне известно, для наземных беличьих пока не выявлено случаев наличия генетической изоляции, не сопровождающейся разрывом в обычно исследуемых морфологических признаках. Как и многие другие териологи-систематики, я также не имел возможности провести хромосомный анализ исследованных форм. Однако вся совокупность известных фактов такого рода, установленных для так называемых мышевидных грызунов (Воронцов, 1960, и др.), позволяет мне считать себя в праве придерживаться упомянутой «узкой» трактовки вида в систематической части работы.

Сказанное, разумеется, значительно затрудняет распознавание видовой принадлежности и установление таксономического ранга для ископаемых остатков *Marmotinae*, совокупность необходимых признаков которых изначально неполна, а сами остатки зачастую в различной степени разновозрастны (например, в случае вторичного переотложения) и даже серийный материал не снимает этих затруднений. В результате, в отличие от мелких мышеобразных грызунов, наземные беличьи оказываются пока малоприспособными для обоснования так называемой «тонкой стратиграфии» континентальных отложений, приближаясь в этом отношении к многим представителям ископаемой макротерофауны.

В настоящей работе подсемейство рассмотрено в объеме мировой фауны до уровня подродов, из числа которых хотя бы по одному виду известно мне на основании непосредственного изучения (исключение — подрод *Rupestes*). Об ископаемых формах Нового Света и некотором числе палеарктических я сужу лишь на основании литературных данных. Не приходится разъяснять, какие возможности оплошечит такое положение, однако вряд ли было бы правильным отказываться на этом основании от ревизии; я думаю, что не может быть единой оценки целесообразности проведения подобной работы и в каждом отдельном случае этот вопрос, как и степень допустимой детализации исследований, должен решать сам специалист.

Для родов, представленных в фауне СССР, дается обзор всех видов, однако более подробная их характеристика и биологические очерки приводятся только лишь для палеарктических, в особенности для видов отечественной фауны. Подвиды видов, обитающих в СССР, но распространенные за пределами нашей страны, только перечисляются.

Териолог, углубленно работающий по преимуществу в области систематики, во многих случаях сам уже не в состоянии вести экологические исследования, а вынужден ограничиваться тем, что находится в курсе новейшей литературы по изучаемой им группе. Это в особенности касается специалистов по грызунам. Поэтому написание биологических разделов в таких всесторонних монографиях, какими должны быть выпуски «Фауны», тем же автором, что и систематико-филогенетических и морфологических, становится немислимым, если не идти по линии чисто литературной компиляции.

Настоящая монография была задумана как совместная работа с покойной А. С. Строгановой, имевшей большой опыт в изучении биологии наземных беличьих, который она должна была пополнить специальными исследованиями малоизученных видов. Преждевременная смерть помешала ей выполнить намеченный объем работы, столь удачно начатый в 1960 г. изучением биологии реликтового суслика. В написании биологических очерков видов рода *Citellus* основная тяжесть легла на М. Н. Мейер (ЗИН АН СССР). Ею были использованы черновые руко-

писные материалы А. С. Строгановой, литературные данные, частью сведения Б. П. Скворцовым, и собственные материалы по двум видам. Очерк биологии бурундука (в значительной степени по своим данным) и желтого суслика (по данным литературы) составлены Е. М. Снигиревской. Д. И. Бибиков (Среднеазиатский противочумный институт) любезно согласился передать мне для опубликования биологические очерки сурков, написанные им для его докторской диссертации. Стремясь возможно больше выдержать единство всех этих очерков, я сильно сократил последние, преимущественно за счет деталей, касающихся вопросов возрастного состава и популяции и ее динамики, имеющих первостепенное значение для решения эпизоотических вопросов, но играющих подчиненную роль в плане монографии по фауне. Часть морфологического очерка, касающаяся строения посткраниального скелета, написана Р. С. Поляковой (ЗИН АН СССР). Наконец, мой уважаемый учитель профессор Н. И. Калябухов, написал по моей просьбе очерк значения наземных белчиных для человека, существенно дополняющий краткие данные, приведенные в повидовых описаниях, и особенно ценный в его эпидемиологической части.

Большинство рисунков выполнено художницей отделения млекопитающих ЗИН АН СССР С. Л. Шмулювич, часть заимствована из литературных источников, в том числе из первого тома определителя «Млекопитающих фауны СССР» (1963), где многие из них принадлежат тому же исполнителю. Авторство фотографий всюду указано. За передачу для опубликования ряда оригинальных снимков я весьма признателен Д. И. Бибикову, Н. Д. Митрофанову, В. С. Петрову, В. И. Телегину, А. Талебаеву и Б. С. Юдину, причем первому также и за то, что он взял на себя труд их сбора.

Я должен также специально поблагодарить всех лиц, благодаря любезному содействию которых я имел возможность ознакомиться с оригинальными материалами по современному, и в особенности по ископаемому наземному белчиному: д-р М. Кретцой (Геологический институт, Будапешт), д-р Д. Яношши (Естественно-Исторический музей, Будапешт), д-р К. Ковальский (Институт зоологической систематики, Краков), д-р Р. Мусил (Естественно-Исторический музей, Брно), Р. Ангерманн (Зоологический институт и Музей университета им. Гумбольдта, Берлин), д-р М. Дегербёлл (Зоологический музей университета, Копенгаген), д-р Р. Гофманн (университет штата Монтана, США), В. А. Топачевский (Институт зоологии, Киев), А. И. Шевченко (Геологический институт, Киев), М. В. Васильева (Зоологический музей МГУ, Москва), Л. И. Галкина (Институт биологии СО АН СССР, Новосибирск), А. А. Слудский (Институт зоологии, Алма-Ата), Э. А. Вангенгейм и Л. И. Алексеева (Геологический институт, Москва).

Сотрудники отделения млекопитающих ЗИН АН СССР: Г. И. Баранова, М. Н. Наумова и В. А. Фоканов оказывали мне постоянную действенную помощь в процессе работы и редактирования рукописи; в частности, В. А. Фоканов взял на себя задачу просмотра и упорядочения библиографии.

С моей дорогой матерью, В. И. Громовой, я, как и раньше, постоянно консультировался при написании работы, а профессор А. А. Стрелков (ЗИН АН СССР) оказал мне, подобно и многим другим авторам «Фауны», неоценимую помощь при редакционной подготовке рукописи.

Всем этим лицам приношу мою искреннюю благодарность.

Здесь также следует дать некоторые методические разъяснения. Я пользуюсь общепринятыми обозначениями отдельных элементов ко-

ронки зубов, которые, в частности, приведены мной в томе «Основ палеонтологии», посвященном млекопитающим (1962), с дополнениями (для гребней и углублений) по А. Вуду (Wood, 1962). Методика измерений (рис. 1) та же, что принята мной ранее (Громов, 1961б); по сравнению с общепринятой она несколько приспособлена к особенностям сохранности ископаемых остатков; неименованные цифры в тексте являются индексами, которые даются (там, где нет специальной оговорки) в отношении

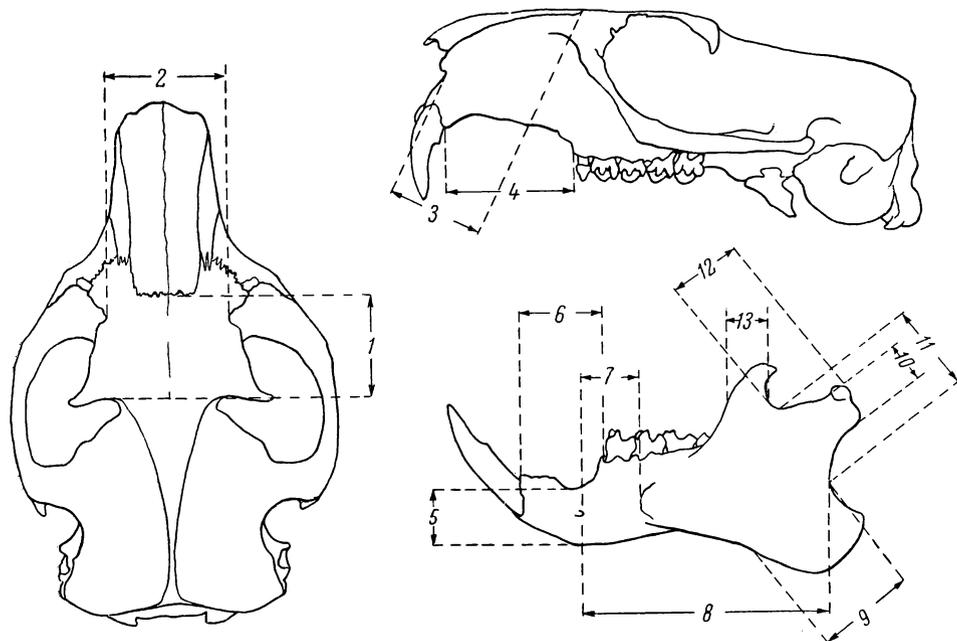


Рис. 1. Схема основных промеров черепа наземных беличьих.

1 — длина лба; 2 — ширина его между надглазничными вырезками; 3 — косая длина лицевой части; 4 — длина верхней диастемы; 5 — высота резцового отдела на уровне подбородочного отверстия; 6 — длина нижней диастемы; 7 — наименьшее расстояние между подбородочным отверстием и краем массивной площадки; 8 — то же, до края задней вырезки; 9 — ширина основания углового отдела; 10 — наименьшая ширина сочленовного отростка под головкой; 11 — ширина основания сочленовного отростка; 12 — длина его; 13 — ширина основания венечного отростка.

к альвеолярной длине зубных рядов; средние набраны курсивом; если число экземпляров ( $n$ ) не указано, то оно равно десяти.

Увеличение указано в подписях к рисункам (кроме копийных). Там, где соответствующих показателей не проставлено (в основном при изображениях зубов), следует иметь в виду, что для крупных форм (сурки, крупные виды сусликов) оно приблизительно трехкратное, для мелких составляет около 6.5 раза (точнее 3.3 и 6.7).

Последовательность изложения материала в систематическом разделе соответствует моим представлениям об эволюции группы, и все современные таксономические категории расположены от более примитивных к более прогрессивным; к сожалению, из-за трудности составления сопоставимых характеристик для ископаемых и современных форм этот принцип удалось выдержать далеко не всюду. Таким образом, в разделе, посвященном, например, роду *Citellus*, подрод *Urocitellus* предшествует типичному подроду, а в пределах последнего первым рассматривается не тип рода — европейский суслик (*C. citellus* L.), а реликтовый суслик (*C. relictus*

Kaschk.), имеющий черты сходства с видами подрода *Urocitellus*. Для последнего случая и аналогичных ему мной принято обозначение подродовой принадлежности с приставкой «aff.» (affinis) к подродовому названию. Оно употребляется в открытой палеозоологической номенклатуре в случае недостатка исследуемого материала и невозможности точно определить таксономический уровень наблюдаемых различий и их надежность и, соответственно, систематическую принадлежность остатков. Таким образом, полное написание латинского названия для того же реликтового суслика будет: *Citellus* (aff. *Urocitellus*) *relictus* Kaschk. Строго говоря, такое обозначение не вполне законно и для данного случая требовалось бы ввести специальный термин, чего, однако мной не сделано. В то же время обозначение «conf.» (conformis), как и «aff.» во всех случаях, кроме упомянутого, применяется в строгом соответствии с номенклатурными правилами.

При обозначении геологического возраста я следую схеме трехчленного деления плейстоцена (ранний, средний, поздний), принимая, что фауна из виллафранкских отложений и их аналогов (вилланьские (местонахождения 3—5) отложения Венгрии, хапровские и верхнекуяльницкие в СССР) относится к позднему плиоцену, и четырехчленного (древний, ранний, средний и поздний) для голоцена.

В библиографии приведены только цитированные работы. Административное деление СССР дается по состоянию на 1 мая 1964 г.

И. М. Громов.

---

## СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ

### Подсемейство MARMOTINAE Росонок

#### Триба **Tamiini** Black

Род <i>Tamias</i> Illiger . . . . .	124
Подрод <i>Eutamias</i> Trouessart . . . . .	125
<i>Tamias (Eutamias) sibiricus</i> Laxmann . . . . .	126
Подрод <i>Tamias</i> Illiger . . . . .	134
Род <i>Sciurotamias</i> Miller . . . . .	135
Подрод <i>Sciurotamias</i> Miller . . . . .	135
Подрод <i>Rupestes</i> Thomas . . . . .	137
† Подрод <i>Csakvaromys</i> Kretzoi . . . . .	137

#### Триба **Otospermophilini** I. Gromov nom. nov.

† Род <i>Miospermophilus</i> Black . . . . .	141
† Род <i>Protospermophilus</i> Gazin . . . . .	142
† Род <i>Paenemarmota</i> Hibbard et Schultz . . . . .	144
Род <i>Otospermophilus</i> Brandt . . . . .	145
† Подрод <i>Pliocitellus</i> Hibbard . . . . .	147
† Подрод <i>Pliocitelloides</i> I. Gromov subgen. nov. . . . .	148
Подрод <i>Otospermophilus</i> Brandt . . . . .	150
Подрод <i>Callospermophilus</i> Merriam . . . . .	150
Род <i>Xerospermophilus</i> Merriam . . . . .	151
Род <i>Ammospermophilus</i> Merriam . . . . .	152
Род <i>Ictidomys</i> Allen . . . . .	153
Подрод <i>Ictidomys</i> Allen . . . . .	154
Подрод <i>Poliocitellus</i> Howell . . . . .	155

#### Триба **Citellini** I. Gromov nom. nov.

? Род <i>Paracitellus</i> Dehm . . . . .	157
Род <i>Citellus</i> Oken . . . . .	160
Подрод <i>Urocitellus</i> Obolensky . . . . .	160
<i>C. (U.) undulatus</i> Pallas . . . . .	162
† <i>C. (conf. Urocitellus) primigenius</i> Kormos . . . . .	173
† <i>C. (conf. Urocitellus) nogaici</i> Topatschevsky . . . . .	178
† <i>C. (U.) polonicus</i> I. Gromov sp. nov. . . . .	182
<i>C. (U.) parryi</i> Richardson . . . . .	184
† <i>C. (U.) glacialis</i> Vinogradov . . . . .	193
<i>C. (aff. Citellus) columbianus</i> Ord . . . . .	196
Подрод <i>Citellus</i> Obolensky ex Oken . . . . .	197
<i>C. (aff. Urocitellus) relictus</i> Kaschkarov . . . . .	198
<i>C. (aff. Urocitellus) richardsonii</i> Sabine . . . . .	206
<i>C. (C.) beldingii</i> Merriam . . . . .	207
<i>C. (C.) armatus</i> Kennicott . . . . .	207
<i>C. (C.) alaschanicus</i> Büchner . . . . .	208
<i>C. (C.) townsendii</i> Bachman . . . . .	210
<i>C. (C.) washingtoni</i> Howell . . . . .	211
<i>C. (C.) brunneus</i> Howell . . . . .	211
<i>C. (C.) suslicus</i> Gldenstaedt . . . . .	212

† <i>C. (C.) citelloides</i> Kormos . . . . .	219
† <i>C. (C.) severskensis</i> I. Gromov sp. nov. . . . .	225
<i>C. (C.) citellus</i> L. . . . .	232
<i>C. (C.) xanthoprymnus</i> Bennet . . . . .	237
<i>C. (C.) tologotus</i> Erbajeva et Pocatilov . . . . .	242
<i>C. (C.) dauricus</i> Brandt . . . . .	244
<i>C. (C.) musicus</i> Menetrie . . . . .	249
† <i>C. (conf. Citellus) musicoides</i> I. Gromov . . . . .	255
<i>C. (aff. Colobotis) pygmaeus</i> Pallas . . . . .	257
Подрод <i>Colobotis</i> Brandt . . . . .	276
<i>Citellus (Colobotis) fulvus</i> Lichtenstein . . . . .	278
<i>C. (C.) major</i> Pallas . . . . .	290
† <i>C. (C.) superciliosus</i> Kaup . . . . .	297
<i>C. (C.) erythrogeus</i> Brandt . . . . .	315
<b>Триба Marmotini Simpson (partim!)</b>	
† Род <i>Palaeartomys</i> Douglass . . . . .	328
† Род <i>Arctomyoides</i> Bryant . . . . .	329
Род <i>Marmota</i> Blumenbach . . . . .	330
<i>M. himalayana</i> Hodgson . . . . .	332
<i>M. bobac</i> Müller . . . . .	337
<i>M. baibacina</i> Kastschenko . . . . .	356
<i>M. sibirica</i> Radde . . . . .	387
<i>M. camtschatica</i> Pallas . . . . .	400
<i>M. menzbieri</i> Kaschkarov . . . . .	415
<i>M. marmota</i> L. . . . .	426
<i>M. caligata</i> Eschscholz . . . . .	430
<i>M. olympus</i> Merriam . . . . .	433
<i>M. vancouverensis</i> Swarth . . . . .	433
<i>M. caudata</i> Geoffroy . . . . .	434
<i>M. flaviventris</i> Audubon et Bachman . . . . .	449
<i>M. monax</i> L. . . . .	451
<b>Триба Cynomiyini I. Gromov nom. nov.</b>	
Род <i>Cynomys</i> Rafinesque . . . . .	454
Подрод <i>Cynomys</i> Rafinesque . . . . .	454
Подрод <i>Leucocrossuromys</i> Hollister . . . . .	455

## ВВЕДЕНИЕ

### НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОБРАЗА ЖИЗНИ НАЗЕМНЫХ БЕЛИЧЬИХ

Подсемейство наземных беличьих (*Marmotinae*) представлено, с одной стороны, грызунами, жизненная форма которых близка к таковой лазающих представителей родственного подсемейства древесных беличьих *Sciurinae*, ведущих наземно-древесный образ жизни и сравнительно универсальных по характеру приспособления, каковы *Tamias*, *Sciurotamias* и *Otospermophilus*, а с другой стороны — такими специализованными норниками, как *Citellus*, *Cynomys* и *Marmota*. Отдельные особенности строения и поведения первых сохраняются также и у более примитивных представителей второй группы, например, у длиннохвостых сусликов подрода *Urocitellus* или бурундукообразных американских сусликов рода *Ammospermophilus*. Можно считать вероятным, что в основе филогенетического древа подсемейства *Marmotinae* находятся грызуны, приспособительный тип которых представлен современным бурундуком и сходными с ним формами и который явился исходным при эволюции как в направлении древесных *Sciurinae* и *Xerinae*, так и типичных норников, — группы, наиболее характерной для рассматриваемого подсемейства.

*Marmotinae* населяют преимущественно открытые ландшафты гор и равнин умеренного пояса; небольшое число видов проникает в области субтропического и тропического поясов равнин, а также субарктического и их горных аналогов. У менее специализованных представителей подсемейства сохранилась разная степень привязанности к полузакрытому — лесостепному и в меньшей степени лесотундровому ландшафтам, а у отдельных родов и видов и к лесу собственно. Оптимальными местообитаниями открытого ландшафта служат такие, где сочетаются благоприятные условия норения и перезимовывания в норах с достаточной продолжительностью вегетационного периода, за время которого животные успевают запасти корм или накопить жир для перенесения холодного времени года. У ряда форм необходимым дополнительным условием является возможность осуществления зрительной и звуковой связи между животными отдельных поселений. Чем ограниченнее площадь подобных местообитаний, тем более четко выражен колониальный образ жизни. У наземных беличьих, населяющих полузакрытые и закрытые ландшафты, наблюдаются все переходы от одиночного образа жизни до образования «рыхлых» колоний, когда определяющими оказываются оба первых фактора.

Основной тип убежища — норы, где животные размножаются, укрываются от врагов и переживают неблагоприятное время года. У менее специализованных *Marmotinae* норы не столь глубоки, проще устроены; часть времени зверьки проводят в наземных или даже надземных гнездах, а у некоторых *Otospermophilini* эволюция в «беличьем» направлении зашла столь далеко, что зверьки приносят и выкармливают детенышей

в гнездах, расположенных на деревьях. У типичных норников различают два типа подземных убежищ — постоянные и временные норы. В случае, если возможности рытья не ограничены особенностями местообитания (мало мест с достаточным слоем мелкозёма, близки грунтовые воды или вечная мерзлота), постоянные норы бывают зимовочными и выводковыми. Среди временных нор различают кормовые и более просто устроенные защитные. Часть временных нор может превращаться в постоянные, а некоторые из числа этих последних — во временные; при высоких плотностях поселения подземные ходы постоянных нор могут соединяться между собой. Глубина нор, число и размеры камер, характер и количество подстилки в них, а также «архитектура» самих ходов зависят от размера животного, назначения норы или камеры и экологических особенностей вида. В трибе *Tamini* и у многих представителей трибы *Otospermophilini* ходы располагаются близко к поверхности, мало или вовсе не проникая в подпочву, или даже прокладываются в трухлявой сердцевине упавших стволов. Для гнезд используются различные пустоты, или они помещаются в укрытиях на поверхности почвы, а у некоторых из числа белкообразных американских мармотин — на деревьях, на высоте до 6 м. У типичных норников, например в трибе *Marmotini*, глубина нор достигает 6 м, а общая длина может превышать 100 м. У ряда видов хорошо выражена смена нор, связанная с сезонной сменой кормовых условий, а также зависящая от того, что места, наиболее благоприятные для питания и зимовки, особенно после ее окончания, не совпадают. У ряда видов, в том числе и у типичных норников, в разной степени выражен инстинкт изоляции своих подземных жилищ путем закрытия входных отверстий или изолирования камер земляными, растительными или смешанными, растительно-земляными, «пробками» на зиму или на неблагоприятное время дня (ненастье, жаркие часы).

Все виды в основном растениеядны. Животная пища (главным образом беспозвоночные) играет большую роль у менее специализированных представителей семейства, тогда как у типичных норников примесь ее невелика и она чаще встречается в те сезоны, когда зверьки вообще ощущают недостаток пищи (например, после выхода из спячки), недостаток белкового корма (период беременности) или влаги (у пустынных видов в жаркие месяцы года). Для менее специализированных форм характерно также питание в течение всего года более концентрированными кормами, семенами и плодами. Большинство же питается вегетативными частями растений, а семена служат лишь сезонным наживочным кормом. В состав поедаемых растений входит большая часть видов окружающей растительности; обычно среди них имеется небольшое число предпочитаемых. Сезонная смена кормов определяется ходом вегетации отдельных видов. Зверьки избирательно скусывают молодые побеги, особенно генеративные, а также цветы и созревающие семена. Такое выедание наиболее питательного и сочного корма обеспечивает и необходимый водный баланс, так как большинство наземных белчих либо не пьет воду совсем, либо пьет ее очень мало. Оно определяет и своеобразный характер «потравы», который зверьки причиняют пастбищам, резко отличный от воздействия на них копытных. В зависимости от величины животного поедается от 110 до 2500 г зеленой растительной массы в сутки. Запасы известны для *Tamini* и многих *Otospermophilini*; они состоят преимущественно из семян и плодов трав, деревьев и кустарников. Типичные норники, как правило, запасов не делают. Лишь у небольшого числа видов, в том числе и в трибе *Citellini*, в особенности у более примитивных ее представителей, в слабой степени выражен инстинкт запасаания. Запасы

используются в основном в малокормный период, в особенности сразу же после пробуждения от спячки или во время вынужденного перерыва активности. Лишь у немногих незимоспящих форм запасы, как и у белки, используются в зимнее время.

Зимняя спячка прерывистая (некоторые бурундуки, луговые собачки), у настоящих норников обычно непрерывная, длительностью до 8 месяцев. У пустынных и полупустынных форм она нередко начинается летним тепловым оцепенением (у ряда видов наблюдается не каждый год или выражается лишь резким снижением активности), переходящим в зимний сон. Животные залегают поодиночке, парами, семьями или по несколько семей в одной норе. Пробуждение может происходить и до появления на поверхности, а у сурков на это время даже приходится спаривание. Выход из спячки обычно совпадает с первыми теплыми бесенними днями и появлением растительности, вегетирующей на проталинах. Первое время зверьки не питаются свежим кормом, расходуя сохранившиеся с осени кормовые или жировые запасы. У большинства *Marmotinae* через несколько дней после выхода начинается гон. Продолжительность беременности в среднем около четырех недель (22—35 дней). Менее специализованные виды приносят два помета в году, причем некоторые из них второй помет — лишь в благоприятные годы. Большинство же наземных беличьих имеет один помет в году. Число молодых больше у мелких видов и меньше у крупных. Так, у сурков оно чаще всего 4—6, у луговых собачек — 5—7, у сусликов — 6—8. Считается, что у некоторых американских *Tamini* часть прибылых зверьков в отдельные годы может уже размножаться осенью в год своего рождения. Половозрелость у большинства наступает на вторую весну, у более крупных — на третью и даже четвертую, причем у части особей эти сроки могут сдвигаться на один сезон в зависимости от кормовых условий и условий зимовки предшествующего года и сроков появления выводка. Наиболее «позднеспелы» сурки. В отличие от других наземных беличьих молодые у них не расселяются, а остаются зимовать вместе с родителями до появления нового выводка. В период расселения молодых зверьков гибнет половина и более животных. Возрастной состав популяции сильно изменчив, отражая совокупность особенностей периода размножения последних лет, условий зимовки и воздействия человека. *Marmotinae*, ведущие наземно-древесный образ жизни, способны к выселениям на дальние расстояния, никогда впрочем не достигающие таких, как у *Sciurinae*. Норники расселяются медленнее, однако, по данным кольцевания, отдельные особи, преимущественно прибылые, уходят за год на 4—5 км от места их рождения.

Интенсивному истреблению со стороны дневных хищных птиц подвергаются виды открытых ландшафтов. Основными врагами являются орлы, для некоторых из них суслики и сурки служат основной пищей. Играют существенную роль в питании млекопитающих семейства куньих, в том числе и промысловых видов. Среди паразитов известны блохи, живущие в основном в гнездах, несколько видов иксодовых клещей, небольшое число видов низших клещей и вшей. В качестве массовых паразитов отмечены некоторые круглые черви. Обитатели лесных и полудесных ландшафтов известны в качестве природных носителей возбудителя энцефалитов, а открытого ландшафта — чумы, причем ряд видов — в качестве основных носителей этого заболевания. Вредят на пастбищах выеданием ценных кормовых растений. В полупустынных и пустынных ландшафтах могут улучшать своей роющей деятельностью процесс почвообразования.

Значительное число наземных беличьих — второстепенные промысловые виды: используется шкурка и жир; мясо многих видов съедобно. Основными вредителями сельскохозяйственных культур являются суслики, а также некоторые из числа наиболее специализированных норников в трибе *Otospermophilini*. Интенсивно истребляются с применением химических, механических и бактериологических средств борьбы.

#### КРАТКИЙ СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК (ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ, СКЕЛЕТ)

Особенности как внешнего, так и внутреннего строения представителей подсемейства изменчивы и хорошо отражают указанные выше типы приспособления к наземно-древесному образу жизни и питанию по преимуществу семенным кормом, с одной стороны, и к обитанию в норах и питанию по преимуществу вегетативными частями растений — с другой. У некоторых форм из числа более высокоспециализированных вторичное внешнее сходство при различной филологической основе (конвергенция) может быть очень значительным. Таково, например, сходство крупных видов настоящих сусликов подрода *Colobotis* и луговых собачек *Cynomys*, принадлежащих к разным трибам. Значительное внешнее сходство с белками имеют южноазиатские представители трибы бурундуков — *Sciurotamias*.

Величина изменчива в пределах преимущественно от средних до крупных для грызунов размеров. Наиболее крупные формы приспособлены к норovому образу жизни, мелкие — к наземно-древесному. Среди норников пустынные подвиды мельче степных и лугово-степных.

Соответственно общему направлению приспособлений изменяются также форма тела и пропорции отдельных его частей. Бурундуки сохранили стройную форму тела «универсальных» — лазающих, прыгающих и сравнительно хорошо бегающих животных, имеющих сравнительно длинные конечности, передняя пара которых мало укорочена, небольшую голову с приостренной мордой и длинными ушами, длинный, хорошо опушенный с «расчесом» хвост (рис. 3). Различные представители бурундукообразных наземных беличьих Нового Света — американские суслики трибы *Otospermophilini* — в различной степени утратили те или иные из этих признаков и приобрели облик норника, свойственный настоящим сусликам трибы *Citellini*. Особенно сильно конвергентное сходство с *Citellus* у видов рода *Ictidomys*. С другой стороны, внешность представителей других родов, например *Poliocitellus* частью *Otospermophilus*, несколько более белообразна, чем у настоящих бурундуков. Суслики и луговые собачки имеют типичный облик норников и характеризуются коренастым туловищем, как правило, массивными конечностями, широкой, тупорылой головой, короткими ушами, ширина которых больше их высоты, и сравнительно коротким (у многих форм сильно укороченным) хвостом, волосы которого не образуют столь явственного расчеса снизу на две стороны, как у *Tamini*. Наиболее выраженный тип норника имеют сурки (*Marmota*) — крупные, коренастого сложения грызуны, с массивными широко расставленными конечностями, менее других наземных беличьих приспособленные к быстрым передвижениям по поверхности земли на значительные расстояния.

Существенное значение в приспособлении *Marmotinae* к наземному и полуподземному образам жизни имеет укорочение конечностей. Если наличие длинных конечностей у видов, тесно связанных с древесными био-

топами, позволяет увеличить размах движений, а также скорость и дальность передвижений, то относительное их укорочение служит приспособлением к жизни в узких норах и к обеспечению жизненных потребностей вблизи от этого основного убежища. Среди норников виды, имеющие сравнительно длинные конечности, например суслики подрода *Urocitellus*, характеризуются и менее тесной связью с норой и способностью совершать более значительные миграции.

**Соотношение в длине передних и задних конечностей.** У всех белчих длина задней конечности больше длины передней, но у *Marmotinae* эта разница гораздо меньше, чем у *Sciurinae* или у представителя *Xerinae* нашей фауны — тонкопалого суслика (*Spermophilopsis leptodactylus* Licht.). Среди наземных белчих наибольшая разница наблюдается у *Tamini*; так у бурундука отношение длины передней конечности к задней составляет 63.8%; у сусликов эта величина значительно больше — от 71.5% у *Urocitellus* до 73.4% в подроде *Colobotis*. Еще больше этот показатель у *Marmotini* (от 78.7 до 83.3%). Виды с относительно наиболее длинными задними конечностями более приспособлены к быстрому бегу прыжками. Он свойствен не только белкам, но в известной мере и некоторым сусликам, например длиннохвостому (подрод *Urocitellus*) и близкому к ним реликтовому (*Citellus relictus* Kaschk.). Наименее подвижные сурки отличаются и наименьшей разницей в длине передних и задних конечностей.

**Передняя конечность и ее звенья.** Длина передней конечности по отношению к длине тела у *Marmotinae* значительно меньше, чем у *Sciurinae*. Изменение этого показателя в пределах первого из подсемейств можно представить в виде следующей нисходящей линии: *Tamini* — *Otospermophilini* — *Citellini*. Представители *Cynomysini* и *Marmotini* имеют несколько большую относительную длину конечности, чем *Citellini*. В пределах трибы *Otospermophilini* наиболее близки по этому признаку к древесным белчим представители рода *Ammospermophilus*, а к роду *Citellus* — рода *Ictidomys*. Следующие цифровые показатели характеризуют этот признак у наземных белчих фауны СССР: род *Tamias* — 41.1% длины тела; род *Citellus* — от 33.5 до 40.2%; род *Marmota* от 40.1 до 43.2% (исключение — *M. baibacina* Kastsch. — 47.1%). Для сравнения можно указать, что у белок (род *Sciurus*) длина передней конечности составляет 52.4—47.1%, а у тонкопалого суслика (род *Spermophilopsis*) — 45.5%. Среди представителей рода *Citellus* наибольшую длину передней конечности имеют более примитивные суслики подрода *Urocitellus* и близкий к ним реликтовый (40.2%), а наименьшую — большая часть представителей подрода *Colobotis* (33.9% у большого суслика и 33.5% у малого). Промежуточное положение между ними занимают суслики подрода *Citellus* (36.2% — даурский и 34.7% — крапчатый). Среди сурков наиболее длинная передняя конечность у алтайского сурка (47.1%), а короче других — у тарбана и камчатского (40.2 и 40.1%).

Особенности движений различных видов в значительной степени определяются соотношением продольных размеров отдельных звеньев. Отношение их к длине тела представлено на рис. 2. Однако не менее показательны и частные индексы, например отношение длины предыдущего звена к длине последующего.

У наземных белчих, как и у древесных, самым длинным отделом передней конечности является плечо. При этом длина его увеличивается при переходе к норному образу жизни. Так, если у обыкновенной и персидской белок длина плеча составляет 102.6 и 106.7% длины предплечья, то у *Marmotinae* эта величина значительно больше. Плечевой от-

дел короче других у бурундуков (108.8% длины предплечья) и у *Citellini* (от 110.1% у *C. dauricus* Pall. до 114% у *C. major* Pall.). Наибольшей длины достигает он у *Marmotini* (от 117.7% у *M. baibacina* до 123.8% у *M. camtschatica* Br.).

Средний отдел конечности — предплечье — у представителей наземных беличьих укорочен по сравнению с древесными.

Продольные размеры кисти наиболее изменчивы. Относительная длина ее в общем убывает в направлении от видов, ведущих наземно-древесный образ жизни, к норovým. Так, у обоих видов рода *Sciurus* нашей фауны отношение длины предплечья к длине кисти — 94.2 и 101.1%, у бурундука оно заметно больше (106.8%), варьирует в пределах рода *Citellus* от 95% (подрод *Urocitellus*) до 107.7% (подрод *Colobotis*) и приблизительно в тех же пределах — у сурков: от 104.3% у длиннохвостого сурка до 111.7% у камчатского.

**Задняя конечность и ее звенья.** Показатель длины задней конечности (отношение к длине тела) у *Marmotinae* значительно меньше, чем у *Sciurinae*, причем эта разница выражена еще отчетливее, чем для передней конечности, образуя тот же нисходящий ряд, что и для этой последней. У луговых собачек и у сурков длина задней конечности, как и передней, несколько больше, чем у сусликов.

Среди наземных беличьих фауны СССР бурундук характеризуется относительно наиболее длинной задней конечностью (64.4% длины тела). Значительно короче она у сусликов и у сурков, причем в отличие от передней конечности разница между ними в этом отношении невелика. В пределах рода *Citellus* относительно наиболее длинные задние конечности имеют суслики подрода *Urocitellus* (55.0% длины тела у *C. undulatus* Pall.) и реликтовый суслик (56.0%). Сходные величины характеризуют *Marmotini* — алтайского (56.5%) и длиннохвостого сурков (53.2%). Относительно короткие задние конечности у некоторых сусликов подрода *Colobotis* (46.3% у большого и 46.0% у малого), а из сурков — у камчатского (49.3%) и тарбагана (50.3%).

Характер частных индексов для отдельных звеньев указывает на особенности их различия у древесных и норových форм, сходные с таковыми для передней конечности: удлиняется проксимальный отдел и укорачивается средний и дистальный. При этом в отличие от передней конечности наиболее изменчивой оказывается относительная длина бедра. Так, если у древесных беличьих нашей фауны длина бедра по отношению к длине голени составляет 86.3—93.0%, то у *Marmotinae* она значительно больше: у *Citellini* — от 95.6% (у *C. undulatus*) до 104.0% (у *C. fulvus*), в среднем же около 101.7%, а у *Marmotini* — от 97.9% (у *M. camtschatica* до 103.7 (у *M. baibacina*). Исключение среди наземных беличьих составляет бурундук, имеющий укороченное бедро: то же соотношение равно у него 87.6%.

Относительная длина голени, как и предплечья, в ряду наземных беличьих изменяется значительно меньше, чем бедра и стопы.

Длина последней у бурундука сравнительно велика: отношение длины голени к длине ступни равно 90.4% — показатель, близкий к таковому белок (92.9%). У *Citellini* стопа заметно короче — то же отношение в среднем 95.7%, за исключением длиннохвостых сусликов (подрод *Urocitellus*), отличающихся относительно длинной стопой (90.2%) (сходство с древесными беличьими). У сурков относительная длина стопы лишь немногим меньше, чем у сусликов: средняя величина упомянутого индекса — 98% (от 95.8% у *M. sibirica* Radde до 101.2% у *M. camtschatica*).

Окраска варьирует от серовато-охристой (чаще у северных и высокогорных форм) до ржаво-охристой, развитой по крайней мере на боках и нижней поверхности тела; как и у других грызунов, пустынные формы окрашены светлее. За исключением однотонно окрашенных сурков и луговых собачек, у всех или значительной части представителей других триб имеется полосатый или пятнистый рисунок на верхней поверхности

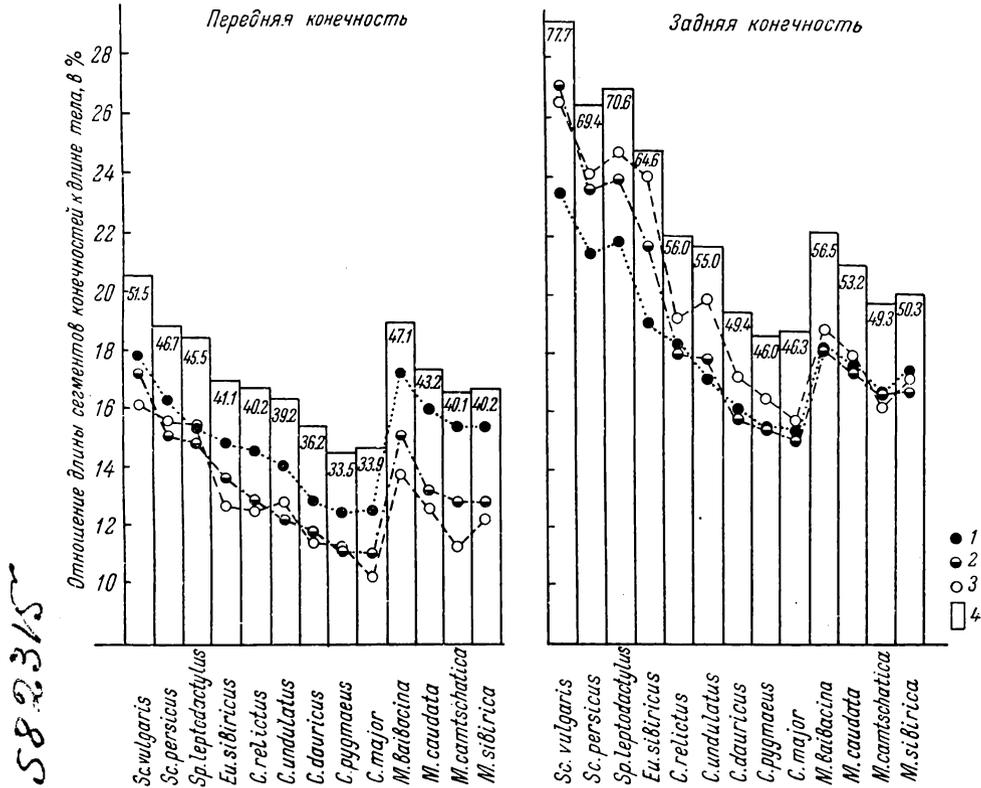


Рис. 2. Относительная длина конечностей (к длине тела) и их отделов (к длине конечности) у некоторых древесных (*Sciurinae*) и наземных (*Marmotinae*) белчиных.

1 — плечо, бедро; 2 — предплечье, голень; 3 — кисть, стопа; 4 — относительная длина конечности.

туловища. Наиболее примитивным следует считать полосатый рисунок, свойственный бурундукам рода *Tamias*. При этом по крайней мере наружные из темных полос разделены участками более светлыми, чем основной тон окраски верха. Интересно, что подобная окраска неоднократно повторяется и в других группах *Sciuridae*, например у пальмовых белок (*Callosciurus*). Редукция рисунка этого типа может привести к полному его исчезновению, по-видимому, двумя путями (рис. 3). Первый — через пятнисто-полосатый рисунок, возникающий в случае распада на пятна части полос (например, у *Ictidomys tridecemlineatus* Mitch.), и далее через пятнистый, свойственный многим *Citellini* и некоторым *Otospermophilini*, неяснокрапчатый и штриховатый, до однотонного (в тех же трибах). Второй путь — исчезновение ~~полос~~ ~~полос~~, минуя пятнистый

рисунок. Здесь известны стадии: с двумя боковыми темными полосами — *Otospermophilus (Callospermophilus) lateralis* Soy., с одной темной полосой, ограниченной медиально светлой — например, один из видов *Sciurotamias* (подрод *Rupestes*), с одной светлой боковой полосой — *Ammospermophilus*. Можно думать, что сходное направление эволюции рисунка имело место и у других представителей семейства *Sciuridae*.

**Волосняной покров и линька.** мех у *Marmotinae* в среднем более низкий, чем у древесных белых. Волосы, как и у этих последних, отчетливо дифференцированы на ость и подшерсток. Вибриссы развиты хорошо. На голове они представлены всеми пятью группами: губными, подбородочными, подглазничными, щечными и скуловыми. У специализированных норников отмечено увеличение числа верхнегубных, нижнегубных и щечных вибрисс. Последние у *Marmotini* длиннее, чем у представителей других триб. Густота подшерстка, а также степень сезонного диморфизма меха не обнаруживает прямой зависимости от степени приспособления к норному образу жизни. И то и другое в большей мере определяется продолжительностью периода активности и зональными особенностями среды. Однако столь резких отличий в строении зимнего и летнего меха, как у более северных из *Sciurinae* или у представителя *Xerinae* нашей фауны — тонкопалого суслика, у наземных белых неизвестно. Как правило, в пределах каждого из родов, формы более северные и высокогорные, а также обладающие более длинным периодом активности, имеют и более густой подшерсток и более выраженную сезонную смену мехового покрова. Наименее выражена эта разница у *Marmotini*, а наиболее отчетлива у *Citellini*. Среди этих последних исключение составляет представитель подрода *Colobotis* желтый суслик (*C. fulvus* Licht.), обитатель пустынь и полупустынь, с коротким периодом активности, но с резко выраженной сменой мехового покрова. В пределах трибы *Otospermophilini* своеобразно строение летнего меха у ее пустынных представителей из рода *Xerospermophilus* и, частично, *Ammospermophilus*: летний волос у бурундукообразных американских сусликов короткий, жесткий, плотно прилегающий к поверхности тела, подшерсток едва выражен.

Число линек у взрослых особей наземных белых от одной до двух. Направление весенней, единственной, или первой из двух — от головы к хвосту, осенней — обратное (цефало-сакральный тип линьки по классификации А. И. Крыльцова, 1962). Хвост у многих крупных форм из различных родов, а также у всех *Cynomysini* (Hollister, 1916) линяет через год. У некоторых северных и высокогорных видов наблюдается неполная линька: в задней части туловища остаются невылинявшие участки. У бурундуков и у части *Otospermophilini*, например в родах *Otospermophilus* и *Poliocitellus*, имеется одна сильно растянутая линька, начинающаяся весной (Hansen, 1953—1954). Она заканчивается осенью, после чего происходит лишь подрастание волос и формирование более пышного и густого зимнего меха. Большинство же *Marmotinae* линяет дважды. Нередко линька сильно запаздывает у рожавших самок и у части молодых поздних пометов, особенно у видов с коротким периодом летней активности. Четкой зависимости между длительностью спячки и числом линек нет. Однако наземные белы, ведущие более древесный образ жизни, чаще имеют одну линьку, тогда как у норников их обычно две. Процесс формирования ювенильного меха изучен слабо. По данным А. И. Крыльцова (1962), процесс этот идет у сурков и ряда видов рода *Citellus* Казахстана в том же направлении, что и весенняя линька: от головы к хвосту. Подрастание же у молодых первого меха взрослых животных — в обратном направлении.

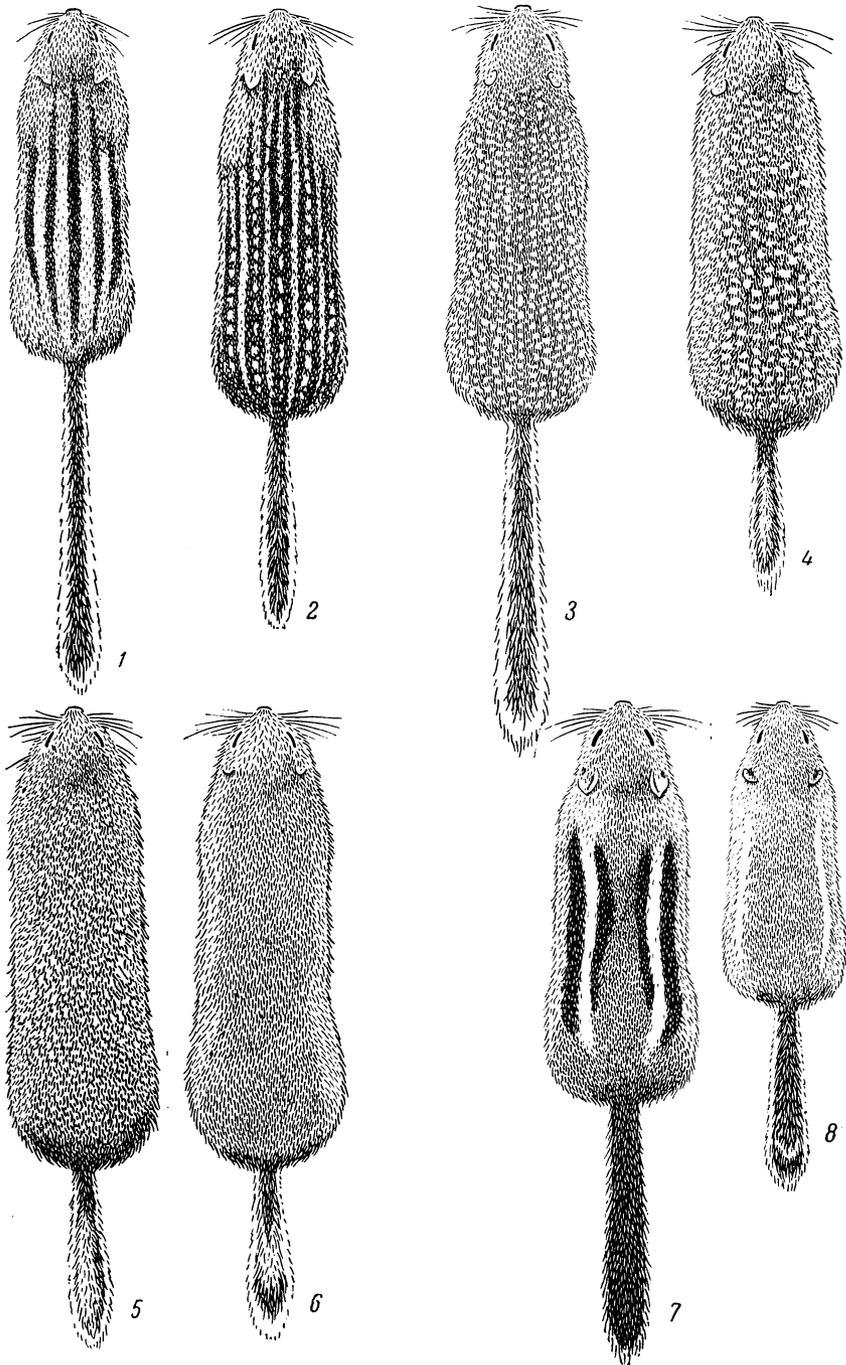


Рис. 3. Типы окраски наземных белых.

1 — азиатский бурундук (*Tamias sibiricus* Laxm.); 2 — тринадцатиполосый суслик (*Ictidomys tridecemlineatus* Mitch.); 3 — мексиканский суслик (*I. mexicanus* Erxl.); 4 — крапчатый суслик (*Citellus suslicus* Güld.); 5 — европейский суслик (*C. citellus* L.); 6 — даурский суслик (*C. dauricus* Brandt); 7 — золотистый американский суслик (*Otospermophilus lateralis* Sav.); 8 — пустынный американский суслик (*Ammospermophilus leucurus* Legt.).

Помимо выпадения старых волос и подрастания новых, у наземных беличьих наблюдается также сезонная депигментация меха, в основном за счет выцветания темноокрашенных остевых волос. Она отмечена для *Marmotini* и некоторых крупных видов *Citellini* (*Urocitellus*, крупные виды *Colobotis*) и у взрослых зверьков происходит наиболее интенсивно в период спячки.

**Череп.** Очертания осевого черепа у наземных беличьих изменяются от формы сравнительно узкого вытянутого в передне-заднем направлении овала до сравнительно широкояцевидной (рис. 4). Первая свойственна ведущим более древесный образ жизни бурундукам, а также многим из американских сусликов трибы *Otospermophilini*; вторая — характеризует по преимуществу типичных норников: сурков, луговых собачек, а из сусликов — представителей подрода *Colobotis*.

При узком черепе наблюдается сравнительно неширокая расстановка скуловых дуг: наибольшая величина ширины в скулах, отложенная вперед от середины затылочного гребня, доходит лишь до уровня надглазничных отверстий лобных костей; при широком черепе — широко расставлены также и скуловые дуги и упомянутая величина заходит за задний край носовых. Различие древесных и наземных беличьих заключается в высоте черепа и положении скуловых дуг. У *Marmotinae* череп, в особенности в его мозговом отделе, низкий и уплощенный сверху, а скуловые дуги сравнительно слабо опущены, поставлены плоскостью менее вертикально, чем у *Sciurinae*, и заметно расходятся в направлении назад. У *Sciurinae* череп высокий, в особенности в его вздутом и равномерно округлом мозговом отделе, скуловые дуги опущены книзу, ориентированы вертикально и слабо расходятся в направлении назад. Для строения мозгового отдела черепа в трибе *Marmotini* характерно формирование стреловидного (сагиттального) гребня в результате слияния теменных; одновременно усиливается и затылочный (лямбдовидный) гребень. Процесс образования стреловидного гребня проходит ряд стадий слияния теменных гребней: широколировидная стадия, при которой эти гребни не соединяются, но могут соприкасаться в их заднем отделе (*Tamini*), узколировидная — гребни сливаются, но не более чем на протяжении задней трети длины мозговой коробки (большая часть сусликов подрода *Citellus*), остроугольная, когда свободные отделы теменных гребней впереди от места их схождения образуют не лировидный, а остроугольный рисунок, а сагиттальный гребень может достигнуть половины длины мозговой коробки (большинство представителей подрода *Colobotis*). Полный стреловидный гребень свойствен суркам, частью луговым собачкам и в виде исключения старым особям некоторых видов сусликов подрода *Colobotis*.

Относительная длина носового отдела изменяется от небольшой у бурундуков и бурундукообразных сусликов Нового Света до сравнительно длинной у норных форм. У некоторых из американских сусликов (роды *Xerospermophilus* и *Ammospermophilus*) длина носовых костей, отложенная назад от их заднего края по средней линии черепа, лишь едва доходит до уровня задних краев надглазничных отростков. У сурков та же длина почти достигает уровня задних краев скуловых отростков височной кости. Носовой отдел равномерно суживается вперед у более лазающих *Marmotinae*, тогда как у роющих в его основании сразу впереди от скуловых дуг (сверху) имеется некоторый перехват. У многих наземных беличьих носовые кости несколько расширены и вздуты на конце; это расширение сильнее у норных форм (кроме *Marmotini*), у которых нередко на том же уровне заметно расходятся в стороны края

верхнечелюстных костей — признак, не встречающийся у древесных белых.

Подглазничное отверстие — от округлого со слабо развитым зубцеобразным выростом для прикрепления сухожилия внутренней доли большой жевательной мышцы у его нижнего края (*Tamini*, *Amnospermophilus*) до узко- или широко-треугольного с бугровидно разросшейся нижней стенкой и нижней частью

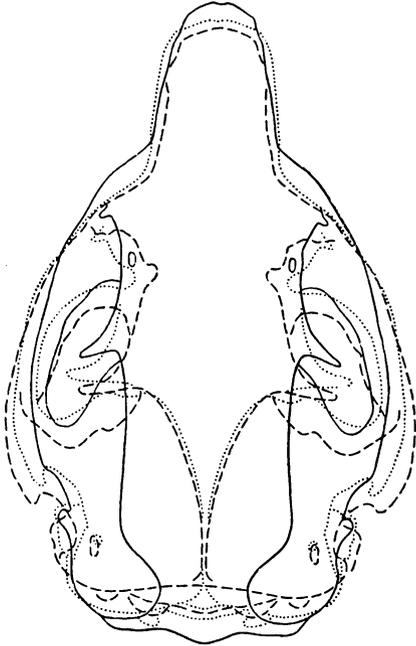


Рис. 4. Одномасштабные изображения очертаний черепов у представителей триб *Tamini* (сплошная линия), *Citellini* (прерывистая линия) и *Marmotini* (пунктир).

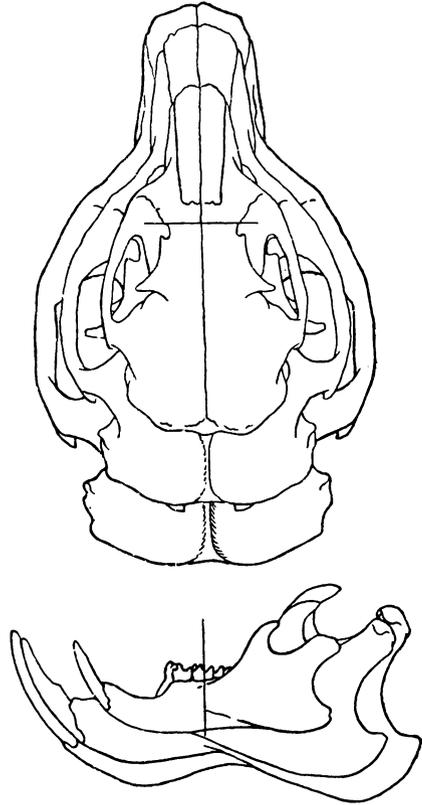


Рис. 5. Возрастные изменения черепа наземных белых на примере камчатского сурка (*Marmota camtschatica* Pall.). Фиксированный участок обозначен горизонтальной линией на осевом черепе и вертикальной — на нижней челюсти.

наружной (сильнее всего у *Cynomysini*): оно никогда не бывает вертикально вытянутым и щелевидным, как у *Sciurinae*. Соответственно подглазничный канал отсутствует (*Tamini*), укороченный или длинный, хорошо выраженный.

В межглазничной области наиболее изменчивы пропорции, величина и форма надглазничных отростков, строение верхних краев глазниц. В ряду форм *Marmotinae* от более бегающих и лазающих к более роющим мощность надглазничных отростков увеличивается (особенно за счет возрастания ширины их основания), они удлиняются, принимают более горизонтальное положение, а концы их оказываются более повернутыми в стороны и менее опущенными книзу. Одновременно верхний край орбиты и передний край надглазничных отростков в области их основания более приподняты. В наибольшей степени признаки норников

в строении надглазничных отростков выражены у *Marmotini* и *Cynomiyini*, а верхнего края глазницы — у сусликов подрода *Colobotis*. Что же касается пропорций межглазничного пространства, то наиболее специализованным норникам среди *Marmotinae* свойственно два типа строения. В случае, когда края глазниц слабо приподняты и более или менее параллельны, оно оказывается относительно коротким и широким: длина его меньше ширины за надглазничными отверстиями (сурки). В результате череп приобретает в этой части сходство со строением его у *Sciurinae*, которые, однако, характеризуются более слабыми, направленными вниз и назад надглазничными отростками; таково же их строение у *Tamini* и *Otospermophilini*. Во втором случае, если края глазниц отчетливо приподняты, а межглазничный промежуток заметно расширяется в направлении назад, длина на одну треть и более превосходит ширину за надглазничными отверстиями (*Cynomiyini*, настоящие суслики подрода *Colobotis*). Среди бурундуков и американских сусликов наблюдаются переходы между обоими этими типами строения.

Слуховые барабаны наземных беличьих сравнительно невелики и мало изменчивы по величине. Наибольшая она у пустынных американских сусликов из родов *Xerospermophilus* и *Ammospermophilus* и некоторых видов *Ictidomys*; в отличие от других наземных беличьих, длина их в этих группах значительно превосходит длину зубного ряда. У тех же форм слуховые барабаны оказываются и наиболее вздутыми. В пределах упомянутого выше экологического ряда наземных беличьих пропорций слуховых барабанов меняются: у наиболее лазающих форм ширина каждого из них постоянно меньше длины, а костная трубка слухового прохода едва развита; у наиболее роющих ширина вместе со сравнительно хорошо развитой костной трубкой этого последнего постоянно больше длины. В том же направлении в этом ряду увеличивается длина мастоидных отростков и степень обособленности их от *bullae*.

Нижняя челюсть, в отличие от челюсти древесных беличьих, — со сравнительно низким и длинным резцовым отделом: высота его никогда не бывает больше длины диастемы, а у бурундуков и некоторых американских бурундукообразных сусликов нередко меньше ее половины. Нижняя часть углового отдела лопастевидно увеличена, за исключением *Marmotini*. У более лазающих форм она слабее, чем у норных, загнута внутрь; сильнее всего этот загиб у луговых собачек. Сочленовный отросток укорачивается в направлении от более лазающих к наземным, его сочленовная головка делается шире и круглее, а венечный отросток принимает более вертикальное положение. Альвеолярный бугор, образованный задним концом нижнего резца, у наземных беличьих развит сильнее (в особенности у роющих), чем у *Sciurinae*.

Возрастные изменения черепа достаточно отчетливы (рис. 5).

Зубы (рис. 13) представителей подсемейства *Marmotinae* отличаются от зубов древесных беличьих сочетанием таких признаков строения, как слабо сжатые с боков и значительно укороченные в передне-заднем направлении резцы и коренные со средневысокой или высокой коронкой. Отличие в строении резцов наиболее существенно для нижней челюсти, в строении коренных — для верхней. Так, у наиболее белкообразных в отношении строения зубов *Tamini* ширина нижних резцов составляет около 65% их передне-заднего поперечника, тогда как у белок рода *Sciurus* лишь немногим более 35%. При переходе к древесному образу жизни раньше изменяется строение резцов, тогда как коренные довольно устойчиво сохраняют признаки менее специализованных наземных беличьих (бурундуки и американские суслики). Таким образом, изменение

пищевого режима при переходе к древесному образу жизни раньше отразилось на признаках, связанных с особенностями первичной обработки пищи резцами, чем с ее пережевыванием.

Изменение строения коренных в направлении от низкоронковых зубов, свойственных более древесным из наземных белых, к высококоронковым зубам порников сопровождается следующими изменениями в их величине, пропорциях и строении жевательной поверхности.

1. Процесс редукции  $P^3$ , далеко зашедший уже у *Paramyidae* (у некоторых бурундуков  $P^3$  может вообще отсутствовать), останавливается, и уже среди наиболее родственных бурундукам бурундукообразных американских сусликов формы, лишённые  $P^3$ , неизвестны. У всех *Otospermophilini* этот зуб сохраняет наиболее примитивное строение и имеет вид тоненького одновершинного эмалевого штифтика без следов срастания в корневом отделе. Одновершинен или слабо двувершинен он также у сурков и некоторых настоящих сусликов из подрода *Urocitellus*, причем у ископаемых он может еще сохранять раздвоенный на конце корень. У прочих *Marmotinae*  $P^3$  моляризуется: увеличивается, на нем развиваются две несильно обособленные вершинки, у наиболее специализованных норников имеющие одинаковую величину и сливающиеся в поперечный гребень. На зубе развивается также передний и задний (обычно развит сильнее) воротнички, которые у некоторых сурков и луговых собачек могут почти что сливаться, образуя круговой венчик. На корневом отделе постоянно видны продольные бороздки, являющиеся следом от срастания двух корней. Наиболее велик и необычно ориентирован в челюсти  $P^3$  у луговых собачек (рис. 13).

2. Происходит моляризация  $P^4$ , отчего эти зубы принимают величину и пропорции соответственно  $M^1$ . В верхней челюсти изменение пропорций происходит за счет уменьшения наружной длины зуба: укорачивается площадка переднего воротничка, бугорок на ее передне-наружном углу делается меньше, а долилки между передним и задним гребнями сужаются. В нижней челюсти переднекоренной укорачивается, ширина расстановки передней пары его бугров возрастает и приближается к таковой задних, передний промежуточный бугорок редуцируется.

3. Усложняется строение  $M^3$ : увеличиваются размеры талона, а у  $M^3$  на нем сохраняется в разной степени дифференцированный задний гребень метастилия, отсутствующий у *Tamini* и большинства *Otospermophilini* и достигающий наиболее сильного развития у *Cynomysini*.

4. Очертания жевательной поверхности  $P^4 - M^2$  изменяются от широко- и округлотреугольных, с низким, мало сжатым в передне-заднем направлении внутренним бугром (протоконом) на верхних и близких к ромбовидным на нижних (бурундуки, американские суслики, из *Citellini* — длиннохвостые суслики подрода *Urocitellus*), до узкотреугольных, с высоким сжатым в передне-заднем направлении протоконом на верхних коренных и близких к форме вытянутого поперек зубного ряда параллелограмма на нижних.

5. Бугры жевательной поверхности сливаются в гребни: исчезает промежуточный бугорок (мезокон) на задних гребнях верхних коренных и они сливаются с внутренним бугром (протоконом); исчезает передний промежуточный бугор на нижних коренных, больше всего сохраняющийся на  $P^4$  и промежуточные бугорки на наружном крае верхних и внутреннем нижних, а различие между высотой передней и задней пары основных бугров на этих последних увеличивается.

6. На нижних коренных нередко образуется сплошной задний гребень (металофид), соединяющий, помимо переднего гребня, переднюю пару бугров этих зубов, отчего площадка тригониды оказывается отделенной от площадки талониды.

Степень гипсодонтизма и значительная часть связанных с ним признаков оказывается сильнее выраженной в задней части зубных рядов (кроме  $M_3^3$ ), тогда как  $P_4^4$  дольше сохраняют примитивные признаки низкоронковых зубов. Однако в отношении некоторых признаков строения коронки (например, степени развития металофида)  $M_1^1$  и  $M_2^2$  обнаруживают противоположные тенденции в их сохранении в верхней и нижней челюстях.

Помимо упомянутых общих признаков, связанных с увеличением степени высококоронковости, каждая из естественных филогенетических групп *Marmotinae* имеет свои специфические особенности строения зубов, частью оказывающихся весьма примитивными, частью свидетельствующими о значительной степени специализации их представителей. Они более подробно описываются в систематической части, при характеристике соответствующих триб и родов. Здесь же приведем лишь некоторые из этих признаков. Так, для *Tamiini* характерны пропорции  $P^4$ , сближающие их с длиннохвостыми сусликами подрода *Urocitellus* (в частности, с более мелким *C. undulatus*) в сочетании с деталями строения жевательной поверхности и пропорциями настоящих коренных, сходных с таковыми у древесных беличьих. Для *Otospermophilini* характерно отсутствие связи между задним гребнем  $P^4-M^2$  и внутренним бугром (протоконом); промежуточного бугорка (метаконуля) на этом гребне нет или он слабо развит. Настоящим сусликам свойствен полный задний гребень  $P^4-M^2$  со слабо обособленным на нем промежуточным бугорком, в той или иной степени (чаще полностью) слитым с внутренним бугром. У *Marmotini* при сходном с *Citellini* общем плане строения жевательной поверхности задний гребень  $M^3$  направлен назад к заднему краю зуба. Наиболее своеобразное строение коренных свойственно *Cynomyini* с их максимальной в пределах подсемейства высококоронковостью и такими признаками, как отсутствие бугорков и мощное развитие гребней, значительная величина  $P^3$  и полный задний гребень (металофид) между передними буграми нижних коренных зубов.

Несомненно, что с изменениями питания при переходе от наземно-древесного образа жизни к норovому связаны не только особенности строения зубов, но и жевательной мускулатуры, которая для обеспечения пережевывания более жесткой пищи должна была осуществлять иной характер жевательных движений. Именно эти изменения оказались, по-видимому, решающими в формировании многих из признаков строения осевого черепа и нижней челюсти, описанных выше. Другая группа отличий, вероятнее всего, связана с величиной и частично положением глазного яблока, изменившихся в связи с переходом к обитанию в норах среди открытого ландшафта.

Взаимное положение основных бугров коренных при сомкнутых зубах видно на рис. 6.

Как уже указывалось (Громов, 1961б), одновременно с развитием гипсодонтизма характер жевательных движений у беличьих изменяется от давяще-перетирающих, совершающихся по кругу или вытянутому вдоль зубного ряда эллипсу, при которых значительная часть мышечных усилий тратится на осуществление движения нижнечелюстных ветвей в передне-заднем направлении (*Sciurinae*, примитивные *Marmotinae*

с низкоронковыми зубами), к режуще-перетирающим, когда эти усилия направлены более внутрь, при сравнительно небольшой амплитуде в передне-заднем направлении (специализованные *Marmotinae* с высококоронковыми зубами). У этих последних пережевывание пищи

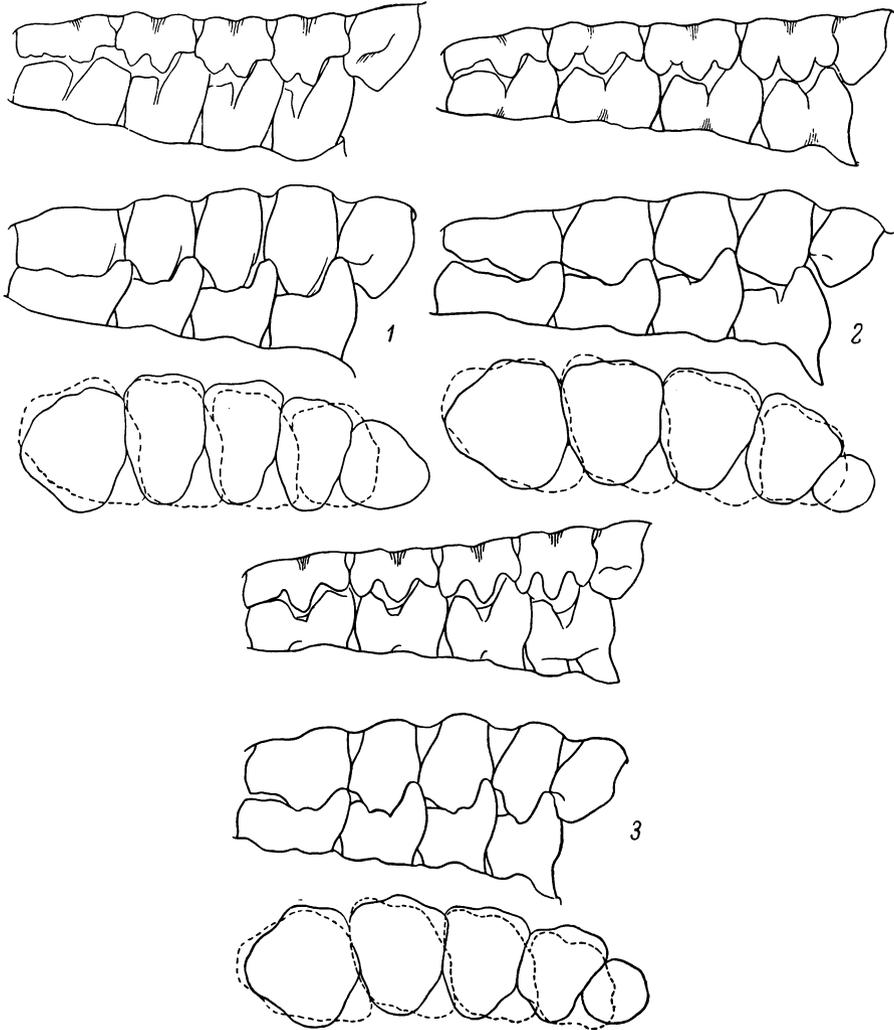


Рис. 6. Взаимное положение верхних и нижних коренных наземных белых (*Marmotinae*) при сомкнутых зубах.

1 — в трибе *Cynomysini*; 2 — в трибе *Otospermophilini*; 3 — в трибе *Citellini*. Верхний ряд — вид снаружи, средний — с внутренней стороны, нижний — со стороны жевательной поверхности. Прерывистая линия — очертания коренных нижней челюсти.

происходит при одновременном движении челюстных половинок под острым углом к продольной оси черепа: наружу—назад и вперед—внутри, при одновременном поворачивании плоскости челюстной ветви наружу во второй из этих фаз. В результате происходит неодновременное соприкосновение элементов жевательной поверхности коренных и возникают как бы ножницы с неподвижной верхней ветвью, причем гребни зубов осуществляют собственно режущую часть жевательных

движений. Такой их характер сказывается: 1) на общей форме жевательной поверхности коренных: на верхних она скошена наружу, на нижних — внутрь, причем в заднем отделе зубных рядов ближе к оси поворота этот перекося сильнее, чем в переднем, а на верхних коренных сильнее, чем на нижних; 2) на более сильном развитии корней — внутренних и передне-наружных на верхних коренных и передне-внутренних на нижних, на которые соответственно падает наибольшая нагрузка при жевании; 3) на степени развития и направлении гребней, осуществляющих режущие движения: на высококоронковых зубах гребни выше, более направлены вперед (в переднем отделе зубных рядов сильнее, чем в заднем), а угол, образуемый ими с продольной осью зубного ряда острее; 4) на величине и форме загнутой внутрь части углового отдела нижней челюсти, на котором крепится порция жевательной мышцы, осуществляющая поворачивание челюсти: эта часть больше и сильнее загнута внутрь у гипсодонтных форм. В то же время более вертикальное у специализированных *Marmotinae* положение массетерной площадки скуловой дуги оказывается благоприятным для движения нижней челюсти с малым продольным и преимущественным передне-внутренним размахом, который осуществляется внутренней долей большой жевательной мышцы. На эти особенности накладываются признаки, вызванные отличиями в работе резцов, которые при переходе к наземному образу жизни употребляются животными для обработки более мягких кормов и вместе с конечностями получают новую нагрузку: участвуют в добывании корма и рытье нор, причем нередко в довольно плотном грунте. Об изменениях в форме резцов говорилось выше. Здесь следует также отметить, что видам, употребляющим резцы для разрыхления грунта, свойствен так называемый прогнатизм их строения — схождение верхних и нижних резцов под сравнительно острым углом. В его крайнем выражении это строение свойственно роющей только с помощью резцов слепушонке и некоторым другим подземным живущим грызунам. У наземных форм *Marmotinae* уменьшается дальность выдвижения нижней челюсти, необходимая для противопоставления концов верхних и нижних резцов. Одновременно укорачивается сочленовная поверхность для головки нижней челюсти на скуловом отростке височной кости, равно как и сочленовный отросток, принимающий более вертикальное положение. В то же время сочленовное углубление становится шире, а сочленовная головка нижней челюсти более округлой. Это указывает на наличие более разнообразных движений в сочленении у *Marmotinae*. Осуществление же их у *Sciurinae* преимущественно в вертикальном и передне-заднем направлениях достигается главным образом за счет работы большой жевательной мышцы и в меньшей степени — височной, остающейся у них слабо развитой. У наземных белчих височная мышца получает более мощное развитие. В результате височные гребни сближаются и в различной степени сливаются в сагиттальный; венечный отросток удлиняется, делается более изогнутым и у наиболее специализированных форм принимает более вертикальное положение.

При обитании в норах в условиях открытого ландшафта возникает необходимость широкого обзора местности. С этим связано увеличение размеров глазных яблочек и некоторое перемещение их на бока головы и кверху. В морфологии черепа это отражается в описанных выше изменениях в строении надглазничных отростков и верхнего края глазницы, обеспечивающих глазу необходимую защиту в его новом положении. Мы не останавливаемся здесь на особенностях строения черепа, обусловленных эволюцией органов обоняния. Для установления таких зависимостей

требуются специальные исследования, частично уже произведенные в других группах млекопитающих (Астанин, 1960). В то же время вряд ли можно сомневаться в преимущественном влиянии на внешние

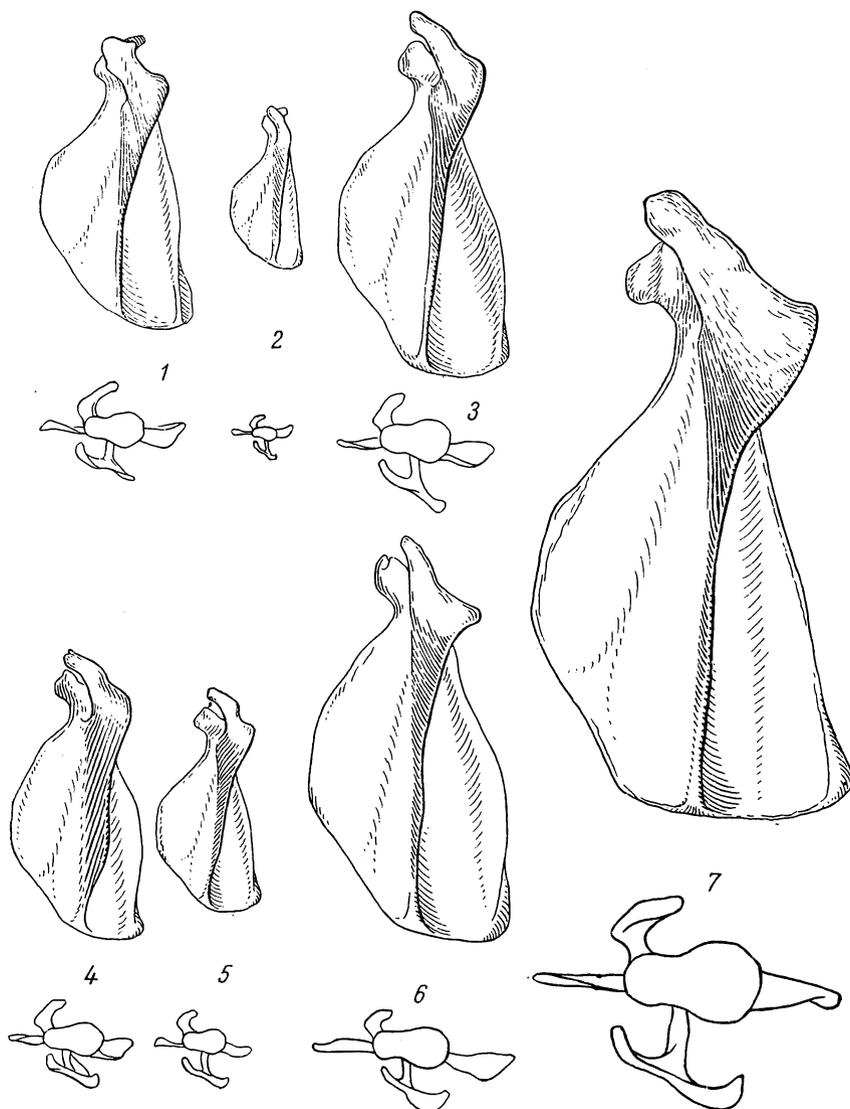


Рис. 7. Лопатка белчих с наружной стороны и со стороны сочленной поверхности.

1 — обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris* L.); 2 — азиатский бурундук (*Tamias sibiricus* Laxm.); 3 — желтый суслик (*Citellus fulvus* Licht.); 4 — малый суслик (*C. pygmaeus* Pall.); 5 — азиатский длиннохвостый суслик (*C. undulatus* Pall.); 6 — луговая собачка (*Cynomys ludovicianus* Ord.); 7 — степной сурок (*Marmota bobac* Müll.).

особенности строения черепа изменений рабочих условий жевательной мускулатуры в связи со сменой пищи и необходимостью изменения характера жевательных движений при ее обработке.

**Кости поясов конечностей.** Лопатка наземных белчих (рис. 7) более массивна, чем у древесных, края ее, в особенности позвоночный,

значительно более утолщены, чем у *Sciurinae*, гребень образует с плоскостью подостной ямки тупой угол, а не близкий к прямому, как у древесных белых. Позвоночный край лопатки в той его части, которая ограничивает предостную ямку у наземных белых, утолщен, более круто переходит в передний край и в большинстве случаев образует в разной степени выраженную вогнутость. Лопатку *Sciurinae* отличает наличие закругленного позвоночного края, лишь незначительно утолщенного и более постепенно переходящего в передний. Акромиальный отросток у наземных белых сравнительно длинный, часто суживающийся к концу, метакарпий более выражен, чем у *Sciurinae*, коракоид заметно короче, а суставная поверхность сочленовой ямки менее вытянута в продольном направлении. Общее направление изменений продольных размеров лопатки в основном совпадает с изменениями таковых свободного отдела конечностей. В пределах подсемейства *Marmotinae* относительно наиболее длинная лопатка у *Otospermophilini* и *Marmotini*, наиболее короткая — у *Citellini* и *Tamini* Старого Света. Относительно широкая она у *Marmota*, наиболее узкая — у бурундуков и бурундукообразных американских сусликов родов *Ammospermophilus* и *Otospermophilus*. В строении лопатки *Tamini* замечаются черты как наземных, так отчасти и древесных белых. По относительным размерам она близка к лопатке сусликов (длина 10.8%, ширина 6.2% длины тела). Однако как и у *Sciurinae* — это чрезвычайно тонкая костная пластинка с закругленным позвоночным краем, сравнительно невысоким гребнем, средней величины акромиальным отростком и несколько большим, чем у сусликов, коракоидом. В пределах настоящих сусликов относительно более длинная и широкая лопатка отличает представителей подрода *Urocitellus*, а также близкого к ним *C. relictus* Kaschk., сближая их в этом, как и в ряде других признаков, с древесными белыми: относительная длина лопатки (к длине тела) равна у них соответственно 10.7 и 11.2%, ширина 6.8 и 7.2%; те же показатели у обыкновенной белки составляют 11.5 и 7.4%. Упомянутое сходство выражается и в форме лопатки, суставной ямки и длине коракоидного отростка. Сурки выделяются среди других наземных белых наличием более массивной, длинной и значительно более широкой лопатки. Относительная длина ее варьирует от 11.7% у камчатского сурка до 12.6% у алтайского, ширина соответственно от 8.0 до 9.0%; сочленовная ямка менее вытянута в вертикальном направлении, чем у сусликов, гребень выше, коракоид длиннее; форма лопатки более изменчива, чем у *Citellini*.

Ключица у наземных белых более расширена на концах, чем у древесных, ее суставная поверхность для сочленения с акромиальным отростком располагается под менее острым углом к ее продольной оси. Изогнута она (особенно у крупных видов) сильнее. Наиболее короткая эта косточка у *Tamini* (6.85% длины тела у бурундука), но в то же время относительно шире, чем у других *Marmotinae*, в ее средней части (11.8% ее длины) и слабее изогнута. У *Citellini* относительная длина кости варьирует от 6.9% у большого (*C. major*) до 7.7% у желтого и 7.6% у длиннохвостого сусликов. Поперечник ключицы в ее средней части относительно меньше, чем у бурундуков, даже у тех видов *Citellini*, у которых он достигает наибольшей величины (*C. fulvus* — 8.7%). В то же время грудничный конец у большинства сусликов шире, чем у древесных белых. Представители подрода *Urocitellus* выделяются среди других сусликов наиболее узкой ключицей. У *Marmotini* ключица имеет наибольшую среди других наземных белых относительную длину (9.2—9.7%); в то же время ширина ее в средней части сравнительно невелика.

Тазовая кость (рис. 8) по ее относительной длине мало отличается у наземных и древесных беличьих. Так, у *Marmotinae* (как и у белок) длина таза составляет 17.2—19.2% длины тела; лишь немногим меньше она у *Tamini* и большинства *Citellini* (15.5—16.6%). Среди этих последних длинее всего таз у реликтового суслика. Сурки и луговые собачки имеют таз относительно более широкий, чем у других *Marmotinae*.

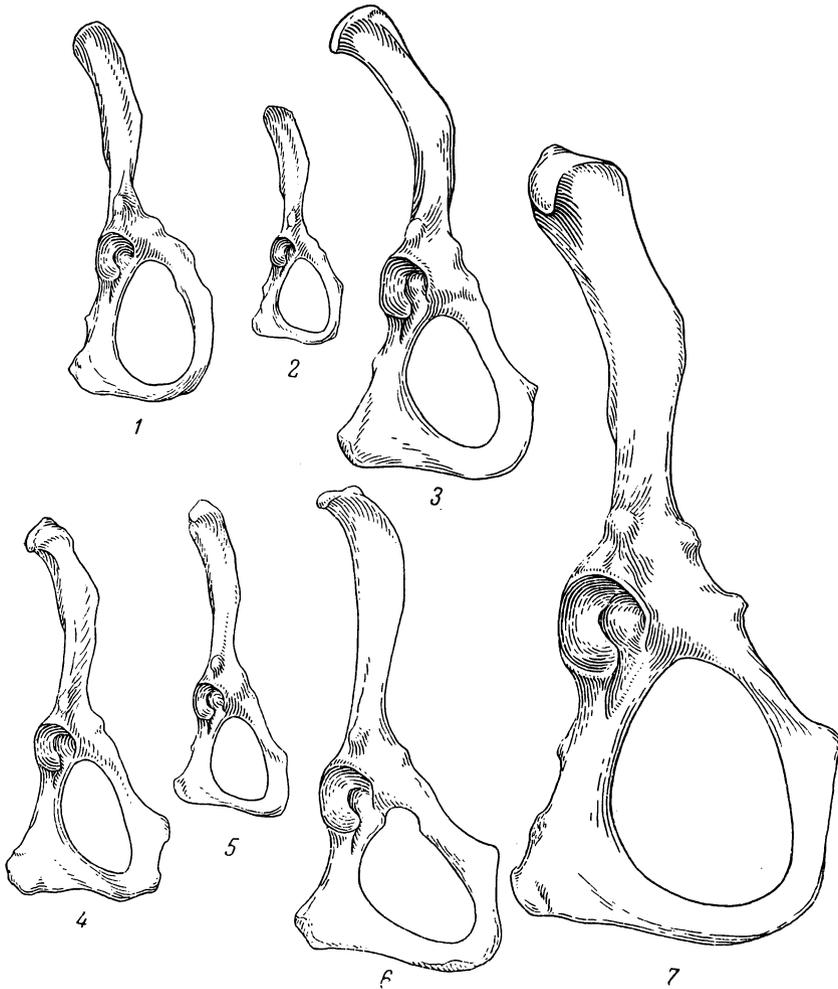


Рис. 8. Тазовая кость беличьих с наружной стороны.

Обозначения те же, что и на рис. 7.

Более существенны различия между обоими подсемействами в пропорциях и форме отдельных частей таза. Так, у *Marmotinae* вертлужная впадина расположена далее назад, чем у *Sciurinae*: если у обыкновенной белки отношение длины предвертлужной части к длине вертлужной составляет около 168.5%, то у наземных беличьих оно значительно выше — от 173 до 200%. Характерны и отличия в форме самой впадины. У древесных беличьих она округла и края ее лежат на одном уровне; у *Marmotinae* ее передний и задний края приподняты и у многих видов сама она слегка вытянута в передне-заднем направлении (сурки, неко-

торые суслики). Подвздошная часть таза у наземных беличьих более мощная, чем у древесных, длиннее и шире. Отношение длины этой части таза к его общей длине составляет у большинства наземных форм 63—64%, а у белок всего лишь 61.5—61.7%. У большинства из числа первых верхний отдел боковой поверхности этой части шире, чем нижний, ягодичная линия выступает резче, так что крыло подвздошной кости в разрезе имеет вид треугольника. У сусликов и особенно у сурков передний конец кости оканчивается крючковидным гребешком, к которому прикрепляются ягодичные мышцы. У древесных беличьих этот конец закруглен, а гребни на подвздошной части развиты слабо. Крестцово-подвздошное сочленение у *Marmotinae* длиннее, чем у *Sciurinae*, а расстояние от тазобедренного сустава до крестцово-подвздошного соединения несколько длиннее. Кроме того, у первых седалищная часть более мощная, тело и восходящая часть лобкового отдела сильно утолщены и расширены, основание подвздошного отдела уже, а предвертлужный бугор слабее. Седалищный бугор у сурков и сусликов хорошо обособлен.

В строении таза бурундуков ряд признаков носит черты промежуточные между таковыми у древесных беличьих и сусликов. К ним относятся: относительная длина таза (16.7 длины тела), положение вертлужной впадины, длина крестцово-подвздошного сочленения, степень развития седалищного бугра. Для большинства видов *Citellini* характерна небольшая по сравнению как с древесными беличьими, так и с сурками, относительная длина таза: обычно около 15.5% длины тела; исключение — реликтовый суслик (18.0%). Вертлужная впадина отодвинута далее всего назад у большого и реликтового сусликов: отношение длины предвертлужной части к завертлужной составляет у них 199—201.3%. Наиболее переднее ее положение наблюдается у длиннохвостого и желтого сусликов: то же отношение равно соответственно 177.0 и 172.6%. У большинства *Marmotinae* относительная длина таза приближается к таковой у *Sciurinae*: от 15.5% у камчатского сурка до 19.2% — у алтайского. По расположению вертлужной впадины сурки сходны с сусликами, однако отношение длины предвертлужного отдела тазовой кости к завертлужному у них несколько меньше: от 173% у тарбагана до 180% у алтайского сурка. Сама вертлужная впадина у них более вытянута в передне-заднем направлении, чем у сусликов, и расположена ближе к крестцово-подвздошному сочленению. Относительная длина области соединения таза с позвоночником примерно такая же, как у сусликов, свободная же передняя часть подвздошного отдела несколько длиннее.

**Кости свободных отделов конечностей.** Плечевая кость *Marmotinae* (рис. 9) значительно утолщена по сравнению с плечевой костью *Sciurinae* в ее диафизарной части и имеет более выраженный рельеф из гребней и бугров. И то, и другое увеличивает прочность костной основы и площадь прикрепления мышц, что существенно для роющих животных. Среди наземных беличьих *Tamini* имеют наименьший поперечник диафиза, близкий к таковому у белок (соответственно 7.6 и 7.2—7.3% длины кости); форма его округлая, с очень слабым преобладанием передне-заднего поперечника над боковым. Гребень большого бугра развит у *Marmotinae* сильнее, чем у *Sciurinae*, и расстояние от верхнего конца кости до его вершины составляет у азиатского бурундука 40% длины кости (у обыкновенной белки — 38%). В то же время нижний эпифиз у бурундука уже, а гребень латерального надмыщелка развит слабее, чем у белок: он уже и короче.

У сусликов нижний конец плечевой кости шире, чем у бурундука и у *Sciurinae*. У большинства видов *Citellus* сильно развит гребень лате-

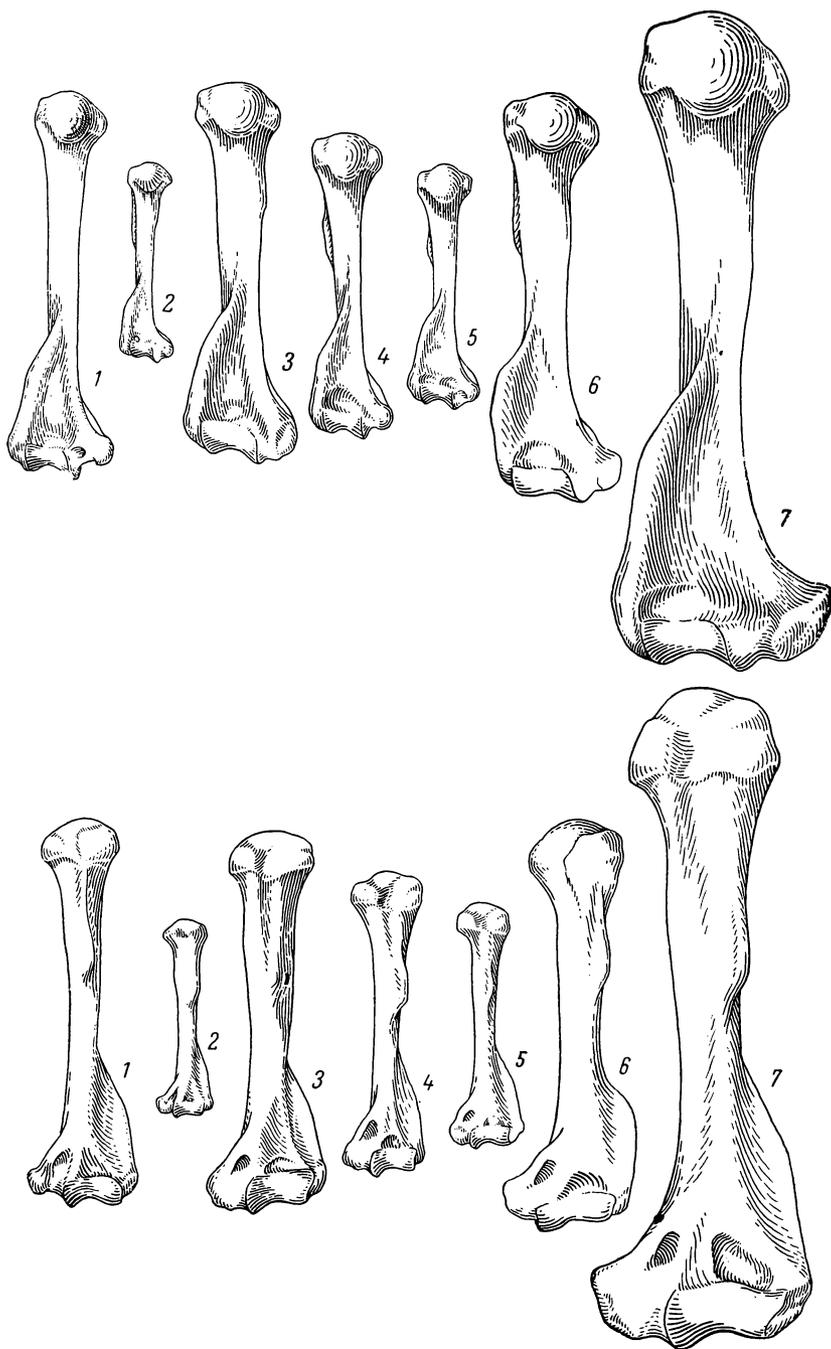


Рис. 9. Плечевая кость белых, вид сзади (верхний ряд) и спереди (нижний ряд).

Обозначения те же, что и на рис. 7.

рального надмышцелка, доходящий до середины кости или поднимающийся несколько выше. Исключение составляют суслики подрода *Urocitellus*, у которых этот гребень развит слабее и оканчивается несколько дистальнее, чем у представителей других подродов.

Сурки характеризуются наиболее массивной (особенно широкой в боковом направлении) плечевой костью, из всех наземных беличьих нашей фауны. Относительная ширина кости по середине диафиза достигает у алтайского и длиннохвостого сурков 9.85% длины кости. Гребень большого бугорка развит сильнее и более выступает вперед, чем у других *Marmotinae*, за исключением *Synomyini*. Нижний конец кости относительно шире, чем у сусликов, а гребень латерального бугра более расширен в боковом направлении. Среди сурков относительной узостью плечевой кости и более слабым развитием надмышцелков, дельтовидного гребня и гребня латерального надмышцелка характеризуется камчатский сурок.

Локтевая и лучевая кости. Помимо отмеченного выше для *Marmotinae* уменьшения длины костей предплечья, как по отношению к длине тела, так и к длине всей передней конечности, для обеих костей характерно увеличение их поперечных размеров у норových форм по сравнению с наземно-древесными. Это усиливает прочность, особенно в их дистальных отделах, и может рассматриваться как приспособление к рытью. Лучевая кость по середине ее диафиза несколько сдавлена в боковом направлении, тогда как у *Sciurinae* сжатие наблюдается в направлении спереди назад. Кроме того, для *Marmotinae* характерна эллипсоидная, вытянутая в боковом направлении головка кости, что вместе с широкой суставной площадкой на локтевой увеличивает конгруэнтность сустава, уменьшая подвижность в месте соединения обеих костей и создавая лучшую опору при сильных роющих движениях. У локтевой кости олекранон относительно длиннее у *Marmotinae*, чем у древесных беличьих, что обеспечивает более выгодные механические условия для разгибания локтевого сустава и позволяет с меньшей затратой мускульной энергии совершать сильные роющие движения. Относительно более короткий локтевой отросток *Sciurinae* позволяет выполнять движения с меньшей силой, но с большей скоростью, что важно при беге, прыжках и лазании. Кроме того, локтевой отросток у большинства *Marmotinae* расположен на одной прямой с телом кости (лишь у *Tamiini* изогнут слегка краниально), а у *Sciurinae* значительно отклонен вперед и вверх.

Локтевая и лучевая кости удерживаются вместе межкостной связкой, которая имеет тенденцию к окостенению у *Marmotini* и, в меньшей степени, у *Synomyini*. Этим достигается выгодное при роющей деятельности укрепление подвижных костей предплечья. Протяженность соприкосновения дистальных концов обеих костей у наземных беличьих меньше, чем у *Sciurinae*.

Среди наземных беличьих нашей фауны бурундук характеризуется наименьшими поперечными размерами костей предплечья. Лучевая кость у этого вида имеет сравнительно слабое боковое сжатие в средней части диафиза (5.3% длины кости) — сходство со *Sciurus*. Головка кости несколько более округла, чем у этой последней, а оба поперечника нижнего конца почти равны между собой (у всех других беличьих боковой поперечник больше передне-заднего). Строение локтевой кости сходно с таковым у древесных беличьих.

У настоящих сусликов кости предплечья значительно шире и вообще массивнее, чем у *Tamias* и *Sciurus*. Так, относительная величина бокового поперечника лучевой кости составляет от 6.5 до 7.6% ее длины. Головка

радиуса значительно сжата в передне-заднем направлении: отношение бокового поперечника к передне-заднему 136—150%, против 124—128% у белок. Локтевая кость также значительно расширена, особенно в передне-заднем направлении; локтевой отросток удлинен (от 16 до 18% длины кости). Наиболее слабые кости предплечья у реликтового суслика, наиболее мощные — у желтого.

У сурков поперечные размеры локтевой и лучевой костей относительно больше, чем у сусликов. Так, передне-задний поперечник первой из них достигает 8.8—9.5% длины кости. Длина локтевого отростка также значительно больше. Лучевая кость, как и у сусликов заметно сжата с боков; головка ее имеет форму более узкого овала, чем у сусликов (отношение бокового поперечника к передне-заднему — от 18 до 19% длины локтевой кости). Наиболее слабые кости предплечья имеет длиннохвостый сурок, наиболее мощные они у тарбагана.

Бедренная кость (рис. 10). Кроме разницы в относительной длине, для различных представителей трибы наземных беличьих показатели также относительные поперечные размеры кости, форма и положение головки и бугров. Так, поперечные размеры диафиза у *Marmotinae* значительно превышают таковые у древесных беличьих и увеличиваются от наименьших у *Tamini*, промежуточных у американских сусликов *Otospermophilini*, до наибольших у *Citellini*, *Marmotini* и *Cynomysini*.

Бурундук, так же как и в отношении строения других костей конечностей, из всех наземных беличьих нашей фауны ближе всего к белкам. Он мало отличается от них (особенно от *Sciurus anomalus* Thom.), не только по пропорциям кости, но и по форме ее головки, длине шейки и величине угла, образуемого продольной осью шейки с длинной осью кости (133—134°). В то же время относительный боковой поперечник средней части диафиза у бурундука близок к таковому у некоторых настоящих сусликов (8.2% длины кости). По форме, величине и расположению большого, малого и третьего вертелов бедренная кость бурундука также напоминает одноименную кость *Citellus*.

В пределах рода *Citellus* различные виды довольно заметно разнятся как по поперечным размерам диафиза, так и по форме и величине вертелов и мыщелков. Наибольшие величины первого характеризуют бедренные кости реликтового, большого и желтого сусликов (9.2—9.5% длины кости), наименьшие — длиннохвостого. Относительная величина поперечника верхнего конца колеблется от 20.8% у *C. major* до 22.7% у длиннохвостого суслика, нижнего — от 18.5% (у малого и крапчатого) до 20.6% у длиннохвостого. Шейка бедра у большинства сусликов короче, чем у сурков (особенно у *C. major* и *C. fulvus*). Угол между ее продольной осью и длинной осью кости составляет 125.5—126.5°, а угол между осями шейки и головки в большинстве случаев 183—185°; таким образом, головка имеет некоторый наклон в сторону большого вертела. Лишь у длиннохвостого суслика этот угол сходен с таковым у древесных беличьих (в среднем 179°); шейка бедра у него также несколько удлинена по сравнению с другими видами. Головка бедра у сусликов более погружена в вертлужную впадину, чем у бурундука и древесных беличьих. Так, если у обыкновенной белки она входит в суставную ямку приблизительно на половину своей высоты, то у большинства сусликов —  $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$ . Большой вертел у *Citellus* развит сильнее, чем у *Sciurus*; малый — выдается менее медиально, но далее, чем у древесных беличьих, распространяется по направлению к нижнему концу: менее чем на  $\frac{1}{4}$  длины кости у обыкновенной белки и заметно более чем на эту величину у сусликов. Весьма заметно различие между сусликами и белками и в форме и размерах

третьего вертела: у большинства видов рода *Citellus* он имеет большую протяженность в дистальном направлении, доходя иногда книзу почти до середины диафиза.

У сурков бедренная кость выделяется среди прочих беличьих своей массивностью и наибольшими в пределах трибы относительными поперечными размерами. Относительная ширина середины диафиза достигает 10% длины кости у алтайского сурка; у остальных видов лишь немногим меньше. Боковой поперечник верхнего конца кости у большинства видов равен 24.1—24.4%, нижнего — 22.2—22.9% длины бедра. Лишь у *M. camtschatica* оба промера заметно меньше (соответственно 23.0 и 21.0%). Отличия в деталях строения от сусликов следующие: 1) угол между продольной осью кости и ее шейкой несколько больше; 2) головка имеет больший наклон в сторону большого вертела; 3) малый вертел простирается дистальнее; 4) третий — выше и более отчетливо ограничен от основания большого вертела.

Большая и малая берцовые кости. Кости голени наземных беличьих относительно короче, чем у *Sciurinae*, а по относительной толщине их диафиза в пределах *Marmotinae* наблюдается тот же естественный ряд, что и для бедренной кости (см. выше). Нижняя часть малой берцовой, за исключением ее эпифизарного отдела, прочно соединяется с большой вдоль гребневидного выступа на боковой поверхности последней. Он отчетливее развит у более роющих форм, а относительная длина его у наземных беличьих больше, чем у древесных, последовательно уменьшаясь от *Tamini* (около 20—25% длины tibia) *Otospermophilini*, *Citellini* и *Marmotini* до *Synomyini* (около 12%); у древесных беличьих эта величина составляет около 20%. В обратном порядке располагаются указанные подтрибы по относительной величине области соединения верхнего конца обеих костей голени, увеличивающейся от бурундуков к луговым собачкам.

Большая берцовая кость *Marmotini* отличается значительно более выраженным рельефом ее поверхности, чем та же кость у древесных беличьих. Гребень ее (crista tibiae) простирается у первых значительно дистальнее, резче выступает межкостный (медиальный) и латеральный, подколенная вырезка глубже, вогнутость на наружной поверхности выражена слабее. Поэтому очертания поперечного среза средней части диафиза кости имеют у *Marmotinae* форму треугольника, направленная вперед вершина которого образована ее передним гребнем; у *Sciurinae* очертания того же сечения имеют округлую форму с некоторым преобладанием передне-заднего поперечника над боковым. Кроме того, у наземных беличьих проксимальная часть тibia несколько изогнута в продольной плоскости: ее передняя поверхность выпуклая задняя — вогнутая. Указанные особенности строения tibiae связаны со степенью развития длинного сгибателя пальцев, мышцы, более сильной у норových форм. Нижний конец большеберцовой кости у наземных беличьих шире и массивнее, чем у древесных, лодыжка (malleolus medialis) длиннее.

Малая берцовая кость *Marmotinae* сжата в передне-заднем направлении. Вогнутость на ее медиальной поверхности, заполненная musculus flexor fibularis, у наземных форм выражена слабее, чем у древесных (за исключением *Tamias* и *Ammospermophilus*), у которых она глубокая, узкая, длинная, как и у *Sciurus*, ограничена с медиальной и латеральной сторон острыми гребнями. Дистальная часть кости сравнительно массивна, слегка сжата в боковом направлении. Возвышение на месте ее соединения с tibiae выражено слабо.

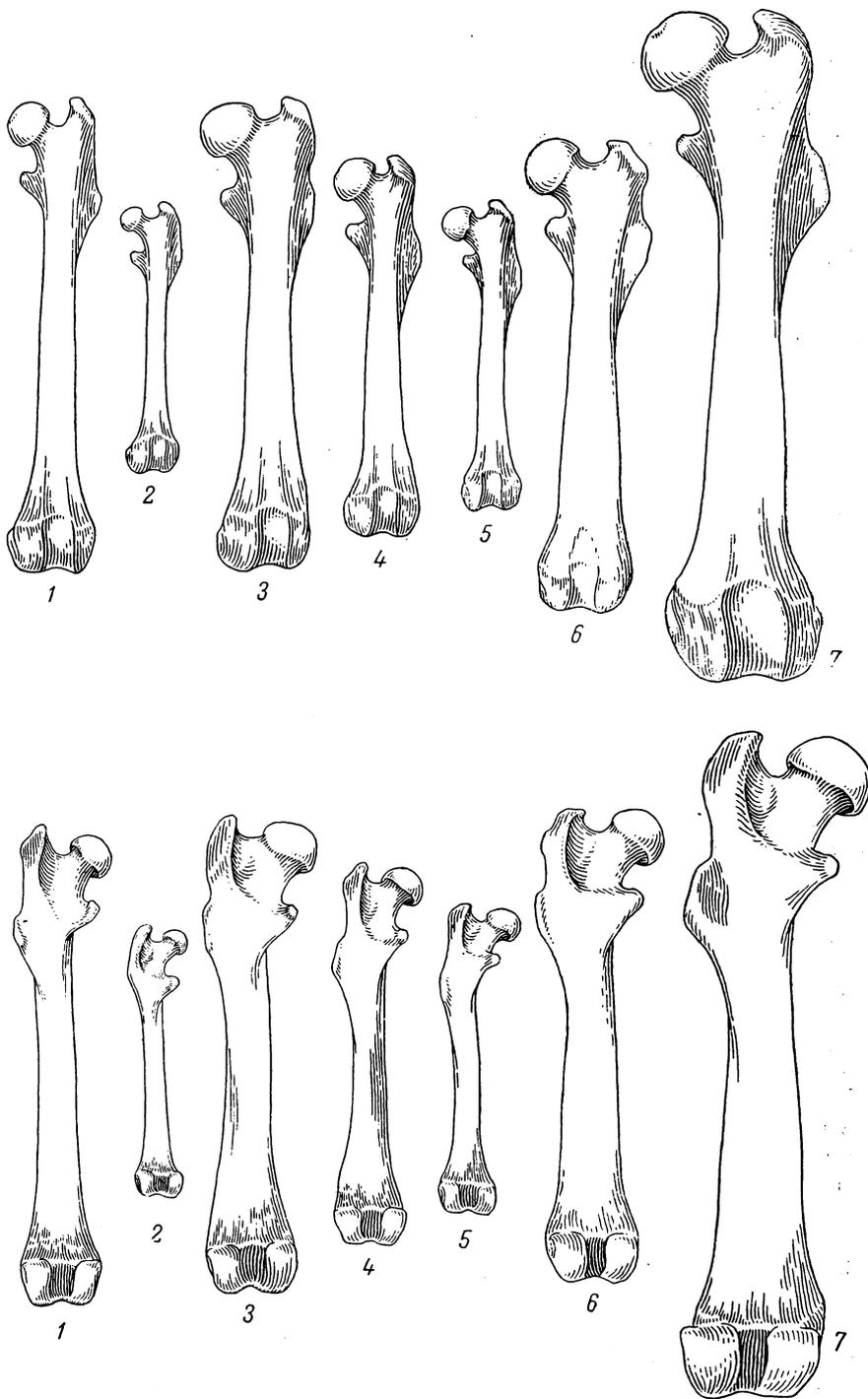


Рис. 10. Бедренная кость беличьих, вид с передней поверхности (верхний ряд) и с задней (нижний ряд).  
 Обозначения те же, что на рис. 7.

Бурундук по строению костей голени ближе, чем другие *Marmotinae*, к древесным белчьи́м. Относительные поперечные размеры обеих костей, как в области диафиза, так и в эпифизарных отделах, являются у него наименьшими среди наземных белчьи́х и мало отличаются от таковых у белок рода *Sciurus*. Большая берцовая кость характеризуется: 1) относительно наиболее короткой *crista tibiae* (расстояние от крайней проксимальной точки кости до вершины гребня равно примерно 31.0—31.5% длины кости); 2) слабо выраженными медиальным и латеральным гребнями; 3) неглубокой подколенной вырезкой; 4) округлыми очертаниями поперечника диафиза в его средней части; 5) значительной относительной длиной области соединения дистальных частей *tibia* и *fibula* и сравнительно небольшой площадью их сочленения на проксимальном конце.

У сусликов кости голени характеризуются уже чертами, типичными для наземных белчьи́х. Однако соответствующие признаки не одинаково выражены у разных видов. Так, реликтовый и длиннохвостый суслики характеризуются сравнительно узкой в ее средней части большеберцовой костью: ее относительный боковой поперечник составляет у них 5.8% длины кости; наибольший он у большого (6.64%) и желтого (6.94%) сусликов. Относительная величина бокового поперечника верхнего конца *tibia* изменяется от 18% длины кости (крапчатый суслик) до 21.2% (желтый суслик); для нижнего она менее изменчива, соответственно от 11.2 до 12.3% у тех же видов. Что же касается малой берцовой кости, то ее относительный боковой поперечник посередине диафиза наименьший у реликтового суслика (2.4% длины кости), а наибольший — у желтого (3.1%), а также крапчатого и длиннохвостого (3.2%).

У *Citellini* отчетливее, чем у других наземных белчьи́х, выражен изгиб проксимальной части *tibiae*. В отличие от *Sciurinae* и *Tamini*, у *Citellini* хорошо развиты медиальный и латеральный гребни, глубже подколенная вырезка, длиннее гребень большеберцовой кости (35—43% ее длины); у желтого и большого сусликов он оканчивается более проксимально, чем у других видов. Гребневидный выступ на дистальном конце для соединения с *fibula* относительно короткий, но отчетливо обособленный.

У сурков поперечные размеры костей голени особенно большой берцовой больше, чем у сусликов, эпифизарные отделы их расширены, рельеф поверхности выражен резче, подколенная вырезка глубже, протяженность *crista tibiae* больше (41—44% длины кости).

Кости кисти и стопы (рис. 11). Кисть наземных белчьи́х короче и шире, чем у древесных, что можно рассматривать как приспособление к одновременному разрыхлению и выбрасыванию возможно большего количества грунта. Так, если у древесных белчьи́х нашей фауны отношение ширины кисти к ее длине составляет 19—21%, то у бурундука эта величина возрастает уже до 22%, у сусликов до 26%, у сурков до 30%. Интересно, что у тонкопалого суслика эта величина близка к ее наименьшим значениям у сусликов рода *Citellus* (24.1%). Метакарпалии *Marmotinae* более массивны, чем у *Sciurinae*, у которых они длиннее и тоньше. Пястные кости несколько короче и толще у бурундуков, чем у белок рода *Sciurus*, средней величины у *Otospermophilini* и наиболее массивны у луговых собачек и сурков. Они в следующем порядке располагаются по возрастанию их длины: I—V—II—IV—III (у древесных белчьи́х — I—V—II—III—IV); у бурундуков III и IV метакарпалии почти равны. Первый палец у всех *Marmotinae* сильно редуцирован и у некоторых сурков может вовсе отсутствовать; длиннее, чем у других, он у бурундуков подрода *Eutamias* и у луговых собачек. Остальные пальцы

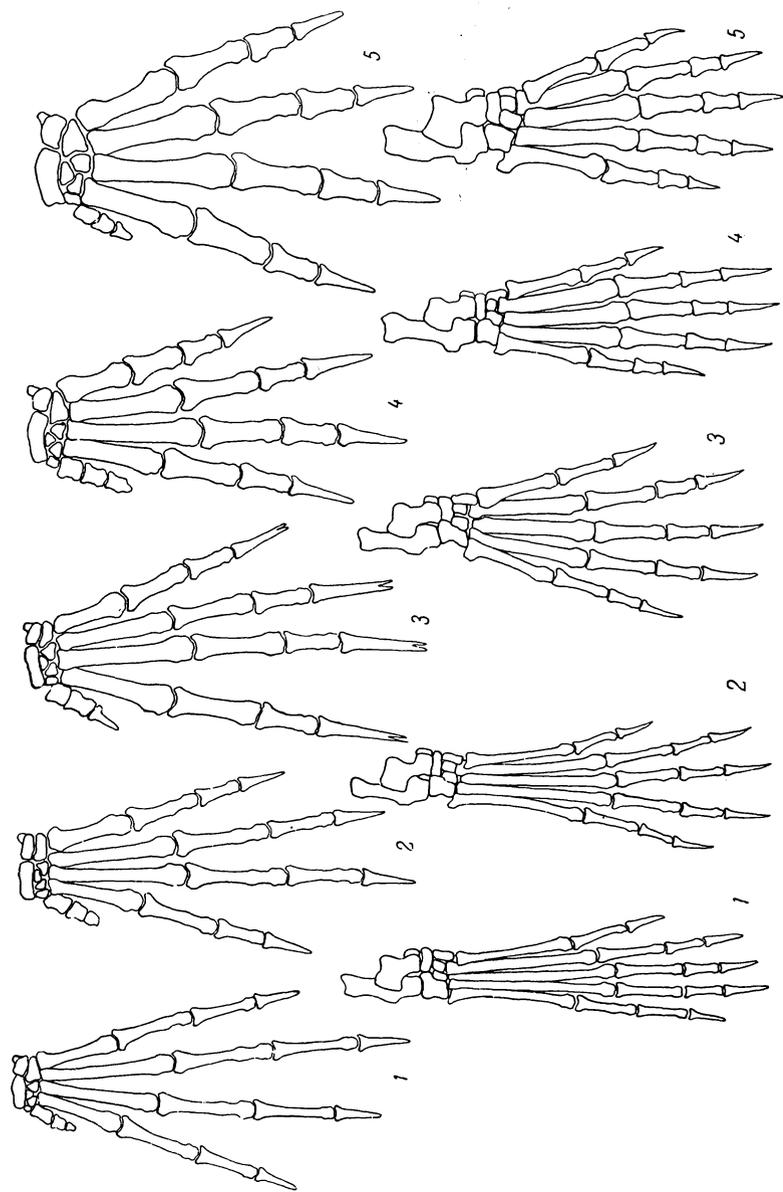


Рис. 11. Схемы строения костей кисти (*верхний ряд*) и стопы (*нижний ряд*) некоторых белчиных приведенные к одному размеру (по рентгенограммам).

1 — обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris* L.); 2 — азиатский бурзулак (*Tamias sibiricus* Lachm.); 3 — тонкопалый суслик (*Spermophilopsis terioactylus* Licht.); 4 — большой суслик (*Citellus major* Pall.); 5 — монгольский сурок (*Marmota sibirica* Kadde).

по длине располагаются в том же порядке, как и метакарпалии. Таким образом, длиннее других третий палец, а не четвертый, как у *Sciurinae*. Интересно, что у тонкопалого суслика (подсемейство *Xerinae*) третий палец также самый длинный, но остальные располагаются в порядке, отличном от такового у *Marmotinae*: I—V—IV—II—III. Приспособительное значение указанного соотношения длины лучей кисти заключается в том, что, поскольку основные движения у роющих наземных беличьих совершаются в плоскости, параллельной продольной плоскости тела (подгребание грунта под туловище), основная нагрузка приходится на средний (третий) палец и оба соседних с ним. При таком способе рытья наиболее удобной оказывается форма кисти в виде симметрично заостренной лопаты. Иное распределение продольных размеров лучей кисти у *Sciurinae* позволяет охватывать большую площадь при лазании, чем создается более прочная опора.

Стопа *Marmotinae*, как и кисть, короче и шире, чем у древесных беличьих. Исключение составляет бурундук, у которого она уже, чем даже у таких древесных форм, как оба вида белок нашей фауны: отношение ширины стопы на уровне оснований метатарзалий к их длине составляет 13.1%, тогда как у упомянутых белок оно равно 14.3 и 14.7%. Значительно шире стопа у сусликов: от 16.6% у крапчатого до 21.0% у желтого. Для сурков характерно наличие в среднем, еще несколько более широкой стопы: от 19.7% у алтайского до 22.2% у камчатского и тарбагана. У наземных беличьих по сравнению с древесными укорочены и утолщены метакарпалии и фаланги пальцев; у *Otospermophilini* они относительно длинные и массивные, а у *Cynomiyini*, *Citellini* и *Marmotini* — наиболее короткие и массивные. У бурундуков метакарпалии почти такой же длины, как и у древесных беличьих, но несколько тоньше. Вместе с тем у *Marmolinae* относительно крупнее тарзалы, в особенности пяточная и таранная кости, образующие более прочную опору для мощных костей голени. Таким путем увеличивается также плечо рычага силы на участке от средней части таранной кости до заднего конца пяточной. Это создает лучшие условия для работы трехглавой мышцы стопы, играющей большую роль при упоре и фиксации тела при рытье. Суммарная относительная длина предплюневых костей составляет у бурундука в среднем 25% длины стопы, у сусликов — от 29.2 до 30.7% (наименьшая у реликтового суслика, наибольшая — у большого и желтого), у сурков — от 29.7% у алтайского до 33.0% у тарбагана. Для сравнения можно указать, что то же соотношение у обыкновенной белки — 23.8%, у персидской — 25.2%, а у тонкопалого суслика — 27.4%. Относительная длина плюневых костей у бурундука — 39.4% общей длины стопы, у сусликов — от 32.2% (реликтовый) до 30.6% (крапчатый), у сурков — от 30.2 (алтайский) до 31% (камчатский). Что же касается свободной части стопы — пальцев, то относительная суммарная длина фаланг третьего, наиболее длинного, пальца в разных трибах *Marmotinae* изменяется несколько меньше, чем относительная длина плюсны и предплюсны: от 35.6% длины стопы у бурундука до 40% у тьяншанского сурка. Порядок расположения метатарзалий по степени возрастания их длины у бурундука, как и у древесных беличьих, следующей: I—V—III—II—IV. В отличие от *Tamiini* у прочих наземных беличьих они располагаются иначе: у *Citellus*, *Ictidomys* и *Cynomys* — I—V—II—IV—III; у *Otospermophilus* и *Ammospermophilus* — I—V—II—IV—III; у *Xerospermophilus* — I—V—IV—II—III. Что же касается относительной длины хорошо развитых пяти пальцев, то если для древесных беличьих она увеличивается в порядке I—V—II—IV—III, то для наземных это соотно-

нение имеет вид либо I—V—II—III—IV (у реликтового и длиннохвостого сусликов), либо I—V—II—IV—III (у остальных видов сусликов и сурков). Особняком стоит лишь бурундук, у которого в отличие от других *Marmotinae* III и IV пальцы равной длины, второй несколько короче, а затем следуют V и I.

Из изложенного ясно следует, что в строении отдельных костей посткраниального скелета (как и в соотношении длин конечностей и их отделов), у наземных беличьих отчетливо выражены черты приспособления к норovому образу жизни и рытью в значительной степени с помощью конечностей. Характерные для них укороченные конечности можно рассматривать как приспособление к обитанию в узких норах. Меньшая разница между длиной передних и задних конечностей по сравнению с древесными беличьими в значительной степени определяет и характерный для них аллюр — короткий галоп. Виды же, у которых эта разница сравнительно велика (длиннохвостые суслики, тонкопалый суслик), способны передвигаться прыжками, подобно белкам; они же являются одновременно наиболее подвижными среди наземных беличьих и способными к дальним миграциям. Относительное удлинение проксимальных отделов и укорочение дистальных также может быть истолковано как приспособление к рытью: увеличение проксимального плеча рычага выгоднее для приложения силы на конце дистального плеча, а укороченные дистальные отделы могут выдержать большие нагрузки, возникающие при рытье. В качестве сходных приспособлений могут рассматриваться также такие признаки, как увеличение поперечных размеров костей (особенно на уровне дистальных эпифизов); более сильное развитие бугров и гребней, служащих местом прикрепления основных мышц-разгибателей (особенно на локтевом отростке); увеличение расстояния между местом прикрепления мышц и центром суставов, чем создается лучшая возможность для проявления силы.

Бурундуки, в основной своей массе ведущие наземно-древесный образ жизни, но и роющие довольно интенсивно, обнаруживают в строении костей конечностей смешанные признаки древесных и наземных беличьих. По длине конечностей они занимают промежуточное положение между ними. Соотношение продольных размеров отдельных отделов у них своеобразное, характерное только для этой трибы. Разница в длине передней и задней конечностей и размеры локтевого отростка — как у белок, а отношение между боковым и передне-задним поперечниками — как у сусликов. Смешанные черты проявляются и в деталях строения отдельных костей.

У сусликов и сурков в строении посткраниального скелета наблюдается много общего. Однако у *Marmotini* больше относительная длина конечностей, особенно передней. Кроме того, ряд признаков в строении отдельных костей свидетельствует о том, что приспособления к рытью выражены у них в большей степени, чем у сусликов, а именно: у сурков меньше разница в длине передней и задней конечностей, кисть и стопа относительно шире, отдельные кости значительно массивнее, больше в поперечнике, мощнее локтевой отросток, выступы, гребни и бугристости выражены рельефнее и дальше отстоят от центров суставов.

#### КРАТКИЙ ОЧЕРК ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ НАЗЕМНЫХ БЕЛИЧЬИХ

Современные представители подсемейства ограничены в своем распространении Голарктической областью (рис. 12). Их ископаемых остатков за ее пределами до настоящего времени также не найдено. Фауны на-

земных беличьих Палеарктики иNearктики характеризуются значительными различиями. Последняя разнообразнее и имеет более архаичный облик. Здесь имеются представители всех пяти триб, причем две: американские суслики *Otospermophilini* и луговые собачки *Cynomysini* для Nearктики эндемичны. Остальные три являются общими для фаун Старого и Нового Света, однако каждая из них имеет только по одному тождественному (*Citellini*) или близкому общему виду. Их распространение указывает на сравнительно недавнюю восточноазиатскую фаунистическую связь территорий северной части лесной, а также тундровой зон. Сказанное видно из следующего соотношения видов этих трех триб:

	Палеарктика	Нeарктика	Общих видов
Триба <i>Marmotini</i>			
Род <i>Marmota</i> . . . . .	8	5	1
Триба <i>Citellini</i>			
Род <i>Citellus</i> . . . . .	13	8	1
Подрод <i>Urocitellus</i> . . . . .	2	2	1
Подрод <i>Citellus</i> . . . . .	8	6	—
Подрод <i>Colobotis</i> . . . . .	3	—	—
Триба <i>Tamini</i>			
Род <i>Tamias</i> . . . . .	1	17	—
Подрод <i>Tamias</i> . . . . .	—	1	—
Подрод <i>Eutamias</i> . . . . .	1	16	—
Род <i>Sciurotamias</i> . . . . .	2	—	—
Подрод <i>Sciurotamias</i> . . . . .	1	—	—
Подрод <i>Rupestes</i> . . . . .	1	—	—

Совокупная оценка данных палеонтологии, современного видового разнообразия и характера распространения отдельных видов позволяют считать центром развития трибы *Citellini* Палеарктику, а именно континентальные пространства внутренних частей азиатского материка; в составе палеарктической фауны сформировался, в частности, и эндемичный для нее подрод *Colobotis*. Развитие тех видов трибы, которые населяют степные и пустынно-степные ландшафты Нового Света, происходило без связи с фауной Палеарктики, вероятно, по крайней мере со второй половины плиоцена. Являются ли эти виды в североамериканской фауне остатками когда-то широко распространенной общей голарктической фауны или, что кажется более вероятным, третичными вселенцами, — это вопрос, который должны решить данные палеонтологии. Недостаток их не позволяет пока с достаточной уверенностью определить также и вероятные центры развития триб *Marmotini* и *Tamini*. Так или иначе центром многообразия современных форм этой последней является Новый Свет, хотя описанное число видов этой трибы здесь и следует считать преувеличенным. Неясен и возраст эндемизма *Otospermophilini* и *Cynomysini*. Для первой из этих групп нельзя полностью отрицать возможность нахождения в дальнейшем ископаемых остатков ее представителей на западе и востоке Евразии.

В современную геологическую эпоху наземные беличьи наиболее многочисленны в условиях открытых ландшафтов умеренных и частью субтропических широт, проникая с фауной соответствующих вертикальных поясов и интразональных биотопов на равнинах далеко к югу и к северу, заходя за тропик и полярный круг. Наиболее разнообразна фауна центральных частей американского континента. В соответствии с особенностями природной зональности этой территории многочисленные виды всех пяти триб занимают здесь сравнительно небольшую область и ареалы многих видов имеют реликтовый характер. В Евразии наземные

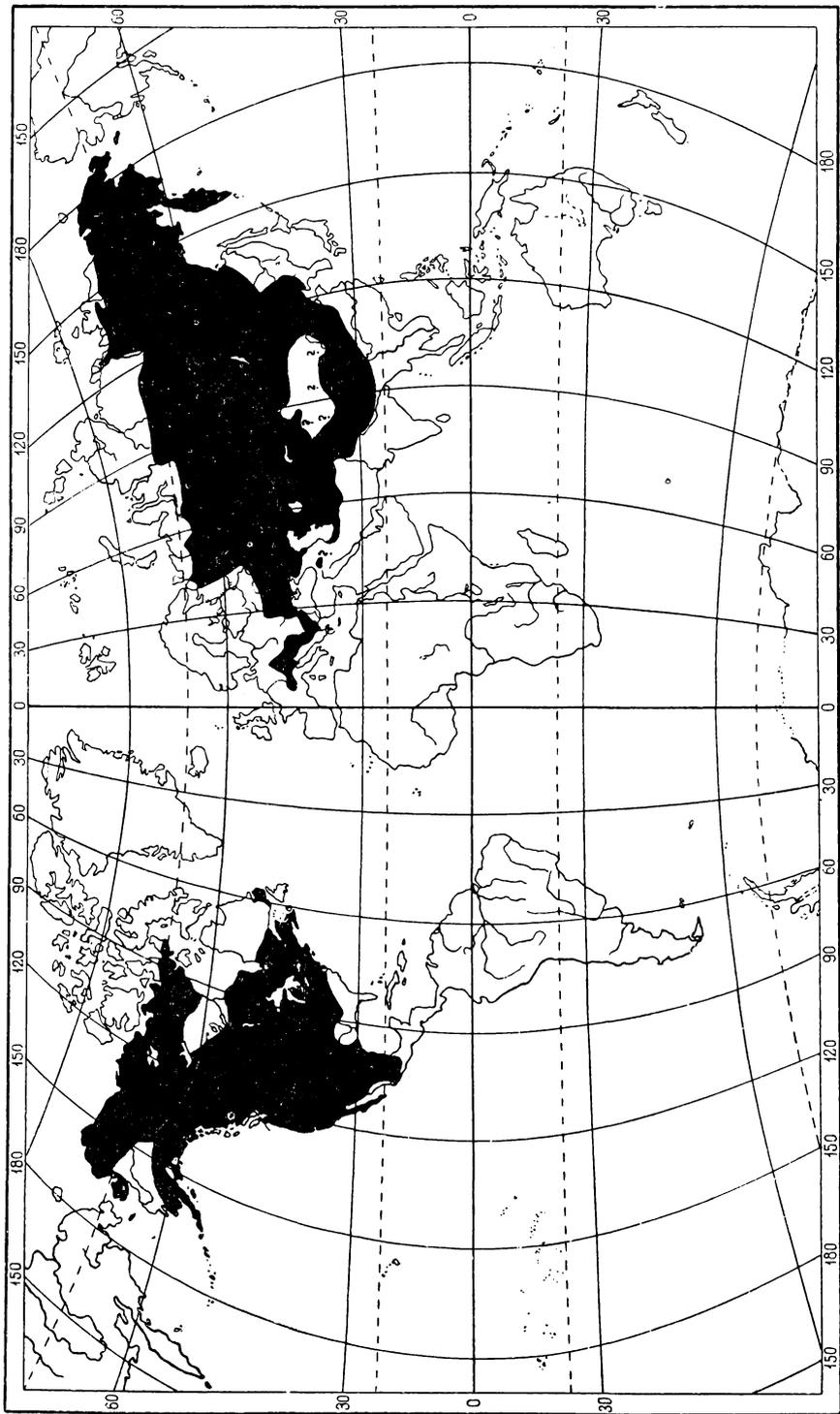


Рис. 12. Распространение подсемейства наземных белчиных (*Marmotinae*).

белчьи населяют более равномерно всю область открытых ландшафтов равнин, равно как и горных районов, преимущественно на территории молодой, альпийской складчатости. Наиболее бедной является фауна западных частей континента к западу от 30° в. д., причем для *Citellini* и *Marmotini* это обеднение шло особенно интенсивно в плейстоцене.

Наземных белчьих, являющихся зональными видами современной тундры, практически нет. Встречающиеся здесь один вид сусликов и два вида сурков населяют область равнинных тундр северо-востока Сибири и запада Северной Америки, но являются азональными видами, придерживающимися луговых и лугово-степных биотопов. Тундры же большей части Евразии к западу от Лены, равно как и п-ова Лабрадор, в современную эпоху вообще лишены наземных белчьих. Однако в палеофауне сравнительно хорошо изученного европейского плейстоцена остатки их найдены в составе фаунистических комплексов, свойственных тундробразным ландшафтам по периферии области наибольшего похолодания центральных частей западной Палеарктики. Можно предполагать, что здесь они также являлись азональными формами и находились у северного предела их бывшего распространения, населяя биотопы степного или луго-степного характера, благоприятные также и в отношении почвенно-температурных условий. Наземные белчьи были в это время представлены здесь не менее чем четырьмя видами: двумя видами сурков и двумя сусликов. Из числа первых сурков, близкий к современному байбаку, был распространен далеко к западу от границ его ареала исторического времени, а альпийский сурок встречался в Западной Европе в области низких предгорий, выходя и на равнину. Среди сусликов известен один мелкий вид — форма предковая для современного крапчатого суслика и один крупный — из современного подрода *Colobotis*. Кроме того, не исключено, что среди тундробразных ландшафтов в условиях более мягкого океанического климата Западной Европы жил и один из видов подрода *Urocitellus*. Современный его представитель американский длиннохвостый суслик *C. parryi* Rich. населяет остепненные и луговые участки склонов речных долин, а местами и тундр океанического побережья Восточной Сибири и Северной Америки, включая и некоторые острова. Сурки же представлены на обоих континентах самостоятельными видами,<sup>1</sup> тяготеющими к участкам горной тундры, благоприятным для поселения норников в отношении рельефа, экспозиции и растительности.

Из трех видов наземных белчьих таежной зоны только один — представитель *Tamiini* — азиатский бурундук может считаться зональной формой тайги. Оба другие вида — североамериканский лесной сурок *M. monax* L. и близкий к *C. parryi* азиатский длиннохвостый суслик *C. undulatus* являются по существу луговой и горно-луговой формами, причем ареал первого располагается в основном в зоне широколиственного леса. Следует считать вероятным, что для представителей триб *Marmotini* и *Citellini* такой образ жизни является первичным и предки современных видов были вначале преимущественно луговыми и лугово-лесными формами. Интересно и то, что оба последних вида сохранили ряд признаков, которые позволяют считать их примитивнее родственных видов, населяющих другие ландшафтные зоны.

Зона широколиственного леса в современную эпоху бедна наземными белчьими. Из *Tamiini* зональными видами являются североамериканский большой бурундук (*T. striatus* L.), а в Старом Свете — представители ро-

<sup>1</sup> Возможно, что камчатский сурок распространен также на северо-западе Аляски (подробнее, стр. 402).

дов *Sciurotamias* и *Rupestes*. Последние связаны в своем распространении с широколиственными и горно-широколиственными лесами Китая, уже у юго-восточной границы распространения наземных беличьих в Азии. Большая часть ареала американского лесного сурка также охватывает зону широколиственных лесов Северной Америки. Широколиственные леса европейской части СССР и Западной Европы лишены наземных беличьих, причем, возможно, уже с середины плиоцена.

В степной зоне, включая и обе переходные подзоны: лугово-степную (лесостепную) и пустынно-степную, равно как и соответствующих вертикальных поясах, сурки и суслики являются зональными формами, причем здесь распространены наиболее специализованные виды каждой из триб. В Северной Америке, в сходной природной обстановке радиировали представители эндемичных триб *Olospermophilini* и *Cynomiyini*. *Tamini* здесь в некоторых местах заходят в область островных лесов.

Ареалы сурков в Новом Свете приурочены преимущественно к горным территориям, тогда как в Евразии имеются как равнинные, так и горные формы. При этом среди равнинных наиболее широко распространена группа *bobac—baibacina—sibirica*, включающая ряд близких форм, находящихся в процессе видового становления. Некоторые горные виды Средней и Центральной Азии — длиннохвостый сурок и сурок Менабира являются более примитивными, чем равнинные, причем второй из них имеет явно реликтовый ареал в горах Западного Тянь-Шаня. Суслики подрода *Citellus* представлены шестью видами в Новом Свете и восемью в Евразии. В Старом Свете наибольшую протяженность имеют ареалы видов из эндемичного подрода *Colobotis*, населяющих, кроме степных, и пустынно-степные биотопы. Таковы малый (*C. pygmaeus* Pall.) и краснощекий (*C. erythrogeus* Pall.) суслики, а в Америке — виды степи и лесостепи. Эти различия так же хорошо объясняются особенностями природной зональности обоих континентов, как и общий характер распространения триб.

Многие наземные беличьи являлись также зональными видами плейстоценовых степей и лесостепей. В Старом Свете они были представлены близкими к современным формами из числа указанных выше для тундробразных ландшафтов плейстоцена. В связи с сокращением, особенно с начала голоцена, территорий, занятых степными пространствами, границы ареалов ряда видов далеко отодвинулись к востоку и частью к северу. Последний процесс во всяком случае имел место и в Северной Америке. В современную геологическую эпоху происходят также изменения ареалов степных видов сурков и сусликов, связанные с хозяйственной деятельностью человека. Известно, что на распространении тех и других она сказывается различным образом. Сурки не мирятся с распашкой степей и в результате хозяйственного освоения занятой ими территории и неумеренного промысла ареал ряда видов сократился уже на протяжении исторического времени. Напротив, целый ряд видов сусликов расширяет область своего распространения к северу за счет территории лесостепи, подвергающейся распашке, а к западу (*C. pygmaeus*) и востоку (*C. fulvus*) — за счет опустынения степных и предгорно-степных участков в результате перевыпаса. С другой стороны, численность некоторых видов, в особенности в эндемичных по чуме районах снижена до пичтожных показателей плотности в результате осуществления многолетних неоднократных истребительных мероприятий.

Пустынная зона лишена представителей триб сурков и бурундуков. В Новом Свете здесь распространены два рода американских сусликов:

*Ammospermophilus* и *Xerospermophilus*. К числу зональных видов пустынь Старого Света может быть причислен только *C. fulvus* из эндемичного подрода *Colobotis*. Значительная же часть видов рода *Citellus*, как палеарктических, так и неарктических, проникает в зону пустыни лишь вместе со степными участками. Такому проникновению особенно способствует мозаичный пустынно-степной ландшафт возвышенных территорий Центральной Азии. Что же касается желтого суслика, то заслуживает быть отмеченным, что этот вид активен только в течение короткого весеннего периода, когда эфемерная пустыня представляет собой луго-степь, и уже в конце мая впадает в летнее теплое оцепенение, переходящее в зимнюю спячку. Таким образом, желтый суслик фактически избегает воздействия условий существования, которым подвергаются животные зоны пустыни, а живет в значительной степени в лугово-степной обстановке. Отметим, что в пустынях Средней Азии экологическую нишу наземных беличьих занимает *Spermophilopsis* — в современную геологическую эпоху единственный представитель подсемейства *Xerinae* в составе азиатской фауны.

Относительно фауны наземных беличьих горных территорий частично говорилось выше. Здесь следует добавить, что по крайней мере в отношении представителей *Marmotini* и *Citellini* Старого Света она складывается, с одной стороны, из видов, тяготеющих к более примитивным формам и имеющих преимущественно изолированные или сильно раздробленные ареалы, а с другой — обнаруживающих близкие родственные связи с равнинными формами (например, *Marmota baibacina* — *M. bobac* Müll.; *Citellus pygmaeus* — *C. musicus* Men.) с более обширной и менее разорванной областью распространения. В некоторых случаях горная форма из состава такой родственной пары видов оказывается вымершей, как например плейстоценовая форма из группы *M. bobac* на Главном Кавказском хребте.

#### ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ И ЭВОЛЮЦИЯ

Начиная с пятидесятих годов текущего столетия в связи с появлением многочисленных исследований по ископаемым грызунам классификация этого отряда претерпела ряд существенных изменений. Коснулись они также и системы белкообразных грызунов, хотя и в меньшей мере, чем других.

Известно, что к *Sciuromorpha* относятся *Ischyromyoidea*, включающие наиболее древних из известных грызунов, которым в любой из существующих систем придается ранг не ниже семейства и, во всяком случае, не более низкий, чем беличьим собственно. При этом, если вопрос о примитивности *Sciuridae* в целом не вызывает ни у кого сомнений, то относительно некоторых признаков их строения, в частности зубов, существуют прямо противоположные точки зрения. В силу того, что именно на этих признаках приходится строить единую систему современных и ископаемых *Marmotinae* (остатки других частей черепа и тем более посткраниального скелета принадлежат у древних форм к большим редкостям), вопрос приобретает существенное значение. Наиболее спорное представление, какой из типов строения верхних коренных — трех- или четырехбугорчатый, — следует считать исходным. В последнее время А. Вуд (Wood, 1955, 1962), монографически обработавший одну из групп *Ischyromyoidea* мировой фауны, а именно семейство *Paramyidae*, полагает, что нет достаточных оснований разделять мнение Г. Штелина и С. Шауба (Sthelin u. Schaub, 1951) о первичности трехбугорчатого типа строения верхних коренных современных древесных и наземных беличьих; значи-

тельное число фактов говорит о том, что такое строение есть результат вторичного упрощения. Признаки же четырехбугорчатости — неполное разделение внутреннего бугра (протокона) — должны быть расценены как показатель древнего строения, свойственного многим из *Ischyromyoidae* и некоторым из наиболее примитивных ископаемых *Marmotinae*. Этого взгляда И. М. Громов продолжает придерживаться и в настоящей работе.

В связи с изложенными признаками прогрессивной специализации в строении коренных зубов (рис. 13) наземных белчихих (часть из них указана выше) можно считать следующие:

Общие для верхних и нижних коренных: 1) высококоронковость: сильно развитые (высокие и обычно сжатые в передне-заднем направлении) основные бугры, в особенности внутренний (протокон) на верхних и передние, особенно передне-внутренний (метаконид) на нижних, а также глубокие долилки между ними; 2) упрощение бугорчатого строения и переход к бугорчато-гребенчатому: редукция дополнительных бугорков, обычно ведущая к образованию поперечных гребней. Для верхних коренных: 1) наличие одного неразделенного внутреннего бугра (протокона); 2) усложнение строения переднего ( $P^3$ ) и моляризация заднего ( $P^4$ ) переднекоренных; 3) уменьшение площадки переднего воротничка (парастилия), в особенности на  $P^4$  и площадки заднего (метастилия) на всех коренных; 4) на них же — исчезновение переднего промежуточного бугорка (протоконуля) на переднем гребне (протолофе) и слияние его с внутренним бугром (протоконом); то же для заднего (метаконуля) на заднем гребне (металофе); 5) редукция наружного краевого промежуточного бугорка (мезостилия). Для нижних коренных: 1) укорочение переднекоренного ( $P_4$ ) и увеличение ширины расстановки передней пары его бугров (прото- и метаконида); 2) образование на  $M_1$ — $M_2$  гребня (металофида), связывающего передние бугры и разделяющего площадки тригониды и талонида; на всех коренных: 3) редукция и исчезновение переднего промежуточного бугорка (параконулида); 4) уменьшение задне-внутреннего бугра (энтокониды) при одновременном ослаблении его корня, вплоть до полной редукции его на переднекоренном; 5) уменьшение задне-наружного бугра (гипоконида) и расположение его не под углом, а на одной линии с задним краем зуба; 6) редукция и исчезновение наружного краевого промежуточного бугорка (мезостилида) и промежуточного бугорка между наружной парой основных бугров (мезоконида). Большая часть перечисленных признаков связана с усилением гипсодонтности и в известной мере повторяет сходное направление изменения зубов в некоторых других отрядах млекопитающих. При этом древние признаки несколько дольше сохраняются на верхних коренных, а также в средних отделах нижних и в задних отделах верхних; о последовательности их сохранения в орочаудальном направлении говорилось выше. Прогрессивное изменение значительного числа указанных особенностей строения хорошо прослеживается в ряду *Marmota*—*Citellus*—*Cynomys*, а в пределах рода *Citellus* у ряда видов из подродов *Urocitellus*—*Citellus*—*Colobotis*.

Различия в комбинации этих признаков являются по существу единственной возможной основой для обоснования единой естественной системы и классификации как вымерших, так и ныне живущих форм. Как уже упомянуто, для характеристики ископаемого материала могут быть привлечены почти исключительно признаки строения зубов, причем нередко только нижней челюсти, лишь в редких случаях находимой вместе с осевым черепом. При этом, если у одних представителей подсемейства

может быть отмечено значительное постоянство в строении черепа в целом, то у других, особенно ископаемых, сходное строение зубов может сочетаться с существенно различным строением остального черепа. В результате, чем более ранние стадии развития *Marmotinae* мы пытаемся восстановить на основании ископаемых остатков, тем больше возможность ошибок, вследствие включения боковых линий развития в основное его направление.

Значительно труднее, чем для зубов, установить признаки прогрессивной специализации для собственно осевого черепа и посткраниального скелета. Для первого такими признаками следует считать прежде всего те, которые связаны с изменением характера жевательных движений, соответствующих изменению в строении зубов (стр. 25), для вторых — с переходом от наземно-древесного образа жизни к норovому.

В черепе наиболее отчетливы изменения, связанные с усилением жевательной мускулатуры, в особенности с мощным развитием внутренней доли *m. masseter lateralis*, осуществляющей характерное для специализованных форм поворачивание челюстных половинок при жевании наружу (режущее движение). В связи с этим признаками прогрессивной специализации можно считать следующие: 1) увеличение области прикрепления мышц к массивной площадке скуловой дуги, как за счет более широкой расстановки передних отделов скуловых дуг, так и отодвигания назад их заднего края, до уровня  $M^1$ ; 2) увеличение массивного бугра в области нижне-наружного угла подглазничного отверстия и изменение формы отверстия от щелевидной до овальной и треугольной; 3) изменение формы переднего угла массивной площадки нижней челюсти от треугольной до прямоугольной и более переднее ее положение; 4) уменьшение нижней вырезки челюстных ветвей; 5) увеличение углового отдела за счет части его, загнутой внутрь и удлинение углового отростка при одновременном отклонении его наружу; 6) уменьшение ширины заглазничного сужения; 7) образование различной длины сагиттального гребня за счет частично или полностью сливающихся височных, и 8) более вертикальную постановку венечного отростка (признаки 6—8 связаны с более мощным развитием височной мышцы, особенно ее переднего отдела).

Кроме того, в связи с большим разнообразием грызущих движений, которые у наземных белчьих обеспечивают не только обработку пищи, но и разрыхление грунта при рытье нор, отчетливо имеют относительно небольшой передне-задний поперечник, к числу прогрессивных признаков следует отнести также следующие: 1) уменьшение высоты лицевого отдела; 2) то же — горизонтальной ветви нижней челюсти, в особенности ее резцовой части; 3) уменьшение крутизны изгиба верхних резцов и в меньшей степени нижних (у последних крутизна изменяется в зависимости от различной степени их использования для обработки твердых субстратов); 4) увеличение ширины сочленовного углубления на скуловом отростке височной кости.

Кроме того, отчетливое приспособительное значение имеют и такие особенности строения, как степень развития резцовых углублений твердого неба, зависящая от величины защечных мешков, ширина основания лицевого отдела, межглазничной области, степень развития и направление надглазничных отростков, форма и величина мозговой капсулы и ряд других с ними связанных. Они зависят от особенностей развития органов обоняния, зрения, а также головного мозга и приспособительный смысл их требует специального выяснения. Для органов зрения он частично указан ранее (Громов, 1961б).

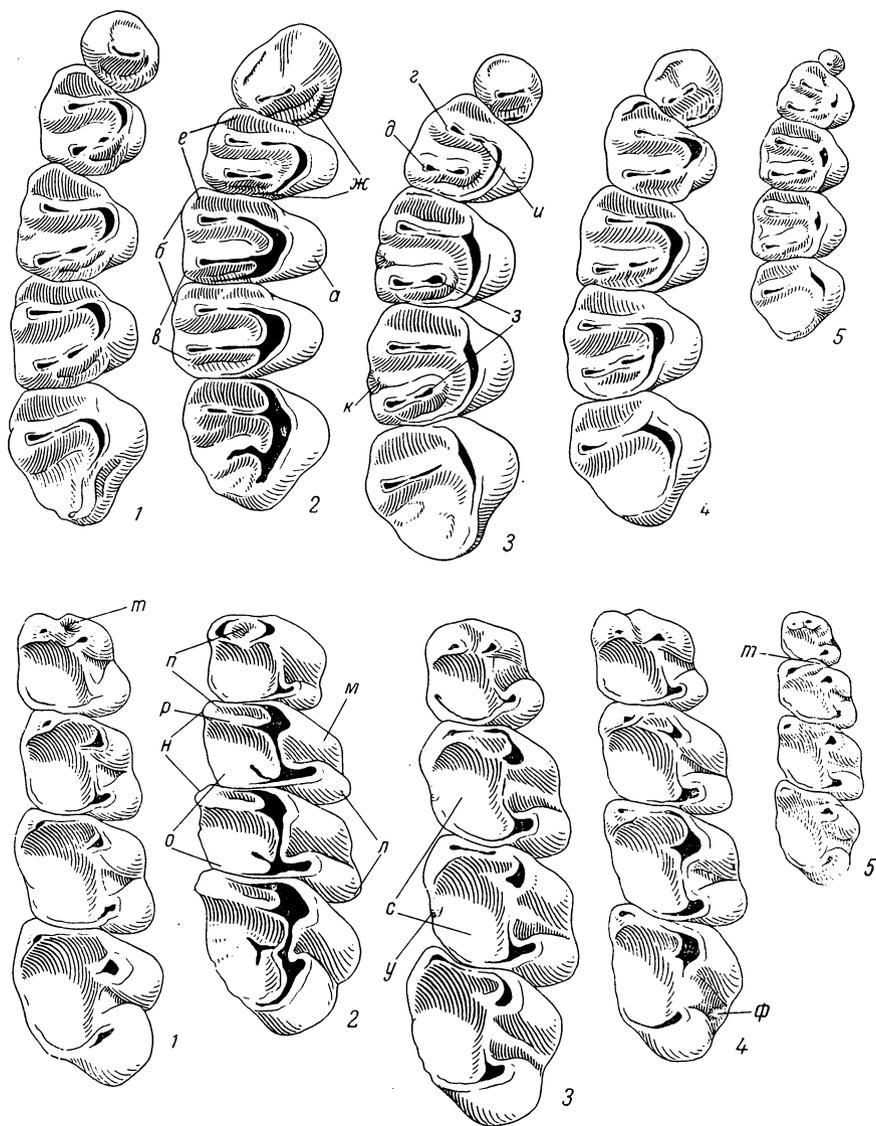


Рис. 13. Схема строения коренных зубов у представителей различных триб наземных беличьих (*Marmotinae*).

1 — сурки (*Marmota*); 2 — луговые собачки (*Cynomys*); 3 — американские суслики (*Otospermophilus*); 4 — настоящие суслики (*Citellus*); 5 — бурундуки (*Tamias*). Верхние коренные (верхний ряд): а — внутренний бугор, или протокон; б — передне-наружный бугор, или паракон; в — задне-наружный бугор, или метакокон; г — передний гребень, или парастиль; ж — площадка заднего воротничка или заднего гребня (парастилия); з — промежуточный бугорок заднего гребня (метастилия) или метакоконуль; и — промежуточный бугорок переднего гребня (парастилия), или протококонуль; к — краевой промежуточный бугорок, или мезостиль. Нижние коренные (нижний ряд): л — задне-наружный бугор, или гипококонид; м — передне-наружный бугор, или протококонид; н — передне-внутренний бугор, или метакоконид; о — задне-внутренний бугор, или энтококонид; п — переднее углубление, или углубление тригониды; р — задний гребень переднего углубления (тригониды), или металофид; с — заднее углубление, или углубление талониды; т — передний промежуточный бугорок, или протококонуль; ч — внутренний краевой промежуточный бугорок, или мезостилид; ф — наружный краевой промежуточный бугорок, или мезококонид.

Общее направление приспособительных изменений в строении скелета конечностей связано с тем, что при переходе к норovому образу жизни происходит укорочение их свободного отдела (особенно задних) за счет их дистальных звеньев. Нередко именно в связи с этим увеличивается длина бедра и плечевой кости по отношению к длине конечности (Bryant, 1945). Кроме того, у наземных беличьих относительная длина локтевого отростка больше, а область прилегания малой берцовой к большой в ее дистальном отделе меньше, чем у древесных и наземно-древесных форм, и кости более массивны, особенно в их дистальных отделах. Бурундуки, являющиеся наиболее белкообразными представителями подсемейства, имеют ряд признаков «беличьего» строения наряду со специфическими особенностями, свидетельствующими о древности и своеобразии этой группы.

М. Бриант (Bryant, 1945), оценивая в своей монографии североамериканских беличьих филогенетическую ценность признаков, характеризующих особенности строения зубов, собственно осевого черепа и нижней челюсти, а также посткраниального скелета, приходит к выводу, что признаки в строении области прикрепления жевательной мускулатуры, в особенности передней части *m. masseter* на передней поверхности скуловой дуги и массивной площадке нижней челюсти, имеют особенно важное филогенетическое значение и должны быть использованы для характеристики надродовых групп. Детали же строения жевательной поверхности коренных следует использовать для характеристики таксономических категорий ниже родовых. Справедливость первого из положений вряд ли может вызывать сомнение, поскольку она отчетливо выявляется в филогении отряда в целом. Что же касается второго, то здесь следует считаться с неодинаковой филогенетической ценностью различных признаков. Те из них, которые связаны с особенностями строения основных бугров и их первичных связей между собой, равно как и с различиями в степени гипсодонтности, имеют более существенное филогенетическое значение, чем связанные с различной степенью развития вторичных бугорков и гребней. Этими последними признаками действительно следует пользоваться для характеристики систематических категорий не выше рода.

Современное состояние наших знаний об истории подсемейства *Marmotinae* отражено в списках на стр. 54—55 и 58—59, где сведены данные о всех ископаемых ее представителях, известных нам как по литературе (до 1963 г. включительно), так и по оригинальным материалам. Во всех тех случаях, когда описавшие тот или иной вид авторы относили его к роду *Citellus*, не высказываясь или высказываясь очень осторожно о подродовой принадлежности остатка, нами на основании детального ознакомления с оригинальными описаниями приводится наиболее вероятная, по нашему мнению, подродовая принадлежность. Подобное уточнение при всем его ориентировочном значении позволяет уже при первом рассмотрении таблицы составить представление о палеофаунистических различиях Старого и Нового Света в различные эпохи неогена.

Несмотря на значительную разницу в степени изученности ископаемых представителей подсемейства в Европе, Азии и Северной Америке, некоторые общие заключения, вытекающие из рассмотрения приведенного списка, являются достаточно вероятными.

1) Хотя грызуны эпохи олигоцена изучены во всяком случае не хуже миоценовых как в Европе, так и в Северной Америке, в это время неизвестно остатков, которые можно было бы с достоверностью отнести к представителям подсемейства *Marmotinae*. В то же время остатки

*Sciurinae* в виде многочисленных видов находящихся на стадиях эволюции, весьма близких к таковой современного рода *Sciurus* (по крайней мере в отношении строения зубов нижней челюсти), известны из значительного числа олигоценовых местонахождений Западной Европы и Северной Америки. Так как остатки наземных белчих, известные из миоцена обоих континентов, имеют уже признаки всех современных триб, происхождение их следует отнести к более раннему времени. Однако в этом случае придется признать, что они были в это время более редкими, чем древесные белчики, или что тафономические условия олигоценовых местонахождений не благоприятствовали накоплению остатков наземных форм группы. В этом смысле особенно показательно среднемиоценовое местонахождение большого числа остатков микротероидфауны Винтерсгоф-Вест в Баварии, детально описанной Р. Демом (Dehm, 1950). Здесь в составе лесной фауны с преобладанием остатков белок и сошь найдены также и кости по крайней мере трех видов сусликов, занимавших, однако, в ней подчиненное положение. Можно думать, что таковые занимали, очевидно, и лугового типа биотопы в ландшафте этого времени. Впрочем вероятно, что открытые местообитания в эпохи олигодена и эодена были заселены многочисленными и процветающими представителями *Ischyromyoidea*, обнаруживаемыми в ряде родов отчетливой конвергенции в строении с белчичьими, в том числе и с наземными. Так или иначе, достаточно обоснованные соображения о происхождении этой группы не могут быть сделаны до тех пор, пока нам не станут известными палеонтологические материалы по раннетретичным наземным *Sciuridae* из Восточной Европы и центральных частей Азии, где разнообразные открытые ландшафты были хорошо развиты уже в олигоцене.

2) Как среди сурков, так и в особенности среди более многочисленных сусликов миоценовые формы обнаруживают уже характерные особенности видов современной неарктической и палеарктической фауны. Так, в Северной Америке все известные остатки мелких наземных белчих этого времени имеют черты морфологического сходства с современными бурундукообразными сусликами, трибы *Otospermophilini*, а в плиоцене — уже и отдельных родов этой трибы. Это сходство особенно велико в строении нижних коренных, тогда как осевой череп обнаруживает еще некоторые признаки, свойственные *Ischyromyidae* и *Paramyidae*. В то же время в Европе единственный из известных миоценовых родов, наряду с некоторыми чертами строения, общими с таковыми американских форм, обнаруживает уже признаки специализации в направлении современных настоящих сусликов Евразии из трибы *Citellini*. Таким образом, возможно, что предки наземных белчих Старого Света проходили «бурундукообразную» стадию эволюции либо раньше, чем в Новом Свете, либо, что более вероятно, соответствующие формы никогда не были здесь столь разнообразны и многочисленны, отчего остатки их до настоящего времени достоверно неизвестны.

Впрочем, Дж. Блек (Black, 1963) полагает, что многие из мелких ископаемых миоценовых *Sciurinae* Западной Европы находятся на стадии эволюции коренных, соответствующей таковой у представителей описанного им из миоцена Северной Америки рода *Miospermophilus* (стр. 141), который он считает предковым по отношению ко всем сусликам Америки. Однако ископаемые представители наземных белчих, находящиеся на стадии эволюции нижних коренных, свойственной *Citellus* или *Urocitellus*, встречаются в Северной Америке наряду с американскими сусликами трибы *Otospermophilini* лишь с плиоцена (три вида из более чем десяти

описанных). В это же время в Евразии все известные до сих пор ископаемые формы относятся только к упомянутым двум под родам рода *Citellus*.

Опубликованные к настоящему времени палеонтологические материалы позволяют следующим образом представить общую картину эволюции надвидовых групп наземных беличьих в третичную и четвертичную эпохи.

**Миоцен.** Остатки бурундуков (*Tamini*) известны в Северной Америке с начала этого периода в количестве 4—5 форм, все лишь на основании изолированных коренных. Только одной из них, позднемиоценовому *Tamias atheles* Hall дано видовое название. Дж. Блек (Black, 1963) указывает на сходство этого вида с бурундуками обоих современных под родов — *Tamias* и *Eutamias*. В СССР еще не описанные остатки представителей трибы найдены в составе позднемиоценовой гиппарионовой фауны у г. Павлодара на Иртыше (Нурумов и Савинов, 1963).

Из трибы американских сусликов (*Otospermophilini*) в миоцене известно большое число форм, обнаруживающих различную степень сродства с примитивными наземно-древесными формами подсемейства, значительно большую, чем у современных ее представителей. Они группируются в три рода: *Protospermophilus*, *Miospermophilus* и aff. *Otospermophilus*. По мнению Блека, первый из них, возможно, дал к плиоцену настоящих сурков (род *Marmota*), второй — всех американских сусликов, включая и относящихся к подроду *Citellus*, причем уже к концу миоцена — формы, близкие к видам современного рода *Otospermophilus*.

Мелкие по размерам (величиной с бурундука) виды рода *Miospermophilus* (конец нижнего—начало среднего миоцена) имеют низкокоронковые коренные, близкие по строению к коренным современных бурундуков рода *Tamias*; имеющиеся же отличия (несколько более сжатый в передне-заднем направлении протокон, иная форма нижних заднекоренных и некоторых другие) незначительны. В то же время по особенностям строения нижней челюсти по крайней мере один из двух видов, для которых оно известно, это скорее уже современный бурундукообразный американский суслик. Те же особенности обнаруживает и позднемиоценовый *Otospermophilus tephrosus* Gazin (= «*Citellus*» *ridgwayi* Gazin), по мнению Дж. Блека (Black, 1963), связанный через несколько более примитивную форму *O. primitivus* Bryant с родом *Miospermophilus*. Действительно, по очертаниям черепа, более высококоронковым коренным с более сжатыми в передне-заднем направлении протоконами и сильнее сходящимися к ним гребнями прото- и метафофа *O. tephrosus* мог бы быть уже поставлен где-то в основании линии, идущей к современному подроду *Callospermophilus*. В то же время сравнительно низкое положение скуловой дуги, с гребнем ее верхнего края, переходящим на боковую альвеолярную выпуклость резца, и нижним краем, расположенным на уровне переднего края  $M^1$ , — примитивные признаки, характерные для представителей следующего рода.

Наземные беличьи рода *Protospermophilus*, ряд видов которых на основании достаточно инструктивных материалов (остатки осевого черепа) можно характеризовать в равной степени, и как сусликообразных белок, и как белкообразных сусликов, известны с начала миоцена и эндемичны для Северной Америки. Таковы, например, *P. angusticeps* Matt. и *P. malheurensis* Gazin, в начале отнесенные описавшими их авторами к *Sciurus*. Наряду с некоторыми признаками современных древесных беличьих они обнаруживают такие «сусличьи» черты строения, как наличие резцовых углублений твердого неба для сухожилий одной из мышц защечных меш-

ков, развитых у них не слабее, чем у некоторых современных форм; пропорции резцов более близки к таковым у *Otospermophilus*, чем у *Sciurus*, а в связи с этим и строение сочленовного углубления на височном отростке скуловой дуги, допускающее более разнообразные движения; ориентированная более горизонтально, чем у белок, плоскость самих дуг, сравнительно обособленный угловой отдел нижней челюсти и некоторые другие. Ко второму из упомянутых видов близок позднемиоценовый *P. quatalensis* Gazin, в том числе по массивным низкокоронковым коренным, частично разделенному протокону (хотя бы на одном из заднекоренных зубов), хорошо развитой площадке заднего воротничка. Это одна из немногих миоценовых форм *Marmotinae*, для которой обнаружены также найденные вместе с осевым черепом остатки нижнечелюстных ветвей, точнее их передних отделов. Это дает возможность определения и эволюционной оценки довольно многочисленных остатков *Protospermophilus*, особенно из более поздних отложений, по крайней мере в отношении строения зубов.

Миоценовые настоящие суслики — *Citellini* — Западной Европы (на территории Восточной Европы, в том числе и в СССР, а также в Азии, остатки миоценового возраста еще не найдены) стали известны сравнительно недавно, благодаря обстоятельному описанию рода *Paracitellus*, сделанному Р. Демом (Dehm, 1950) и дополненному данными о его представителях во Франции (Mein, 1958). Сравнение его с наземными беличьими американского миоцена затруднено, так как остатков осевого черепа (за исключением зубов) трех-четырёх видов этого рода неизвестно. Можно лишь предполагать, что *Paracitellus* имел еще весьма примитивное строение области переднего основания скуловой дуги, так как ее задненижний край располагается на уровне переднего края  $P^4$ , а острый передний угол массивной площадки нижней челюсти — еще на уровне границы  $M_2$ — $M_3$ . Показателями примитивности являются также частичное разделение паракона на некоторых зубах (на  $P^4$  у *P. eminens* Dehm и на  $M^1$ — $M^2$  у мелкого *P. sp.* «А»), крупный (не мельче  $M_1$ )  $P_4$ , а также, по-видимому, более короткий резец нижней челюсти, достигающий лишь до границы  $M_2$ — $M_3$  (признак, неизвестный для *Protospermophilus*). Наряду с этим такие особенности строения зубов, как сравнительно слабое развитие энтокониды, прото- и метаконид уже значительно более высокие, чем задняя пара основных бугров, слабое разделение протокона указывают на более высокое эволюционное положение этого рода в ряду наземных беличьих, чем американских миоценовых форм. Одновременно, как упоминалось выше, суслики рода *Paracitellus* имеют также некоторые признаки рода *Citellus*. Таковы, например, форма нижнечелюстных ветвей с хорошо выраженной нижней вырезкой и верхним краем резцового отдела, образующим отчетливый угол впереди  $P_4$ , особенности строения этого последнего и ряд других (стр. 160). Интересно, что у упомянутой мелкой формы *Paracitellus* имеется тенденция к образованию дополнительных гребешков, отходящих в центральное углубление от заднего бугра протокона и от мезостилия, а также ряд мелких гребешков в задней части  $M_3$  — строение, свойственное некоторым *Ischyromyidae*, а из *Marmotinae* — плио-плейстоценовому роду *Paenemarmota* и луговым собакам (*Cynomys*).

К роду *Paracitellus* принадлежат наиболее крупные из известных современных и ископаемых сусликов Евразии с длиной коренных около 18.7 мм.

Остатки сурков (*Marmotini*) пока найдены только в Северной Америке. Они принадлежат двум группам форм, которым в настоящее время

придается родовое значение: *Palaearctomys* и *Arctomyoides*. Оба рода, по-видимому, представляют собой боковые ветви в развитии ствола, давшего современных *Marmota*. Наряду с некоторыми архаичными признаками из числа указанных выше для наземных беличьих в целом, а также некоторых специфических для группы сурков (например, наличие еще в разной степени развитых продольных бороздок на передней поверхности резцов) они обнаруживают и некоторые особенности (наличие задненебных ямок у первого из этих родов и своеобразное строение верхнего края массивной площадки нижней челюсти у второго), достаточные для признания их родовой самостоятельности. В то же время, как *Arctomyoides*, так и более полно представленный *Palaearctomys*, значительно ближе к современным суркам, чем одновременные им предки сусликов к современным представителям рода *Citellus*.

Сходный с сурками образ жизни вели, по-видимому, некоторые олигоценовые *Paramyidae*, что имело следствием частичное сходство в строении зубов. Сходство это отражено и в названии одного из них — *Plesiarctomys*, являющегося европейским представителем семейства.

Достоверных остатков луговых собачек (*Cynomyini*) в миоценовых отложениях не найдено.

**Плиоцен.** Данных о находках остатков *Tamini* этого возраста в Новом Свете мне неизвестно; нет о них упоминаний и в недавней сводке Дж. Блека (Black, 1963). В Евразии средне(?)плиоценовый бурундук — *Tamias orlovi* Sulimsky — описан из Польши, а остатки ближе не определенных наземных беличьих из этой трибы найдены в составе среднеплиоценового молдавского фаунистического комплекса («молдавский руссилъен») и в кучурганском гравии.

Представители американских сусликов трибы *Otospermophilini* известны в это время в значительном количестве форм. На территории открытых ландшафтов центральных и южных частей Северной Америки найдены достаточно instructивные остатки более чем 10 видов, которые по крайней мере в отношении строения зубов сходны с таковыми современного рода *Otospermophilus*, включая и оба его подрода. Меньшее число остатков ближе к *Ictidomys*; единственная находка *Ammospermophilus* не вполне достоверна. Кроме того, известны также представители двух вымерших подродов, один из которых описывается ниже (стр. 148).

Среди форм, тяготеющих к подроду *Otospermophilus*, возможно, уже с середины плиоцена, наметились две линии: *O. wilsoni* Black → современный *O. variegatus* Erxl. и *O. shotwelli* Black → современный *O. beecheyi* Rich. (Black, 1963). Большая часть относящихся сюда видов несколько мельче его современных представителей и имеет сравнительно мало сжатые в передне-заднем направлении коренные, в том числе  $P_4$ . Видовые особенности заключаются в различном сочетании некоторых деталей строения нижней челюсти, указывающих частью на их большую примитивность, каковы, например, более узкая расстановка передней пары бугров  $P_4$  или несколько более аборальное положение переднего гребня массивной площадки у «С». *gidleyi* Merr., Stock et Moody, или, наоборот, на несколько большую специализацию ископаемых видов. Таково строение  $P_4$  у «С». *bensoni* Gidley: передняя пара бугров широко расставлена, внутренний мелче наружного и сдвинут вперед. К современному *Otospermophilus* весьма близок по строению зубов нижней челюсти также «С». *dotti* Hibb. Однако, если правильно предположение автора о том, что найденные одновременно изолированные верхние коренные принадлежат тому же виду, отнесение его к упомянутому подроду исключается, так как метакоуль  $P^4-M^2$  соединен с протоконом, что при брахидонтных зубах

свойственно современным бурундукообразным сусликам подрода *Callospermophilus*. К этому подроду более чем к другим тяготеет по строению нижних коренных и «*Citellus*» *howelli* Hibb. Отличия в строении его  $P_4$  от современного *O. (Callospermophilus) lateralis* Soy. хорошо соответствуют указанным выше (стр. 45) признакам меньшей специализации. К роду *Ictidomys*, в частности к современному *I. mexicanus* Erxl., приближается крупный канзасский позднеплиоценовый «*Citellus*» *rexroadensis* Hibb. Правда, описавший его автор считает невозможным подродовое определение на основании одного фрагмента нижней челюсти, к тому же со значительно стертými зубами. Однако некоторые отчетливо наблюдаемые особенности строения  $P_4$ , характеризующегося крупными размерами, значительной шириной на уровне передней пары бугров, с хорошо развитым гипоконидом, расположенным на одной линии с задним краем зуба, в сочетании с белкообразными, слабо сжатыми в передне-заднем направлении заднекоренными, делают такое предположение достаточно вероятным.

В недавнее время появилось указание на нахождение в раннем плиоцене штата Орегон остатков мелких сусликов, близких к *Ammospermophilus* (*A. (?) janturensis* Schotwell, 1963). Однако, поскольку известны только зубы, определение не может считаться вполне достоверным.

К самостоятельному подроду — *Pliocitelloides* subg. nov. (стр. 148) должен быть отнесен мексиканский *Citellus matachicensis* Wilson, описанный по черепу хорошей сохранности. Вместе с тем именно эта находка заставляет нас рассматривать подродовые определения ископаемых сусликов, сделанные на основании строения нижнечелюстных ветвей, как весьма ориентировочные. *C. matachicensis* находится на стадии эволюции зубов, достаточно хорошо соответствующей таковой современных американских сусликов с мелким одновершинным  $P^3$  и укороченным, лишенным заднего гребня (металофа)  $M^3$ . Зубы нижней челюсти, как и у других ископаемых форм, отнесенных выше к подроду *Otospermophilus*, сравнительно слабо сжаты в передне-заднем направлении и имеют менее редуцированный, чем у современных его форм, гребень, связывающий задние отделы передней пары бугров (металофид).  $P_4$  типичного для подрода строения с хорошо развитым и сильно сдвинутым орально гипоконидом. Однако при этом общие очертания и пропорции черепа очень сходны с таковыми у современных настоящих сусликов подродов *Citellus* и *Urocitellus*, за исключением значительной относительной ширины лобного отдела, более длинных надглазничных отростков и широкой межкрыловой области, указывающих на родство с белкообразными сусликами Нового Света. В то же время верхние коренные несколько более высококоронковые, чем у этих последних, но с протоконом слабо сжатым в передне-заднем направлении, а промежуточный бугорок заднего гребня (метаконкуль) менее изолирован от метакона. Подобную комбинацию признаков можно считать достаточной для выделения самостоятельного подрода. Следует согласиться с описавшим этот вид автором (Wilson, 1949) в том, что «*C. matachicensis* было бы неправильно рассматривать как предковую форму сусликов подрода *Citellus*. Это либо представитель одной из специализованных ветвей белкообразных сусликов Нового Света, не оставивших потомков в современной фауне, либо одна из форм этой группы, изменявшаяся в направлении подрода *Urocitellus*. Возможно, что то же значение следует придавать некоторым признакам крупного (не мельче современных сурков) североамериканского «*C. patersoni*» Wilson, описанного из отложений того же возраста, что и «*C. matachicensis*. Его верхние коренные (известны только  $P^4$ — $M^3$ ), как указы-

вает автор, более всего соответствуют стадии эволюции современных *Otospermophilus*, однако имеют еще более четырехугольные очертания, так как протокон слабее сжат в передне-заднем направлении. Однако на  $M^3$  имеется хорошо выраженный гребень металофа, что из современных мелких наземных беличьих свойственно только представителям настоящих сусликов — *Citellini*. Следует подчеркнуть, что систематическое положение этого вида, имеющего также и своеобразное строение  $P^4$ , неясно.

#### Ископаемые наземные беличьи (*Marmotinae*) Евразии

##### Миоцен

###### Триба *Tamini* — Бурундуки

*Tamias* (?) sp.? поздний миоцен, Прииртышье.

###### Триба *Citellini* — Настоящие суслики

*Paracitellus eminens* Dehm, 1950, средний миоцен, Зап. Европа.

*Paracitellus* «sp. A» et «sp. B», там же.

##### Плиоцен

###### Триба *Tamini* — Бурундуки

*Sciurotamias* (*Csakvaromys*) *sciurus* Kretzoi, 1951, средний плиоцен, Южн. Венгрия.

*Tamias* (?) *orlovi* Sulimsky, 1964, средний (?) плиоцен, Польша.

*Sciurotamias* (?) *praecox* Teilhard, 1940, виллафранк, Китай.

###### Триба *Citellini* — Настоящие суслики

*Citellus* (conf. *Urocitellus*) *primigenius* Kormos, 1934, поздний плиоцен, Венгрия.

*Citellus* (*Urocitellus*) *polonicus* I. Gromov, sp. nov., виллафранк, Польша.

*C.* (conf. *Urocitellus*) *nogaici* Topatschevsky, 1957, поздний плиоцен, Приазовье и Одесское Причерноморье.

*C.* (*Citellus*) *tologoius* Erbaeva et Pokatilov, 1965, поздний плиоцен, Забайкалье.

###### Триба *Marmotini* — Сурки

*Marmota mantchurica* Tokunaga et Naora, 1939, поздний плиоцен, п-ов Корея.

##### Плейстоцен

###### Триба *Tamini* — Бурундуки

*Tamias* (*Eutamias*) *wimani* Young, 1927, средний плейстоцен, Китай.

###### Триба *Citellini* — Настоящие суслики

*Citellus* (*Urocitellus*) *glacialis* Vinogradov, 1948, поздний плейстоцен, Западная Сибирь.

*C.* (*U.*) *undulatus brevirostris* I. Gromov, subsp. nov., поздний плейстоцен, Среднее Приангарье.

*C.* (*U.*) *parryi aldanensis* I. Gromov, subsp. nov., поздний плейстоцен, Приалданье.

*C.* (*Citellus*) *citelloides* Kormos, 1916, поздний плейстоцен, Венгрия.

*C.* (*C.*) *severskensis* I. Gromov, sp. nov., поздний плейстоцен, центральная часть Вост. Европы.

*C.* (*C.*) *xanthopymnus arzniensis* I. Gromov et Dahl, subsp. nov., ранний голоцен, южн. Армения.

*C.* (*C.*) *tomanensis* Tokunaga et Moori, 1939, поздний плейстоцен, п-ов Корея.

*C.* (*C.*) *musicus sviridenkoi* I. Gromov, subsp. nov., конец среднего—поздний плейстоцен, западная часть Большого Кавказа.

- C.* (conf. *Citellus*) *musicoides* I. Gromov, 1957, конец среднего плейстоцена, Нижнее Приуралье и Низовое Поволжье.
- C.* (aff. *Colobotis*) *pygmaeus palaeocaspicus* I. Gromov, 1957, поздний плейстоцен—ранний голоцен, от Приуралья до Придонья.
- C.* (aff. *Colobotis*) *pygmaeus jigulensis* I. Gromov, subsp. nov., ранний голоцен, Жигули.
- C.* (*Colobotis*) *fulvus minor* I. Gromov, 1961, поздний плейстоцен—ранний голоцен, юг Волго-Донского водораздела.
- C.* (*C.*) *superciliosus superciliosus* Kaup, 1839, поздний плейстоцен, Зап. Европа.
- C.* (*C.*) *superciliosus birulai* I. Gromov, 1961, поздний плейстоцен, юг Русской равнины, Крым.
- C.* (*C.*) *superciliosus fulvoides* I. Gromov, 1961, ранний голоцен, юг Вост. Европы.
- C.* (*C.*) *erythrogenys palaeosibiricus* I. Gromov, subsp. nov., конец среднего (?) — поздний плейстоцен, восток Зап. Сибири.

## Триба Marmotini — Сурки

- ? *Marmota longipes* Vekua 1961, ранний плейстоцен, Закавказье.
- M. marmota primigenia* Kaup, 1839, поздний плейстоцен, Зап. Европа.
- M. bobac paleoplanicola* I. Gromov, subsp. nov., поздний плейстоцен, среднее Придонье.
- M. bobac paleorossica* I. Gromov, subsp. nov., поздний плейстоцен, Южн. Урал.
- M. complicidentis* Joung, 1934, плейстоцен, Китай.
- M. camtschatica vaskovskii* I. Gromov, subsp. nov., поздний плейстоцен, сев.-вост. часть Анадырского хребта.

Своеобразную комбинацию признаков строения черепа, свойственную различным представителям американских сусликов, в сочетании с некоторыми специфическими, обнаруживает также верхнеплиоценовый *O. (Pliocitellus) fricki* Hibbard — средней величины суслик с более округлыми, чем у *Otospermophilus*, верхними коренными и более отграниченным от метакона метаконулем. Несмотря на значительное сходство с *Otospermophilus* и в отношении строения собственно осевого черепа, различия имеются и здесь: лобный отдел его широк, а носовой — длинный, как у современного *Ictidomys (Poliocitellus) franklini* Sabine, хорошо обособленный в области основания. Одновременно резцовый отдел нижней челюсти, включая и сам зуб, характеризуется совершенно беличьими пропорциями, тогда как у современных и известных плиоценовых сусликов он имеет в основном уже «сусличье» строение. Здесь следует отметить, что треугольные очертания  $M_2$  — признак, которому К. Гиббард (Hibbard, 1942a) придает большое диагностическое значение, объясняется в значительной степени характером стирания его энтотонидной части, развитой (насколько можно судить по сильно стертым зубам) лишь немногим сильнее, чем у *Otospermophilus*.

Наконец, на своеобразное направление эволюции *Otospermophilini* указывают особенности строения черепа представителей рода *Paenemarmota* Hibbard et Schultz. Это крупные, величиной с бобра, североамериканские позднеплиоценовые наземные беличьи со сравнительно высококоронковыми (несколько более чем у *Marmota*) коренными сочетали в себе значительное число признаков *Cynomysini* и *Citellini*. Одновременно они обнаруживают также и ряд особенностей миоценовых *Marmotini*, таких как короткий нижний резец, едва заходящий назад за уровень  $M_3$ , хорошо выраженная продольная бороздчатость верхних резцов, слабая укороченность коренных в передне-заднем направлении. С луговыми собачками, в особенности из подрода *Cynomys*, *Paenemarmota* сближает совокупность признаков строения коренных (стр. 144), пропорции резцового отдела нижней челюсти и строение ее массетерной площадки. В то же время строение  $P^3$  отличает *Paenemarmota* от *Cynomys*, сближая его с *Citellus*

и *Marmota*, тогда как положение заднего гребня  $M^3$ , оканчивающегося на наружном, а не на заднем крае зуба, отличает ископаемый род от сурков. Ч. Репеннинг (Repenning, 1962), ревизовавший известные остатки *Paenemarmota*, полагает, что этот род следует относить к сусликам, хотя и указывает на одновременную близость его к суркам и луговым собачкам; с первыми из двух сближает этот род Дж. Блек (Black, 1963). По-видимому, это слепая ветвь в эволюции наземных белых, более точное положение которой нельзя еще считать окончательно установленным.

Плиоценовые остатки настоящих сусликов — *Citellini* — известны на обоих континентах. В Старом Свете они найдены на территории СССР, Венгрии, Польши и ФРГ, в Новом — в центральных районах запада Северной Америки. Судя по стадии эволюции зубов, все они относятся или к подроду *Urocitellus*, или обнаруживают переходные признаки между ним и подродом *Citellus*. Для третьего подрода — *Colobotis* — остатков плиоценового возраста неизвестно.

*Citellis cochisei* Gidley из среднелиоценовых отложений штата Аризона может быть с достаточной уверенностью отнесен к *Citellus*. Несмотря на то что из-за сильной стертости зубов ряд признаков строения жевательной поверхности не может быть выяснен, на приведенных автором изображениях явственно видны такие характерные особенности их строения, как сравнительно крупный, двухвершинный  $P^3$ , моляризованный, с хорошо развитой площадкой парастилия  $P^4$ , равно как и пропорции  $P_4$ , более соответствующие таковым современного американского *C. columbianus* Ord., вида, занимающего известным образом промежуточное положение между сусликами подродов *Citellus* и *Urocitellus*. Принадлежность же к этому последнему, равно как и к американским сусликам *Otospermophilini*, исключается и характерными для *Citellus* пропорциями  $M^1$ — $M^2$ . Позднеплиоценовый *C. mckayensis* Schotwell из штата Орегон также более всего напоминает современного *C. columbianus*. Таким образом, прежде утверждение Р. Вильсона (Wilson, 1949) о том, что в плиоцене Америки представители рода *Citellus* отсутствуют, опровергнуто новыми находками. Дж. Блек (Black, 1963) склонен даже понижать возраст их до раннего плиоцена (а возможно, и позднего миоцена) на основании нахождения обломка нижнечелюстной ветви *Citellus* sp.? в отложениях Procamelus Beds в Небраске.

С территории СССР раньше всего был описан *C. ponticus* Nordm. из позднего плиоцена Одесского Причерноморья. Однако оригинальный материал А. Нордманна (Nordmann, 1858) оказался утраченным. Недавнее описание, возможно, тождественных с этим видом позднелиоценовых сусликов из известного местонахождения у Ногайска на Азовском побережье (Соколов, 1904) было сделано В. А. Топачевским (1957). Новыи вид — *C. nogaici* Тор. — был отнесен этим автором к подроду *Urocitellus*.

Действительно, ногайский суслик характеризуется рядом примитивных признаков, свойственных как современным сусликам этого подрода, так частично и более примитивным видам подрода *Citellus*. В то же время пропорции сравнительно сильно сжатых в передне-заднем направлении  $M_1$ — $M_2$ , особенно первого из них, отчетливо выраженный верхний гребень массивной площадки нижней челюсти, равно как и некоторые детали строения верхних коренных, допускают с не меньшим основанием считать *C. nogaici* за плиоценового представителя подрода *Citellus*. Несомненна близость ногайского суслика к венгерскому *C. primigenius* Korm., в особенности к остаткам этого вида из более поздних слоев. Имеющийся материал позволяет отнести его к тому же подроду, что и

*C. nogaici*. Более крупные виды западноевропейского плиоцена, в частности, описанный ниже (стр. 182) *C. polonicus* sp. nov., могут быть с большей уверенностью отнесены к подроду *Urocitellus*. Что же касается отнесения к нему остатков сусликов из позднего плиоцена Тарнопольщины (Підоплічко, 1956), то оно является необоснованным. *C. tologoicus* может быть отнесен к типичному подроду. Так или иначе, в позднеплиоценовой дивергенции подродов *Citellus* и *Urocitellus* не приходится сомневаться.

Остатки представителей трибы *Marmotini* до недавнего времени описывались главным образом из Нового Света. В СССР позднеплиоценовые сурки известны из района порта Катон (восточный берег Таганрогского залива — сравнительно крупная форма) и из Забайкалья (Тологой на р. Селенге — мелкая форма); и те и другие еще не описаны. На по-ове Корея найден, возможно, одновозрастный им *Marmota tomanensis* Tok. et Moogi. Описание этого сурка, равно как и плиоценового американского *M. mexicana* Wilson, осталось неизвестным. Последний, как и *M. nevadensis* L. Kellog, судя по недавним исследованиям А. Репеннинга (Repenning, 1962), должен быть отнесен к роду *Paenemarmota* (стр. 144). В описываемое время на юге Северной Америки известны только мелкие формы: *M. minor* L. Kellog и *M. vetus* Marsh. Первый из них не превышал размеров современных мелких сурков Восточной Сибири и характеризуется несколько более примитивными чертами строения нижней челюсти: относительно более мощным резцом, крупным  $P_4$ , более крупным, чем  $M_1$ , но с широко расставленной передней парой бугров, менее сжатыми в передне-заднем направлении коренными, крупными, своеобразного строения  $P^3$ , хорошо развитой площадкой метастилиа на  $M^1$ .

Представления Дж. Блека (Black, 1963) о происхождении сурков от миоценовых *Protospermophilus* не вполне убедительны, поскольку основываются не столько на морфологическом сходстве тех и других, сколько на факте отсутствия остатков *Marmota* в миоцене.

Достоверных остатков луговых собачек (*Cynomysini*) в плиоцене пока не найдено. Слои, в которых встречена *C. spizpiza* Green, по последним данным описавшего ее автора (Green, 1963), относятся к плейстоцену. Вряд ли это, однако, означает, что, как полагает Дж. Блек, и обособление этой высокоспециализированной трибы также произошло только в это время.

**Плейстоцен.** Триба *Tamini* представлена остатками двух видов в Новом Свете и двух на юго-востоке Азии, где один из них относится к роду *Sciurotamias*, а на территории СССР — небольшим числом остатков из современной области распространения азиатского бурундука, вряд ли отличающихся от него в видовом отношении.

В пределах трибы *Marmotini* в основном заканчивалось формирование признаков современных видов. Особняком стоит лишь проблематичный раннеплейстоценовый закавказский *M. longipes* Vekua, имевший будто бы совершенно иную, чем у *Marmota*, относительную длину среднего звена задней конечности. Документально указанный процесс подтверждается как для территории Евразии, так и Северной Америки. В Новом Свете в это время найдены остатки представителей по крайней мере двух современных видов — *M. monax* L. и *M. flaviventris* Audub. et Bachm., а также описано два вымерших: раннеплейстоценовый *M. arizonae* Hay, являющийся, по-видимому, лишь подвидом последнего, и несколько сильнее от него отличающийся *M. arrodens* Hay, в частности, более мощным резцом и резцовым отделом нижней челюсти. Известные с территории Европы, северной и частью центральной и юго-восточной Азии остатки сурков обнаруживают переходные признаки между современными видами, на-

пример, между *M. bobac* Müll., с одной стороны, и *M. baibacina* Kastsch. и *M. himalayana* Hodgson, с другой. Можно считать вероятным, что в начале плейстоцена здесь существовали некие «обобщенные» ископаемые виды сурков, в частности, из современной группы *bobac—baibacina—sibirica*, видовая самостоятельность которых для современности признается далеко не всеми териологами. Некоторое число смешанных признаков камчатского сурка и аляскинского *M. «caligata» broveri* Hall et Gilmore наблюдаются у позднеплейстоценового сурка из крайнего северо-запада Анадырского хребта, а байбака и альпийского — у *M. marmota* из центральных частей Западной Европы. Так или иначе в позднем плейстоцене отличия ископаемых форм *Marmota* от современных были не более подвиговых и улавливаются лишь на серийном материале; три таких подвида описываются в систематической части работы. Для сурков Старого Света эти отличия заключаются, в частности, в размерах, деталях строения  $R_4$  (степень обособления задних корней, относительная величина и пропорции коронки, размеры переднего промежуточного бугорка), в степени обособленности промежуточного бугорка (метаконуля), на всех коренных, в пропорциях и форме венечного отростка и резцового отдела (последнее также и для американских плейстоценовых сурков).

Характерно, что типично равнинные формы крайних западных частей области распространения рода в Евразии (например, *M. bobac* из позднего плейстоцена ФРГ), а также крайнего северо-востока Сибири были в плейстоцене мельче современных, тогда как сурки, населявшие внутренние области континента, как и европейский *M. marmota* в составе фауны так называемых сниженных альпов крупнее их потомков, ныне живущих в тех же районах. Большой величиной по сравнению с современными формами отличался и североамериканский *M. monax hessi* Simpson. Вместе с формированием морфологических признаков происходило также и становление современных ареалов, причем начиная с позднего плейстоцена в основном уже в направлении их сокращения в связи с общими изменениями в характере и протяженности открытых ландшафтов умеренного пояса. Однако еще в начале этого времени в западной части Палеарктики остатки сурка из группы *bobac* встречены в районе среднего течения Рейна и в окрестностях Праги, под Москвой и на Кавказе. Южнее были распространены в Америке и сурки из группы *flaviventris*.

#### ИСКОПАЕМЫЕ НАЗЕМНЫЕ БЕЛИЧЬИ (*MARMOTINAE*) СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ

##### Миоцен

##### Триба *Tamini* — Бурундуки

*Tamias (Eutamias?) atheles* Hall, 1930, поздний миоцен.

##### Триба *Otospermophilini* — Американские суслики

- Miospermophilus bryanti* Wilson, 1960 ранний миоцен.  
*M. wyomingensis* Black, 1963, средний миоцен.  
*Protospermophilus vortmani* Cope, 1879, ранний миоцен.  
*P. kelloggi* Black, 1963, средний миоцен.  
*P. angusticeps* Matthew, 1933, средний миоцен.  
*P. oregonensis* Downs, 1956, конец среднего миоцена.  
*P. malheurensis* Gazin, 1932, конец среднего миоцена.  
*Otospermophilus primitivus* Bryant, 1945, поздний миоцен.  
*O. tephros* Gazin, 1932, конец среднего миоцена.

##### Триба *Marmotini* — Сурки

- Palaearctomys montanus* Douglass, 1903, поздний миоцен.  
*Arctomyoides arctomyoides* Douglass, 1903, поздний миоцен.

## Плиоцен

Триба *Otospermophilini* — Американские суслики

- Protospermophilus quatalensis* Gazin, 1932, ранний плиоцен.  
*Paenemarmota barbouri* Hibbard et Schultz, 1948, поздний плиоцен.  
*Otospermophilus (Pliocitellus) fricki* Hibbard, 1942, средний плиоцен.  
*O. (Pliocitelloides subg. nov.) matachicensis* Wilson, 1949, плиоцен.  
*O. (?) pattersoni* Wilson, 1949, плиоцен.  
*O. (conf. Ictidomys) rexroadensis* Hibbard, 1941, поздний плиоцен.  
*O. (conf. Callospermophilus) howelli* Hibbard, 1941, поздний плиоцен.  
*O. (conf. Callospermophilus) dotti* Hibbard, 1954, поздний плиоцен.  
*O. (conf. Otospermophilus) bensoni* Gidley, 1922, средний плиоцен.  
*O. (conf. Otospermophilus) gidleyi* Merriam, Stock et Moody, 1925, ранний плиоцен.  
*O. (O.) wilsoni* Shotwell, 1956, поздний плиоцен.  
*O. (O.) argonautus* Stirton et Goeriz, 1942, поздний плиоцен.  
*O. (conf. Otospermophilus) matthewi* Black, 1963, ранний плиоцен.  
*O. (conf. Otospermophilus) schotwelli* Black, 1963, поздний плиоцен.  
*Amnospermophilus? junturensis* Shotwell, 1963, ранний плиоцен.

Триба *Citellini* — Настоящие суслики

- Citellus (subgen.?) mckayensis* Shotwell, 1956, поздний плиоцен.  
*C. (subgen.?) cochisei* Gidley, 1922, средний плиоцен (?).

Триба *Marmotini* — Сурки

- Marmota oregonensis* Shotwell, 1956, поздний плиоцен.  
*M. minor* L. Kellog, 1960, поздний плиоцен.  
*M. vetus* Marshall, 1871, плиоцен.

## Плейстоцен

Триба *Tamini* — Бурундуки

- Tamias (subgen?) laevidens* Cope, 1869, плейстоцен.  
*T. (subgen.?) nasutus* Brown, 1908, плейстоцен.

Триба *Otospermophilini* — Американские суслики

- Paenemarmota barbouri* Hibbard et Schultz, 1948, ранний плейстоцен.  
*Ictidomys meadensis* Hibbard, 1941, средний плейстоцен.  
*I. (?) cragini* Hibbard 1941, средний плейстоцен.  
*I. taylori* Hay, 1922, плейстоцен.  
*Otospermophilus (Otospermophilus) beecheyi captus* Kellog, 1940, поздний плейстоцен.

Триба *Citellini* — Настоящие суслики

- Citellus (conf. Urocitellus) tuitus* Hay, 1922, ранний плейстоцен.

Триба *Marmotini* — Сурки

- Marmota arrodens* Hay, 1922, средний плейстоцен.  
*M. arizonae* Hay, 1922, ранний плейстоцен.  
*M. monax hessi* Simpson, 1949, поздний плейстоцен.

Триба *Cynomiyini* — Луговые собачки

- Cynomys (conf. Cynomys) meadensis* Hibbard, 1956, ранний плейстоцен.  
*C. (conf. Leucocrossuromys) niobrarius* Hay, 1922, поздний плейстоцен.  
*C. (conf. Leucocrossuromys) vetus* Hibbard, 1942, поздний плейстоцен.  
*C. (subgen?) spizpiza* Green, 1960, поздний плейстоцен.

Плейстоценовая история американских сусликов трибы *Otospermophilini* представляется следующей. Описано три вида, все не моложе среднего плейстоцена. Два из них — «*Citellus*» *taylori* Hay и «*C.*» *meadensis* Hibbard — ближе всего к представителям рода *Ictidomys*, соответственно к *I. spilosoma* Benn. и *I. mexicanus* Sixl., тогда как более крупный «*C.*» *cragini* Hibbard — к *Otospermophilus* по деталям строения жевательной поверхности верхних коренных и к *Ictidomys* (подрод *Poliocitellus*) по пропорциям этих зубов. Кроме того, для всех современных подвидов американских сусликов для плейстоцена приводится по крайней мере один вид, не отличимый от современного, но обычно неустановленной подвидовой принадлежности, а в нижнем его отделе еще встречены остатки *Paenemarmota*. Вполне вероятно, что для многих из них местонахождения их ископаемых остатков лежат за пределами границ современных ареалов, как это наблюдается в Старом Свете для настоящих сусликов трибы *Citellini*, однако я не располагаю подобными литературными данными. Впрочем сложное сочетание зональных и поясных сдвигов, происходивших в плейстоцене в центральных и южных частях Северной Америки на сравнительно небольшой территории, заставляет предполагать, что масштабы изменений в широтной протяженности ареалов были здесь меньшими, чем в равнинах Евразии.

Настоящие суслики трибы *Citellini* представлены в Северной Америке одним видом *Citellus tuitus* Hay. Это средней величины раннеплейстоценовый суслик, описанный с территории лесного плато Coconino в Аризоне. Он характеризуется высококоронковыми зубами, сжатым в передне-заднем направлении протокопом и наличием металофа на  $M^3$ . От представителей подрода *Citellus* его отличают более широкотреугольные коронки верхних коренных, относительно мелкий  $P^4$  и более обособленные от протокона промежуточные бугорки (метаконулы) на  $M^1$ — $M^2$ . Все эти признаки более свойственны подроду *Urocitellus*, к которому этот вид ближе, чем указанные выше плиоценовые.

На территории Евразийского материка известно пять вымерших видов и пять подвидов настоящих сусликов. Систематическое положение для части из них не может еще считаться окончательно установленным и возможно, что таксономический ранг некоторых «видов» не выше подвидового. Морфологические особенности этих форм подробно обсуждаются в систематической части работы. Здесь укажем лишь, что они хорошо соответствуют показателям примитивности, рассмотренным выше (стр. 45) для зубов и осевого черепа в пределах трибы в целом.

К длиннохвостым сусликам (подрод *Urocitellus*) относится *C. glacialis* Vinogr., описанный из вечномерзлых грунтов в бассейне р. Индигирки. Близость этого вида к *C. parryi* Rich. несомненна, видовая же самостоятельность требует дальнейших подтверждений. Как мы уже указывали ранее, ряд находок остатков крупных сусликов в Западной Европе, видимо, также должен быть отнесен к этому подроду, хотя их видовая принадлежность и неясна. Установление ее необходимо, в частности, в отношении *C. erythrogonoides* Falconer (Англия), описанного по остаткам молодой особи на стадии смены  $P_4$  и некоторых других. Что же касается западных частей территории СССР, то в плейстоцене достоверных остатков сусликов этого подрода здесь еще не зарегистрировано. В то же время из древнеаллювиальных отложений Прибайкалья, южной Якутии и из пещер Алтая, из пределов современного ареала *C. undulatus* Pall. такие остатки, в том числе и принадлежащие вымершим подвидам, имеются. Так или иначе, палеонтологические данные свидетельствуют о том, что в течение плейстоцена ареал сусликов этого подрода значи-

тельно сократился за счет его западной части, хотя и не так сильно, как у подрода *Colobotis*.

*Citellus superciliosus* Каур. — представитель крупных сусликов подрода *Colobotis*, ископаемые представители которого занимали в плейстоцене всю западную часть открытых ландшафтов умеренной Палеарктики, от Франции и Дании до районов среднего и нижнего течения р. Урал. Этот вид совмещал в себе признаки современных *C. fulvus* Licht. и *C. major* Pall. и начиная со среднего плейстоцена был представлен на этой территории рядом вымерших подвидов. Один из них, возможно, где-то в Приволжских степях или скорее к востоку от них эволюционировал в современного *C. major*, западной границей области распространения которого в современную эпоху почти на всем ее протяжении является левобережное Поволжье. Мелкий типичный подвид этого ископаемого вида сопутствовал в качестве так называемого «степного элемента» фауне грызунов Западной Европы периода наибольшего похолодания (вюрм); более крупные — *C. superciliosus birulai* I. Grom. и *C. s. fulvoides* I. Grom. — входили в состав степной фауны Восточной Европы от конца среднего до позднего плейстоцена включительно. Остатки другого современного вида этого подрода — желтого суслика, в виде ископаемого подвидов *C. f. minor* I. Grom. — также известны несколько западнее современных границ его ареала. В то же время литературные указания на нахождение остатков этого вида в плейстоцене Западной Европы следует считать ошибочными. Несколько севернее современных границ распространения известны также и остатки третьего вида подрода — *C. erythrognys* Br., — описываемые ниже (стр. 320) в качестве нового подвида.

Для сусликов подрода *Citellus* в настоящее время известны три ископаемых вида: позднплейстоценовые *C. citelloides* Korm. и *C. severskensis* I. Grom., близкие к современному *C. suslicus* Güld. В качестве самостоятельного вида из «группы *pygmaeus*» рассматривается также среднеплейстоценовый *C. musicoides* I. Grom. *C. xanthoprymnus* Benn., близкий к *C. citellus* L., закавказско-малоазиатский вид, представлен в плейстоцене Закавказья особым подвидом *C. x. arzniensis* I. Grom. et Dahl, описываемым в настоящей работе (стр. 239); местонахождение его остатков лежит за пределами современного ареала вида. Горный кавказский *C. musicus* Mén. также представлен среднеплейстоценовым подвидом *C. m. sviridenkoi* I. Grom. Для современного малого суслика *C. pygmaeus* Pall. известно пока два позднплейстоценовых подвида: *C. p. palaeocaspicus* I. Grom. и *C. p. jigulensis* I. Grom.; действительно же их число, по-видимому, значительно больше.

Ископаемые остатки видов подрода *Citellus* из азиатской части СССР почти неизвестны. Фрагментарные находки *C. relictus* Kaschk. обнаружены в одной из среднепалеолитических стоянок в Зеравшанском хребте, а сусликов из группы *dauricus* — *mongolicus* в Северном и Северо-Восточном Китае (Young, 1937; Tokunaga a. Naora, 1939).

Вопрос об обитании в плейстоцене Старого Света белкообразных сусликов трибы *Otospermophilini*, как и для плиоцена, остается пока открытым. Уточнение должно быть сделано в первую очередь за счет новой проработки некоторых давно известных остатков наземных беличьих Западной Европы неясной систематической принадлежности, сходных с крупными сусликами или с белками (Newton, 1882), а на востоке азиатского материка — с мелкими американскими сусликами или бурундуками (Young, 1937). Именно здесь, на обоих окраинах Евразии можно ждать таких находок в отложениях раннего плейстоцена.

Следует указать, что у ископаемых настоящих сусликов второй половины плейстоцена степень наблюдаемых отличий, как правило, не выше подвидовой, тогда как в первой его половине для некоторых подродов их можно считать достаточными для описания вымерших видов. Связь этих последних с известными позднеплиоценовыми неясна главным образом вследствие недостатка материала из отложений раннего и среднего плейстоцена, тогда как отношение к современным видам выступает более отчетливо.

Данных, на основании которых можно восстановить плейстоценовую историю луговых собачек — *Cynomysini*, — немного. Однако можно достаточно уверенно считать, что видовое разнообразие в пределах группы было большим, чем в современную эпоху, хотя судя по описанным до сих пор находкам и не выходило за пределы обоих рецентных подродов *Cynomys* и *Leucocrossuromys*. Во всяком случае позднеплейстоценовая *Cynomys vetus* Hibbard, вопреки представлениям описавшего ее автора (Hibbard, 1942в), отчетливо обнаруживает уже ряд признаков последнего из этих подродов, отличаясь, однако, меньшей величиной, более округлой формой Р<sup>3</sup> и деталями строения твердого нёба. Ближе к нему, чем к подроду *Cynomys*, также и *C. niobrarius* Нау. из плейстоцена Небраски, хотя и имеет более мощные подглазничные отростки, и, судя по рисунку, более низкоронковые зубы, что более характерно для луговых собачек подрода *Cynomys*. Раннеплейстоценовая канзасская *C. meadensis* Hibbard, по-видимому, также ближе к этому последнему. Автор описания сравнивает ее лишь с *C. ludovicianus* Ord., находя отличие от современного вида в несколько большей брахиодонтности коренных зубов и некоторых деталях строения бугорчато-складчатых образований на дне талонида М<sub>1</sub>—М<sub>2</sub>. Ископаемые остатки луговых собачек, уже не отличимые от костей вышеупомянутого вида, известны в плейстоцене из ряда мест его современного ареала.

**Голоцен.** Известное пренебрежение, которое замечается со стороны палеонтологов в отношении изучения остатков голоценового возраста, равно как и трудности использования этих материалов неонтологами, привели к тому, что наши знания об истории формирования фауны наземных белчих (как, впрочем, и многих других групп грызунов) являются здесь отрывочными и касаются собственно только истории ареалов некоторых видов. Между тем несомненно, что в это время происходило не только интенсивное становление ареалов, но и завершалось формирование морфологических признаков видов и обособление подвидов, которые в особенности у широко распространенных форм достаточно отчетливы. Изучение некоторых современных грызунов, в том числе и представителей белчих, акклиматизированных в новых для них условиях (например, алтайских сурков в горном Дагестане), показало, что для формирования признаков подвидового ранга, во всяком случае связанных с наружной морфологией животного, достаточно, с геологической точки зрения, ничтожного промежутка времени в 10—15 лет (Шалошиков, 1958). Амплитуда же ландшафтных сдвигов с начала голоцена до современности в некоторых частях ареала *Marmolinae* была не меньше, чем в случае с алтайским сурком, а время по крайней мере в тысячу раз более продолжительным. Таким образом, детальное изучение конечной стадии эволюции интересующих нас форм является благодарной задачей дальнейших исследований.

Здесь укажем лишь на некоторые изменения ареала сусликов, имевшие место в голоцене на территории СССР. Возможно, на рубеже плейстоцена и голоцена вымерла ископаемая форма подрода *Citellus* в Крыму.

а позднее в степной его части распространился с севера *C. pygmaeus*; вымер *C. fulvus* на территории к западу от Волги, тогда как родственная ему степная форма *C. major* еще в историческое время обитала в Придонуе и, по-видимому, была значительно шире распространена в правобережном Камско-Куйбышевском Поволжье. Ландшафтными сдвигами, происходившими в голоцене, объясняется, вероятно, и образование изолированных ныне участков ареала *C. suslicus* в Белоруссии и на северо-западе Украины (Волынская обл). Наконец, под влиянием хозяйственной деятельности человека происходят уже на наших глазах такие изменения, как расширение границ распространения малого суслика в Предкавказье, правобережном Саратовском Поволжье (Денисов, 1961) и на Украине (Формозов, 1962), желтого суслика в Южном Казахстане (естественным путем) и Центральном (в результате акклиматизации), сокращение западной части ареала *C. citellus* на территории Украины и некоторые другие изменения, подробнее обсуждаемые ниже в систематической части.

Кратко изложенные выше палеонтологические факты, отражающие современное состояние наших знаний о развитии группы наземных беличьих, являются пока еще совершенно недостаточными для восстановления сколько-нибудь полных предковых рядов форм даже для триб сурков, сусликов и луговых собачек. Несомненно, что и в характеристику намечаемого нами направления их развития, представляющегося достаточно вероятным для современного состояния наших знаний, и отраженного в приведенной филогенетической схеме (рис. 14), придется в дальнейшем внести изменения. Помимо недостаточной палеонтологической изученности как отдельных территорий, например, на азиатском материке, так и некоторых отложений, например, континентального миоплиоцена и среднего антропогена в СССР, причины недостатка данных кроются также и в особенностях накопления и захоронения остатков наземных беличьих, создающих изначальную неполноту геологической летописи. Редкость форм, характеризующих начальные стадии эволюции группы, а в связи с этим малая вероятность захоронения их остатков и еще меньшая попадания их в руки палеонтологов, объясняют недостаточную изученность вопроса о путях и времени ее происхождения. Наличие благоприятных условий захоронения остатков в условиях открытого ландшафта равнин умеренного пояса и неблагоприятных в закрытом ограничивает наши сведения, в частности, в отношении форм, связанных с обитанием в лесах и кустарниковых местообитаниях, что затрудняет выяснение отношений наземных и древесных *Sciuridae*, в особенности на начальных стадиях их расхождения, а также истории трибы бурундуков. Различия в путях накопления остатков крупных форм, таких как сурки и луговые собачки, и мелких ведет к преимущественному накоплению последних, отчего история *Citellini* и *Otospermophilini* оказывается документированной полнее, чем первых двух триб. Следует также иметь в виду, что, помимо общих трудностей, которые создаются фрагментарностью палеонтологического материала, точность морфологических характеристик ископаемых наземных беличьих по крайней мере в половине всех случаев ограничена тем, что остатки принадлежат старым особям, для которых не удается выяснить детали строения жевательной поверхности, имеющие важное систематическое значение. Наконец, в случае происхождения остатков из ископаемых «кратовин», их геологический возраст не всегда может быть связан с соответствующим горизон-

том ископаемой почвы и определен с желательной точностью. Таковы основные трудности восстановления истории интересующей нас группы, зависящие от неполноты геологической летописи. В связи с этим лишь следующие данные этой истории представляются более надежно установленными.

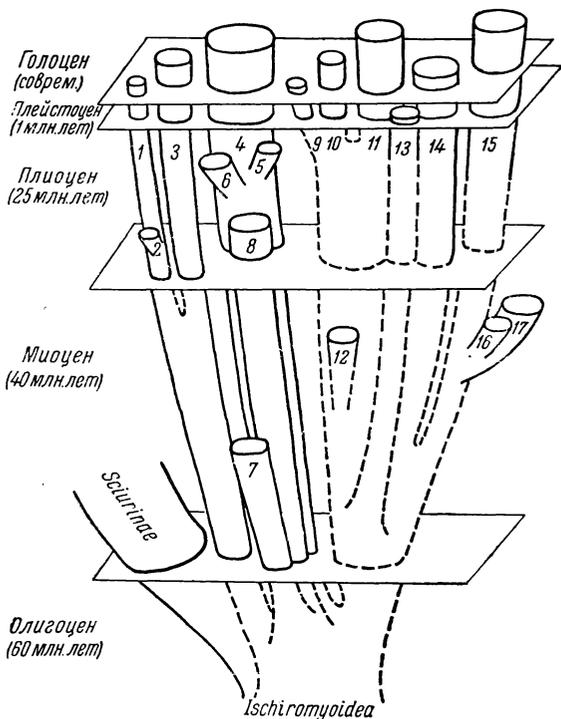


Рис. 14. Схема филогенетических отношений в подсемействе наземных беличьих (Marmotinae).

1 — род *Sciurotamias*; 2 — подрод *Csahvaromys* (foss.); 3 — род *Tamias*; 4 — триба *Otospermophilini*; 5 — подрод *Protocitellus* (foss.); 6 — подрод *Pliocitellus* (foss.); 7 — род *Miospermophilus* (foss.); 8 — род *Protospermophilus* (foss.); 9 — подрод *Sciobotis*; 10 — подрод *Citellus*; 11 — подрод *Urocitellus*; 12 — род *Paracitellus* (foss.); 13 — род *Paenemarmota* (foss.); 14 — род *Cynomys*; 15 — род *Marmota*; 16 — род *Arctomyoides* (foss.); 17 — род *Palaeoartomys* (foss.).

американские. С неменьшим основанием это можно предположить в отношении наземных беличьих древних континентальных пространств Азии.

2. Достоверные остатки представителей *Marmotinae* не найдены ранее миоцена. Они известны для всех пяти современных триб и, кроме трибы *Tamini*, большая часть их принадлежит формам, представляющим собой боковые ветви основных стволов. В строении черепа у них наблюдается еще значительное число признаков, свойственных *Ischyromyioidea*, а их отличия от современных представителей триб не меньше родовых. Бедность известной миоценовой фауны *Marmotinae* Евразии мы склонны объяснять ее недостаточной изученностью.

3. В плиоценовой фауне преобладающее значение приобретают формы, уже утратившие признаки сходства с *Ischyromyioidea*. Обилие

ленными.

1. В соответствии с общими представлениями об эволюции белкообразных грызунов (Wilson, 1951; Wood, 1955; Black, 1963), можно полагать, что обособление *Sciuridae* среди *Sciuromorpha* (вероятнее всего, от *Paramyinae*), а возможно, и разделение семейства на трибы произошли не позднее конца эоцена. В олигоцене Северной Америки развитие наземных беличьих, и до настоящего времени как бы задержавшихся здесь на более ранних стадиях эволюции (триба *Otospermophilini*), могло еще тормозиться наличием многочисленных и разнообразно радирировавших *Ischyromyioidea*. В Старом Свете, по крайней мере на западе евразийского континента, в это время уже были широко распространены древесные беличьи трибы *Sciurini*; *Ischyromyioidea* же, по-видимому, никогда не были многочисленны, и олигоценовые *Marmotinae* должны были находиться здесь на более высокой стадии специализации, чем северо-

палеонтологических данных по истории трибы *Otospermophilini* североамериканского континента по сравнению с таковыми для *Citellini* в Евразии вряд ли зависит только от разной степени изученности: плиоценовая фауна американских сусликов была, по-видимому, действительно богаче и разнообразнее европейско-азиатской. Это разнообразие касается и подродовой дифференцировки, причем некоторые подроды обнаруживают смешанные признаки современных. Вполне вероятно, что именно плиоцен был в Северной Америке эпохой формирования современных подродовых групп *Otospermophilini*. С плиоцена известны здесь также и представители трибы *Citellini*, получившей в это время преобладающее развитие на евразийском континенте, где в ее составе происходило обособление подродов (например, *Citellus* и *Urocitellus*). Позднее плиоцена в западных частях Евразии не найдены остатки *Tamini*.

Сурки на всей территории Голарктики представлены остатками только современного рода *Marmota*, причем соответствующие виды отличаются в это время от ныне живущих слабее, чем суслики. Некоторые из признаков различия, равно как и нахождение остатков своеобразного рода *Paenemarmota*, являются подтверждением филогенетической связи сусликов и луговых собачек и позволяют считать вероятным их ранее, возможно миоценовое, разделение.

4. В антропогеновой фауне *Marmotinae* вначале продолжают существовать плиоценовые представители некоторых родов, ряд видов вымирает к началу второй половины антропогена. Одновременно происходит разделение ряда «сборных» видов на современные, формирование подвигов и изменения ареалов, связанные со значительными ландшафтными сдвигами, в особенности в трибах *Marmotini* и *Citellini*.

Схема филогенетических отношений наземных беличьих, отражающих как степень изученности ее ископаемых и современных представителей, так и представления И. М. Громова, дана на рис. 14.

#### КРАТКАЯ ИСТОРИЯ КЛАССИФИКАЦИИ И СОВРЕМЕННАЯ СИСТЕМА

История классификации наземных беличьих тесно связана с историей ее для всей группы *Sciuromorpha*, и отдельные ее этапы хорошо отражают общий прогресс, произошедший в разработке классификации млекопитающих от палласовских времен до наших дней. Наиболее существенны соответствующие изменения не столько в понимании положения группы в целом, сколько в объеме и составе слагающих ее семейств и более высоких таксономических категорий. В семействе *Sciuridae* особенно подвижными оказались представления о положении и объеме родов и подродов, менявшиеся в связи с углублением знаний о видовом составе, детализацией морфологических исследований и выяснением филогенетического значения отдельных признаков на палеонтологическом материале. Менялись также и взгляды на слагающие семейство надродовые группировки.

Здесь уместно заметить, что мы разделяем взгляды тех териологов, которые выделение триб, подтриб, подродов и «групп видов» не считают увеличением излишним «дробительством». Несмотря на сложность такой классификации и некоторую неизбежную субъективность, она дает возможность наиболее коротко выразить точку зрения автора на родственные связи.

Естественно, что, как и во многих других группах млекопитающих, наиболее полное представление о естественной системе наземных беличьих может сложиться только в итоге всесветного изучения ее пред-

ставителей, включая и критически использованный палеонтологический материал. Мне кажется, что сейчас настало время сделать следующий шаг в разработке классификации подсемейства, приняв за основу систему, предложенную двадцать лет назад американским териологом Монроэ Д. Бриантом (Bryant, 1945); предложенные позже оказываются, на мой взгляд, менее удачными.

Здесь следует более подробно остановиться лишь на двух вопросах истории классификации группы: эволюции представлений териологов о положении наземных беличьих в пределах семейства и о ее составе.

Одним из первых дал обоснованную систему семейства *Sciuridae* И. Брандт (Brandt, 1843), выделявший в пределах его две трибы, объем которых совпадает с объемом современных подсемейств *Sciurinae* и *Marmotinae*. Триба наземных беличьих этого автора — *Arctomyina* — представлена двумя родами *Arctomys* и *Spermophilus*, а этот последний лишь двумя под родами: *Colobotis* и *Otospermophilus*. К первому из этих под родов Брандт относил всех сусликов Старого Света и два вида Нового (*C. parryi* Rich. и *C. richardsonii* Sab.). В то же время три «divisio» под рода *Colobotis* являются у Брандта по существу тремя современными палеарктическими под родами рода *Citellus* — *Citellus* s. str., *Colobotis* и *Urocitellus*, которым спустя более чем 75 лет дал диагнозы С. И. Оболенский (1927), воспользовавшийся для них также и всеми теми признаками, которые указывал Брандт. Существенно, что в качестве таковых этим последним использованы не только особенности внешнего строения, но и зубов, в том числе такие, как высота коронки, форма протокона, относительная величина  $P^3$ . Это позволило ему подметить основные родственные связи в пределах трибы в том числе для сусликов Старого и Нового Света.

Система наземных беличьих Брандта, хотя и не включает еще ископаемых форм, к тому времени не описанных, однако как и предложенные им системы для ряда других млекопитающих (Brandt, 1851—1855) отличаются серьезной обоснованностью. Можно считать, что любая последующая классификация *Marmotinae* оказывалась жизненной, если она развивала и углубляла систему Брандта, тогда как сколько-нибудь крупные перестановки, в том числе и иные родовые комбинации в ее пределах обычно не получали широкого признания.

В дальнейшем таксономический ранг брандтовской трибы *Arctomyina* менялся лишь в сторону его повышения. Так, сам И. Брандт в своей более поздней работе (Brandt, 1851—1855) придал наземным беличьим ранг подсемейства (*Haplodontes*). В качестве такового рассматривают их также В. Фловер и Р. Лайдеккер (Flower and Lydekker, 1891) под названием *Arctomyinae*, Р. Пококк (Pocock, 1923), а из русских систематиков С. И. Огнев (1940) — под названием *Marmotinae*. Взгляды обоих последних авторов разделяет и И. М. Громов. В виде самостоятельного семейства *Haplodontes* признают их В. Лилльберг (Lilljeborg, 1866) и Т. Туллберг (Tullberg, 1899), а *Arctomyes* — Л. Фитцингер (Fitzinger, 1867). Однако большинство исследователей придает им ранг трибы; ему по существу соответствуют и такие категории свободной номенклатуры, как «отдел», «секция» или «группа» некоторых авторов.

Спорным вопросом систематики и классификации является положение бурундуков (*Tamias* и *Eutamias*). И. Брандт в первой из упомянутых выше работ относит их в виде самостоятельного рода *Eutamias* к древесным беличьим (tribus *Campasciurina* его системы). Крайние взгляды, которые в настоящее время никто не разделяет, высказаны Ф. Майором (Major, 1893), считавшим бурундуков лишь подродом рода *Sciurus*.

«Нейтральных» взглядов вслед за Т. Туллбергом, С. И. Огневым и Г. Симпсоном (Simpson, 1945), в соответствии с которыми род бурундуков относится к трибе *Marmotini* или иной равноценной ей таксономической категории, придерживаются многие другие авторы. Наконец, их выделяют в качестве трибы (Black, 1963) или равнозначной трибе группы «секция» бурундуков в «отделе» (подсемействе) наземных белчих и бурундуков в системе М. Брианта или в «группе» *Sciurus* в системе Дж. Эллермана. Вслед за Блеком И. М. Громов считает бурундуков трибой подсемейства *Marmotinae*.

После работы Брандта разработка классификации наземных белчих продолжалась и в направлении детализации родовой и подродовой систематики на основе более подробного изучения видового состава группы, а также привлечения палеонтологических данных. Первая серьезная попытка в этом направлении сделана Ф. Майором (Major, 1893). В предложенной им системе наземные и древесные белчих объединены в одно подсемейство *Sciurinae* на основании сходства в строении зубов. Оно делится на роды, а промежуточные таксоны опускаются вовсе. Так или иначе, оптимистическое заявление автора о том, что такое объединение не должно, по его мнению, вызвать оппозицию, действительно оправдалось. Однако в первоначальном ее виде классификация белчих Ф. Майора не нашла дальнейшего широкого признания. Даже некоторые из наиболее строго придерживающихся ее американских авторов приводят уже более дробное надродовое деление группы. Лишь Г. Миллер (Miller, 1923), который тридцать лет спустя после появления работы Майора смог представить уже значительно более дробное родовое и подродовое деление белчих, в том числе и наземных, следует взглядам этого ученого на объем подсемейства *Sciurinae* и воздерживается от объединения родов в более крупные систематические группы в его пределах. На тех же позициях остается он и в последнем издании своего списка североамериканских млекопитающих (Miller a. Kellog, 1955).

Для разработки систематики палеарктических сусликов имела существенное значение появившаяся в тридцатых годах небольшая заметка С. И. Оболенского (1927), где брандтовские «divisio» подрода *Colobotis* были возведены в ранг подродов: *Citellus*, *Colobotis* s. str. и вновь выделяемого для «divisio B» подрода *Urocitellus* — длиннохвостых сусликов. Этого же подродового деления придерживается для фауны СССР и С. И. Огнев в своей известной сводке (1940).

Существенным этапом в дальнейшем развитии системы наземных белчих явилась работа А. Ховелла (Howell, 1938), давшего вместе с ревизией американских сусликов также и классификацию североамериканских *Sciuridae* вообще [ранее тот же автор ревизовал американских сурков (Howell, 1915), а Н. Холлистер (Hollister, 1926) — луговых собачек]. Ховелл не занимается в этой работе вопросами надродовой систематики, однако выделяет четыре равнозначные «группы родов» белчих в том числе две для наземных: группу сурков, луговых собачек и сусликов и группу бурундуков. Эту схему воспроизвел в основном Г. Симпсон (Simpson, 1945) в сводке по классификации млекопитающих, придав большинству групп Ховелла ранг триб; как уже упомянуто, в трибу *Marmotini* этот автор включает также и бурундуков. Ховелл уделил значительное внимание подродовой систематике наземных белчих, придерживаясь, в частности, широких представлений об объеме рода *Citellus*, содержащего восемь подродов, два из которых описываются автором (*Poliocitellus* и *Notocitellus*). В то же время не выше подродов расцениваются им, в частности, описанные К. Мерриэмом (Merriam,

1892, 1897) в качестве особых родов *Ammospermophilus*, *Callospermophilus* и *Xerospermophilus*; здесь уместно упомянуть, что среди американских териологов и по сей день нет единства взглядов на подроковую систематику сусликов Нового Света. Для сусликов Евразии Ховелл не признает подрода *Urocitellus*, а подрод *Colobotis* Брандта считает синонимом подрода *Citellus*, к которому относит всех палеарктических сусликов. Однако основания, приводимые им для такого «упрощения», не представляются убедительными. Система Ховелла не включает ископаемых форм, однако краткий не критический перечень большинства известных к 1938 г. приведен в конце его работы.

Дж. Эллерманн (Ellerman, 1940) принимает «секцию» *Marmota* в том же объеме, что и первая из «групп» Ховелла, включая и ее подроковое деление. В его монографии не приводится ископаемых форм, а в очерке истории классификации *Sciuridae* вовсе не упоминается работа Брандта.

Серьезной специальной работой, посвященной систематике и филогенезу белчиных, является упомянутое исследование М. Брианта (Bryant, 1945). Проработка доступного автору палеонтологического материала по белчиным Нового Света, хранящегося в различных музеях Америки и составляющего значительную часть известных ископаемых остатков этой группы, наряду с детальной оценкой особенностей строения скелета и мускулатуры основных ее представителей позволили автору правильно оценить филогенетическое значение признаков. В основу родовых и надродовых характеристик Бриант кладет строение областей прикрепления жевательной мускулатуры, тогда как особенности строения зубов используются главным образом для характеристики таксономических единиц в пределах рода. Надродовые группировки, признаваемые этим автором, довольно дробны, но хорошо обоснованы и отражают его филогенетические представления; правильность многих из них подтверждена дальнейшими исследованиями. К сожалению, Бриант не пользуется при этом общеупотребительными систематическими категориями, что затрудняет пользование приводимой им схемой классификации, в которой «группа» соответствует по своему таксономическому рангу подсемейству, «отдел» — надтрибе, «секция» — трибе, а «надродовая группа» — подтрибе. Как и Ховелл, Бриант не признает подрода *Urocitellus* (хотя располагал лишь одним скелетом *C. parryi* и совсем не имел материала для исследования внешних признаков), считая его как и *Colobotis* синонимом *Citellus*. *Ammospermophilus* восстанавливается им в его родовом значении, а описанный Ховеллом подрод *Notocitellus* он считает синонимом *Otospermophilus*. Бриант предлагает следующую схему классификации (в скобках указаны соответствующие общепринятые таксономические категории).

#### Семейство *Sciuridae*

Группа (подсемейство) наземных белчиных и бурундуков

Отдел (надтриба) наземных белок и бурундуков.

Секция (триба) бурундуков.

Род *Tamias*.

Подрод *Neotamias*.

Подрод *Tamias*.

Секция (триба) наземных белок.

Надродовая группа (подтриба) сурков.

Род *Palaearctomys*.

Род *Arctomyoides*.

Род *Marmota*.

Надродовая группа (подтриба) сусликов и луговых собачек.

Род *Protospermophilus*.

Род *Ammospermophilus*.

Род *Citellus*.

Подрод *Otospermophilus*.

Подрод *Callospermophilus*.

Подрод *Citellus*.

Подрод *Ictidomys*.

Подрод *Xerospermophilus*.

Подрод *Poliocitellus*.

Род *Cynomys*.

Группа (подсемейство) древесных белок.

Род *Sciurus*.

Род *Tamiasciurus*.

Группа (подсемейство) белок-летяг.

Род *Glaucomys*.

Недостатком работы Брианта является неполный охват палеонтологических материалов; приведенный им список ископаемых белчихих, известных к моменту опубликования его работы, далеко не полон. В то же время автор считает возможным основывать некоторые филогенетические заключения на фактах отсутствия ископаемых остатков, что следует делать с большой осторожностью. Ошибочность подобных построений видна, в частности, на примере его взглядов на историю сусликов подрода *Citellus*. В общем же серьезно обоснованная система белчихих, разработанная Бриантом, может служить хорошей основой для ее дальнейшего развития и уточнения. В отношении классификации *Sciuridae*, в том числе наземных белчихих, приведенной в ней системы придерживаются авторы многих более поздних работ, в частности А. Вуд (Wood, 1955).

Более позднее обстоятельное исследование по систематике современных белчихих Дж. Моора (Moog, 1959) наименее оригинально как раз в отношении наземных белчихих. Не выделяя подсемейств вообще, он объединяет их в трибу *Marmotini*, в которой признает существование трех подтриб: *Tamina*, *Spermophilina* и *Marmotina*. Существенным достоинством работы Моора является наличие четких морфологических характеристик и диагнозов для всех таксономических категорий, включая роды.

Последняя из известных нам систем *Sciuridae* приведена в работе Дж. Блека (Black, 1963), посвященной ревизии третичных белчихих Северной Америки. В отношении классификации семейства в целом она не представляется оригинальной, соединяя системы Симпсона и Моора, а применительно к наземным белчихим является шагом назад по сравнению с системой Брианта. Этого нельзя сказать об основном, оригинальном содержании исследования, выполненного с большим умением и систематическим тактом; работа существенно углубила наши представления об естественной системе семейства и родственных связях его отдельных групп.

В настоящей работе мы придерживаемся классификации наземных белчихих, более всего соответствующей изложенным выше взглядам М. Брианта, рассматривая их как подсемейство *Marmotinae* семейства *Sciuridae* с пятью трибами; отдельными трибами мы считаем не только сурков и бурундуков, но и луговых собачек, а также настоящих (*Citellini*) и американских (*Otospermophilini*) сусликов. Выделение обеих последних триб, вероятно, встретит более всего возражений. Однако имеющийся палеонтологический материал в совокупности с другими данными

позволяет рассматривать их как самостоятельные линии развития, которые к современной геологической эпохе обособились до триб или по крайней мере до ранга подтриб. Среди *Otospermophilini*, трибы наиболее пестрой по составу, выделяется, с одной стороны, группа родов, тяготеющих к типичному роду трибы *Otospermophilus*, а с другой — род *Ictidomys*, представители которого обнаруживают конвергентное сходство в строении зубов и частью осевого черепа с *Citellini*, и род *Ammospermophilus*, связывающий американских сусликов с трибой бурундуков. Систематическое положение и таксономический ранг надвидовых категорий для включенных в классификацию ископаемых наземных белчиц отражает как степень изученности известных остатков их представителей, так и взгляды И. М. Громова, сложившиеся во многих случаях в результате знакомства (к сожалению, не исчерпывающего) только с литературными источниками, и они, разумеется, не могут считаться окончательными.

Ниже принята следующая классификация.

#### Семейство *Sciuridae*

Подсемейство *Sciurinae* — Древесные белчицы.

Подсемейство *Xerinae* — Африканские земляные белки.

Подсемейство *Marmotinae* — Наземные белчицы.

Триба *Tamini* — Бурундуки.

Род *Tamias* Illiger, 1811.

Подрод *Eutamias* Trouessart, 1880.

Подрод *Tamias* Illiger, 1811.

Род *Sciurotamias* Miller, 1901.

Подрод *Sciurotamias* Miller, 1901.

Подрод *Rupestes* Thomas, 1922.

† Подрод *Csakvaromys* Kretzoi 1951.

Триба *Otospermophilini* — Американские суслики.

† Род *Miospermophilus* Black, 1963.

† Род *Protospermophilus* Gazin, 1930.

† Род *Paenemarmota* Hibbard et Schultz, 1948.

Род *Otospermophilus* Brandt, 1843.

† Подрод *Pliocitellus* Hibbard, 1942.

† Подрод *Pliocitelloides* I. Gromov, subgen. nov.

Подрод *Otospermophilus* Brandt, 1843.

Подрод *Callospermophilus* Merriam, 1897.

Род *Xerospermophilus* Merriam, 1892.

Род *Ictidomys*, Allen, 1877.

Подрод *Ictidomys* Allen, 1877.

Подрод *Poliocitellus* Howell, 1938.

Род *Ammospermophilus* Merriam, 1892.

Триба *Citellini* — Настоящие суслики.

† Род *Paracitellus* Dehm, 1950.

Род *Citellus* Oken, 1816.

Подрод *Urocitellus* Obolensky, 1927.

Подрод *Citellus* Obolensky (1927) ex Oken (1916).

Подрод *Colobotis* Brandt, 1843.

Триба *Marmotini* — Сурки.

† Род *Palaearctomys* Douglass, 1903.

† Род *Arctomyoides* Bryant, 1945.

Род *Marmota* Blumenbach, 1779.

Триба *Cynomiyini* — Луговые собачки.

Род *Cynomys* Rafinesque, 1817.

Подрод *Cynomys* Rafinesque, 1817.

Подрод *Leucocrossuromys* Hollister, 1916.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ НАЗЕМНЫХ БЕЛИЧЬИХ, ОБИТАЮЩИХ  
В СОВЕТСКОМ СОЮЗЕ<sup>1</sup>

Три типа связи определяют практическое значение наземных беличьих для человека.

Первым и, вероятно, самым древним является промысловое значение этих зверьков, определенные виды которых издавна служили объектом охоты, дающим не только добротную шкурку, но и дополнительный источник жира и часть мяса для питания людей, кормления домашних — охотничьих и пастушьих — собак, а в последнее время и пушных зверей, разводимых в зверопитомниках.

Второе существенное их значение как вредителей сельскохозяйственных культур, огородов и садов, а также и естественных растительных сообществ, играющих важную роль в хозяйственной деятельности человека, как например пастбищные и сенокосные угодья и лесные массивы.

Третье — сравнительно недавно изученная, но несомненно в некоторых случаях весьма важная роль наземных беличьих как источник заражения людей и домашних животных некоторыми инфекционными болезнями.

## Промысловое значение наземных беличьих

Основная группа *Marmotinae*, служащая объектом интенсивного промысла из-за их меха и жира, — это сурки. Степи и горные районы нашей страны, где эти грызуны были весьма многочисленны, служили местом, где их добывали в большом числе, причем охотники использовали не только прочные шкурки, но и жир, широко применяемый в народной медицине, а тушки зверьков шли на корм собакам.

Именно за счет интенсивного промысла следует в основном отнести исчезновение степного сурка-байбака в европейской части СССР (Кириков, 1959), ныне сохранившегося лишь благодаря запрету охоты или созданию специальных заповедников (Пидопличко, 1951; Абеленцев, Сажин и Модин, 1961).

Но еще и ныне весьма важное промысловое значение имеют другие виды сурков, в особенности: тарбаган (*Marmota sibirica* Radd.) в Забайкалье и Монголии, камчатский (*M. camtschatica* Pall.) в Восточной Сибири, алтайский (*M. baibacina* Kastsch.) и красный (*M. caudata* Geoffr.) сурки на Алтае, в Тянь-Шане и некоторых других горных районах Средней Азии.

О размерах промысла на сурков в прошлом и настоящем мы можем судить по цифрам, приведенным в таблице на стр. 73, а также по данным на стр. 354-355, 387.

Эти зверьки добываются самыми разнообразными способами, как различными самодельными ловушками и металлическими капканами, так и путем их отстрела. Промысел производится обычно лишь в весенний сезон, сразу же после их выхода из спячки, до начала весенней линьки. Осенний промысел на сурков имеет место лишь в некоторых районах Забайкалья и Монголии, пока тарбаганы, перелиняв на зиму, еще не впади в спячку.

В практике монгольских охотников сложилось несколько способов их добывания.

<sup>1</sup> Очерк написан проф. Н. И. Калабуховым (Эколого-физиологическая лаборатория Всесоюзного научно-исследовательского института «Микроб», Астрахань).

1. Охота с подхода. Охотник скрадывает сурка, вызывая его любопытство белым халатом и «махалкой», сделанной из конского хвоста. Стрельба из малокалиберной винтовки, поставленной на сошки, в голову с расстояния 40—50 м.

2. Подкарауливание. Охотник тихо подходит к норе, куда скрылись зверьки и, приготовив винтовку, лежа ждет первого появления головы тарбагана. Ложиться нужно с подветренной стороны, при этом желательно предусмотреть, чтобы высунувший голову сурок сразу не увидел охотника.

3. Охота с собакой. Обученная собака отвлекает внимание зверька от подползающего, скрадывающего его охотника. Второй вариант заключается в объезде верхом мест с пересеченным рельефом, причем собака, внезапно появившись из-за бугра, перехватывает и давит устремляющегося к норе сурка, а охотник отбирает у нее добычу.

4. Добывание капканами. Наиболее добычливый способ охоты, но требует известного мастерства, так как надо уметь выбрать надежную нору и тщательно замаскировать капкан.

5. Добывание петлями применялось раньше неорганизованными охотниками. Способ настолько эффективен весной и в начале лета, что считается наиболее губительным.

Другие способы, как раскопка зимних нор и выливание, являются хищническими.

Следует отметить, что именно с интенсивным промыслом на некоторые виды сурков связано заражение охотников или членов их семей чумой, о чем будет сказано ниже.

Говоря о промысловом значении сурков, мы не можем не затронуть здесь вопроса, не привлекающего до сих пор внимания исследователей и практиков, а именно возможности их разведения в неволе.

Попытки реакклиматизации сурков на юге Украины, в местах, где они ранее обитали (Абеленцев, Самош и Модин, 1961), или завоз этих зверьков туда, где их ранее не было, как например в Дагестан (Лавров, 1946; Лавровский и Шатас, 1956), не привели к возрастанию здесь их численности до промыслового уровня и сопровождались значительными расходами на охрану этих зверьков. В то же время до сих пор не уделялось внимания «освоению» разведения сурков в неволе.

Известно, что некоторые исследователи — в Московском зоопарке и на кафедре экологии в Харьковском государственном университете — успешно разводили в неволе два вида сурков: алтайского и байбака. Недавно Х. Псеннер (Psenner, 1960) привел сходные данные для альпийского сурка (*Marmota marmota* L.). Значительная дешевизна кормления этих растительноядных млекопитающих и самое главное — возможность содержать их в течение 6—7 месяцев в состоянии спячки, когда ни ухода за ними, ни кормления не требуется, — несомненно представляют известные перспективы для их разведения в неволе.

Наряду с этими основными промысловыми видами наземных белых в нашей стране сравнительно недавно стали производить организованную заготовку шкурок также бурундуков и сусликов, мелких по размерам и обладающих менее ценным мехом, но массовых по их численности и широко распространенных.

Инициатором широкого промысла «второстепенных» видов зверьков был профессор Московского государственного университета Б. М. Житков, ученики и сотрудники которого (Б. А. Кузнецов, С. П. Наумов, Н. П. Лавров и др.) уделяли много внимания разработке основ организа-

ции эффективного промысла этих грызунов, определяемых особенностями образа их жизни, сроками линьки и т. д.

Различные виды сусликов: желтый (*Citellus fulvus* Licht.), большой (*C. major* Pall.), азиатский длиннохвостый (*C. undulatus* Pall.), краснощекий (*C. erythrogenys* Br.), даурский (*C. dauricus* Br.), малый (*C. pygmaeus* Pall.) и крапчатый (*C. suslicus* Gueld.), а также бурундук (*Tamias sibiricus* Laxm.) — вот те представители *Marmotinae*, промысел которых, будучи впервые организован в Советском Союзе более 25—30 лет тому назад, составил одну из существенных отраслей заготовки пушнины (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Заготовка шкурок наземных беличьих (*Marmotinae*)  
в России и Советском Союзе (по Каплину, 1960)

Вид	Заготовка в тысячах штук за год					
	средне- годовая 1904—1913	1925—1926	1934	1940	1951	1957
Бурундук . . . . .	100	297	3829	2435	589	407
Сурок . . . . .	750	727	208	186	252	265
Суслик-песчаник . . . . .	6000	5794	2457	1294	951	741
Суслики прочие . . . . .	6000	4770	30969	52399	89458	90075

Цифры хорошо отражают резкое возрастание начиная с конца 30-х годов заготовок «второстепенной» пушнины, в особенности мелких сусликов и бурундука, в то время как промысел сурков и желтого суслика, оставаясь вначале относительно стабильным, затем в последние два десятилетия дает меньшие показатели, очевидно, в связи с увеличением занятости охотников в животноводстве, сельском хозяйстве и в промышленности.

Один из основных видов «второстепенного» пушного сырья — это шкурки желтого суслика или суслика-песчаника (*C. fulvus*) — грызуна, который, и по размерам своего тела, и по окраске меха весьма похож на сурков и издавна привлекал внимание охотников в Казахстане и Средней Азии. Промысел на него осуществлялся обычно весьма примитивными средствами, и нам пришлось впервые описать одно из таких «совершенных» орудий лова — из деревянного колышка, волосяной петли и бараньей кости (рис. 15). После применения для отлова желтых сусликов также и различных современных капканов этот грызун был быстро истреблен в ряде районов, что поставило даже под угрозу существование здесь этого вида (Гринберг, Калабухов и Никольский, 1930) и вызвало необходимость проведения мероприятий по его акклиматизации и восстановлению численности. Тем не менее в ряде мест желтый суслик и сейчас достигает промысловой плотности.

Позднее этот вид грызунов был завезен с целью его разведения в некоторые районы Приаралья, на о. Барса-Кельмес и в район среднего течения р. Сары-Су, где прижился и промышленно используется (Тимофеев, 1934; Лавров, 1946).

Два других крупных вида сусликов — азиатский длиннохвостый (*Citellus undulatus*) и большой (*C. major*) — добываются ныне, равно как и мелкие зверьки из этой группы, малый (*C. pygmaeus*), даурский (*C. dauricus*), краснощекий (*C. erythrogenys*), европейский (*C. citellus* L.)

и крапчатый (*C. suslicus* Güld.) суслики. Добыча этих грызунов в лесостепных, степных и полупустынных областях и краях нашей страны весьма часто производится путем выливания их из нор водой и посредством применения различных самодельных ловушек и капканов (рис. 15).

Наконец, и самый мелкий представитель наземных беличьих, обитающих в нашей стране, — бурундук (*Tamias sibiricus* Laxm.), широко распространенный от лесов Башкирии и Северного Приуралья до Дальнего Востока и весьма здесь многочисленный, из-за красивых, ярких, полосатых шкурок, особенно часто идущих на детские шубки и шапочки, также добывается в значительном количестве.

Таким образом, все виды наземных беличьих в той или иной степени являются в нашей стране объектом охотничьего промысла, а заготовка их шкурок и в некоторых случаях жира и мяса имеет хозяйственное значение, как для местного населения, так и для экспорта.

#### Наземные беличьи — вредители сельского и лесного хозяйства

Наиболее значительный вред сельскому хозяйству приносят суслики, населяющие лесостепные, степные и пустынные края и области нашей страны.

Повреждение посевов зерновых культур сусликами происходит на всех стадиях развития растений, начиная с поедания высеванных семян и их зеленых ростков, затем стеблей и листьев и, наконец, зерна в период его созревания. При этом почти все виды сусликов, обитающие в Советском Союзе, там, где они населяют массивы степи или залежей на окраине посевов, совершают регулярные переселения сюда именно в этот последний период вегетации сельскохозяйственных растений, а некоторые даже постоянно обитают на пашнях, пользуясь межами, обочинами дорог и прочими участками задернованной почвы, где и сооружают свои постоянные норы.

Особенно значительно повреждение посевов зерновых культур — пшеницы, ржи, ячменя и др. — в период образования стеблевой трубки и колошения во время засухи, когда выгорает степная растительность и суслики находят для себя на посевах источник влаги. Именно в этот период они опустошают обширные участки посевов и относительно небольшой вред, приносимый ими в обычных условиях, неизмеримо возрастает. Суслики повреждают и растения огородных и бахчевых культур, но этот вред менее значителен, чем приносимый зерновому хозяйству.

Приведем некоторые расчеты поедания сусликами растительной пищи, говорящие об этом вреде, причиняемом грызунами. Так, например, по данным, полученным в результате 10—12-дневных наблюдений за 6—7 зверьками, два наиболее обычных мелких вида сусликов за 24 часа поедают: суслик крапчатый — ячменя 42,9, корнеплодов 126,9 г; суслик малый — ячменя 30,8 г, корнеплодов 86,6 г, т. е. почти столько, сколько весит их тело (120—180 г), (Калабухов, Кондрашкин и др., 1957).

Если отнести эти «нормы» поедания к семенам и зеленой массе других видов растений, то очевидно, что выводы, сделанные различными исследователями и практиками о том, что суслики истребляют большое количество сельскохозяйственных растений и могут снизить их урожай (особенно при большой плотности поселений этих грызунов) в засушливые годы на 50—70%, не будут преувеличены.

Особенно важно учесть, что суслики повреждают весьма сильно и некоторые другие культуры, занимающие обширные площади посевов

в нашей стране. Так, эти грызуны выкапывают семена кукурузы сразу после их посева и повреждают их ростки настолько интенсивно, что иногда возникает необходимость подсева этой культуры. Точно так же суслики повреждают весьма сильно молодые растения подсолнечника (Поляков, 1961).

Лишь некоторые из широко распространенных видов сусликов, как например, азиатский длиннохвостый (*C. undulatus*), заселяющий зону нашей страны, в которой сельскохозяйственная деятельность человека не имеет еще значительного размаха, до последнего времени не приносит заметного вреда. Но за последние годы в южных районах ареала этого вида — на Дальнем Востоке, в Иркутской обл. и Красноярском крае, также отмечена его вредная деятельность в значительных размерах. Заселяющий пустынные районы Казахстана и Средней Азии желтый суслик (*C. fulvus*) в орошаемой зоне этих республик причиняет значительный вред зерновым и бахчевым культурам.

Наконец, следует учесть, что при высокой плотности поселений сусликов в целинной степи они вредят пастбищным и сенокосным угодьям.

И. И. Худяков, А. Д. Фурсаев и др. (1933), а также А. Н. Формозов и А. Г. Воронов (1939) впервые обстоятельно изучили этот вопрос по отношению к малому, большому и желтому сусликам в Западном Казахстане. Их исследования показали, что «избирательное» уничтожение сусликами некоторых растений весной, а именно злаков — мятлика живородящего и мортука и луковичных — луков и тюльпанов, — бывает весьма интенсивным, резко понижая пастбищную ценность угодий именно тогда, когда местное население выпасает здесь после зимовки стада домашних копытных.

Количество клубеньков мятлика, поедаемых или выкапываемых малым сусликом за одну кормежку, составляет от 60 до 240 шт., что соответствует полному уничтожению их примерно на площади 0.08—0.13 м<sup>2</sup> (Формозов и Воронов, 1939). При плотности зверьков от 10 до 25 на 1 га (Калабухов, 1931) очевидно, что они все вместе уничтожат за кормежку число клубеньков мятлика, соответствующее площади 0.8—3.25 м<sup>2</sup>, а за две суточные кормежки, обычные для периода активности этих грызунов, — с площади, равной примерно 1.6—6.5 м<sup>2</sup>. Таким образом, за месяц усиленного питания перед спячкой количество уничтожаемых клубеньков мятлика соответствует полному истреблению их на площади около 48—195 м<sup>2</sup> на каждом гектаре.

Большой ущерб причиняет малый суслик тюльпанам, уничтожая весьма интенсивно их луковицы. По данным А. Н. Формозова и А. Г. Воронова, в год наблюдения суслики ежедневно уничтожали на площади в 1 га от 221 до 457 луковиц, а общее число выкопанных луковиц тюльпанов на учетных площадках составляло от 40 до 70%.

По данным А. Н. Формозова, К. С. Ходашовой и Б. А. Голова (1954), общие потери биомассы основных кормовых видов от малых сусликов на пастбищах в Волго-Уральском междуречье составляют не менее 10—15%, а для мятлика, житняка и мортука — до 70—75%.

В то же время известно, что роющая деятельность сусликов, как и других грызунов, имеет некоторое положительное влияние на состояние растительности в степях и пустынях. Этот положительный эффект связан с выбросом зверьками из нор грунта и почвы, приводящим к образованию у входа в норы курганчиков — «сусликовин». При этом выносе грунта на поверхность происходит уменьшение засоленности и щелочности верхних слоев почвы, особенно в условиях соленых почв степи и пустыни. Поэтому на «сусликовинах» вырастает большое количество рас-

тений и среди них некоторые виды, отсутствующие на окружающих участках степи. Так, общая масса растительности на «сусликовинах» составляла посреди солонца, покрытого чернопыльной ассоциацией (на 1 га) — 13.3 ц, против 3.8 ц на окружающем участке, а на солонцах с белопыльной ассоциацией — от 13.4 до 32.3 ц, на «сусликовинах», против 3—5.8 ц — на всем участке (Формозов и Воронов, 1939).

В то же время эти исследования А. Н. Формозова и А. Г. Воронова (1939) так же, как недавнее изучение процесса влияния роющей деятельности сусликов на растительные ассоциации в Волго-Уральском междуречье, выполненные Б. А. Тихомировым (1960) для северо-востока Сибири и А. Н. Формозовым, К. С. Ходашовой и Б. А. Головым (1954) для условий степи и комплексной полупустыни, показали, что благоприятные для растительности изменения происходят лишь на старых, т. е. на необитаемых «сусликовинах», — после гибели зверьков от естественных причин или после истребления человеком. Наоборот, непрерывающаяся роющая деятельность обитающих здесь грызунов, как правило, задерживает указанное «рассоление» почвы.

Таким образом, результаты жизнедеятельности сусликов на пастбищных и сенокосных угодьях все же ведут к «отрицательному» балансу и заставляют считать их и здесь безусловно вредными.

Наконец, необходимо отметить, что суслики приносят значительный вред и лесным насаждениям в зоне посадки лесополос в степи и полупустыне вдоль полей колхозов и совхозов, по берегам оросительных каналов и вдоль железнодорожных линий, а также в случае размещения лесных массивов в степи и на залежи, где эти грызуны обычны.

Здесь они вредят начиная с момента посадки семян и саженцев, в частности, выкапывая жолуди (Строганова и Юдин, 1950), семена клена и других древесных пород тотчас же после посадки, а затем повреждая нежные стебли и листья молодых растений, что иногда приводит к гибели значительной части посадок.

По всем этим причинам с давних пор в нашей стране ведется интенсивная борьба с сусликами.

Взамен механических способов истребления этих грызунов (выливание водой и применение различных ловушек и капканов), широко распространенных в дореволюционной России в начале этого века, в 20—30-х годах в Советском Союзе стали широко применять химические приемы борьбы. Вначале для борьбы применялись жидкие (парообразующие) зооциды, как сероуглерод —  $CS_2$  и хлорпикрин —  $CCl_3(NO_2)_2$ , но уже в 30-х годах их вытеснил более удобный для этой цели порошкообразный препарат — смесь цианистых соединений, так называемый цианплав, который при попадании во влажную атмосферу нижней части норы суслика мгновенно разлагался с образованием цианистого водорода ( $HCN$ ), вызывавшего смерть грызуна. При применении этих препаратов пользовались исключительно ручным способом затравки нор, вводя в них отравляющее вещество или на помазках, или ватных шариках (сероуглерод), или с песком (хлорпикрин), или всыпая сам препарат с мерной ложечки (цианплав). На рис. 16 изображены эти приспособления. При тщательной затравке всех нор грызунов и их плотной прикопке во избежание улетучивания паров сероуглерода, хлорпикрина и цианистого водорода удавалось истреблять этими препаратами до 90—97% грызунов.

Однако все способы химического истребления сусликов обладают крайне существенным недостатком — высокой трудоемкостью, связанной с ручной подачей яда в норы грызунов. В связи с этим уже в 30-х годах

под руководством И. И. Траута были предприняты попытки разработать приманочный способ борьбы с сусликами с механизированной подачей отравленных приманок, в частности, их рассевом с самолетов (Траут и Семенов, 1927; Оболенский, 1931; Траут, 1931; Мамонтов, 1932). Но этим исследователям не удалось найти приманки, хорошо поедаемой сусликами. Кроме того, в то время не были известны яды, доступные для широкого

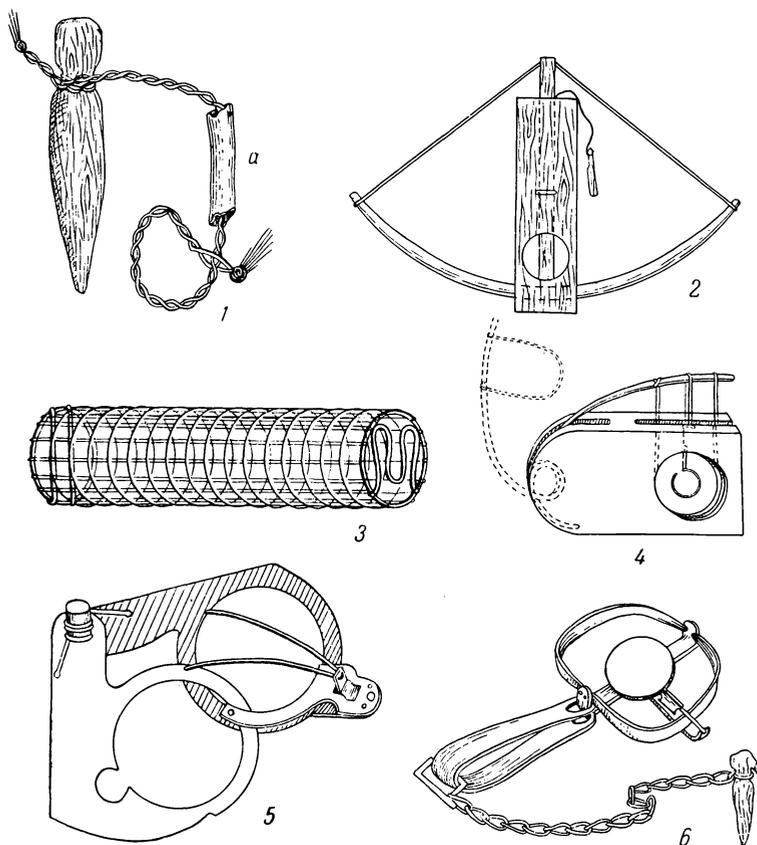


Рис. 15. Ловушки и капканы для добычи сусликов.

1 — волосная петля с бараньей костью (а), защищающей петлю от перегрызания (из Гринберга, Калабухова и Никольского, 1930); 2 — черкан (из Павловой, 1951); 3 — «донецкая» ловушка (из Вальха, 1926); 4 — украинская ловушка (из Павловой, 1951); 5 — ловушка Сазонова (там же); 6 — дуговой капкан (из Фалькенштейна и Виноградова, 1952).

применения и рекомендованные ныне для борьбы с сусликами, а весьма ядовитые мышьяковистые соединения и сильнейший алкалоид — стрихнин — не могли быть применены.

Лишь после второй мировой войны, когда стало известно о широком использовании в качестве яда для других видов грызунов нового, весьма дешевого и не опасного для применения в полях и в населенных пунктах препарата — фосфида цинка ( $Zn_3P_2$ ), — снова была начата разработка приманочного способа борьбы с сусликами (Калабухов, 1946; Резинко, 1949; Тропин и Вугмейстер, 1950). Весной 1949 г. сотрудниками и студентами кафедры экспериментальной экологии Харьковского государственного университета и сотрудниками Ростовского противочумного ин-

ститута (Калабухов и др., 1950) было установлено, что малые суслики хорошо поедают семена овса; тем самым удалось решить основной вопрос, после чего разработка приманочного способа борьбы с ними была завершена в течение нескольких лет. Оказалось, что это «предпочтение» семян овса по сравнению с рядом других зерновых приманок было связано с тем, что размеры, форма и строение зерен этого злака — весьма сходно с таковыми клубеньков мятлика, основного вида пищи сусликов в степях и полупустынях в ранневесенний период, и представляло типичный пример совпадения пищевых «сигналов», согласно представлениям павловского учения о поведении животных (Калабухов, 1952; Калабухов и др., 1953). Последующие исследования и широкие производственные опыты (Попов и Найден, 1951; Быковский, 1951; Калабухов и др., 1953; Калабухов и др., 1957) привели к окончательному отбору эффективных способов сочетания нового яда — фосфида цинка — с наиболее хорошо поедаемой приманкой — овсом, и этот способ ныне широко применяется во всем Советском Союзе.

Приманка из овса содержит 10—20% яда, наносимого на поверхность зерна путем его перемешивания с небольшим количеством растительного масла в специальных барабанах. Рассев этой приманки производился вначале вручную, посредством тех же, цианплавных ложечек, причем зерно рассыпалось у входа в нору грызунов, а позднее для ручной обработки стали применять различные рассеивающие приманку ручные приборы (рис. 16). Уже при ручном расसेве приманки производительность труда при восьмичасовом рабочем дне резко возросла: от 1—2 га при затравке цианплавом до 10—15 га.

Однако приманочный способ борьбы обладает одним существенным недостатком. Разбросанные по суслиным курганчикам и у выходов из нор грызунов зерна овса с фосфидом цинка представляют в течение нескольких дней опасность для птиц и домашних копытных. Только спустя 6—7 дней эта приманка уничтожается грызунами и муравьями, засыпается почвой и песком и т. д. Поэтому при проведении истребительных работ на пастбищах, в течение 5—6 дней запрещается выпас домашних животных, а проведение затравки приманкой вокруг населенных пунктов и особенно вокруг птицеферм запрещается, и истребление сусликов здесь производится или с применением цианплага, или путем раскладки зерен приманки непосредственно в норы грызунов (Поляков, 1961).

В то же время приманочный способ борьбы с сусликами позволяет применять для рассева отравленного зерна различные приемы механизации этого процесса. Одним из наиболее простых является рассев (разброс) овса с фосфидом цинка лопатами с подвод или автомашин, который с успехом применили в Западном Казахстане И. Я. Поляков (1961) и его сотрудники.

Предложено также несколько типов прицепных машин-«сеялок» для овсяной приманки (рис. 17).

В первые же годы широкого применения отравленной приманки из овса с фосфидом цинка ее стали рассевать и с самолетов, и именно этот способ ныне широко применяется для борьбы с сусликами на больших площадях.

И. Я. Поляков (1961) приводит данные о размерах этой борьбы в нашей стране за последние годы в целях защиты урожая сельскохозяйственных культур. Так, в 1959 г. общая площадь, заселенная сусликами в Саратовской, Волгоградской, Астраханской и Ростовской областях и в Ставропольском крае, составляла 4150 тыс. га, а истребительные ра-

боты против этих грызунов были проведены в этом году на площади около 1703 тыс. га, т. е. почти на половине этой территории. Наиболее интенсивно истребляются суслики на Украине и в Молдавии, где обрабатывается большая часть площади, заселенной сусликами зоны, а в Молдавии, например, по данным И. Я. Полякова (1961), в 1959 г. была обработана вся территория, заселенная крапчатым сусликом, составляющая около одного миллиона га.

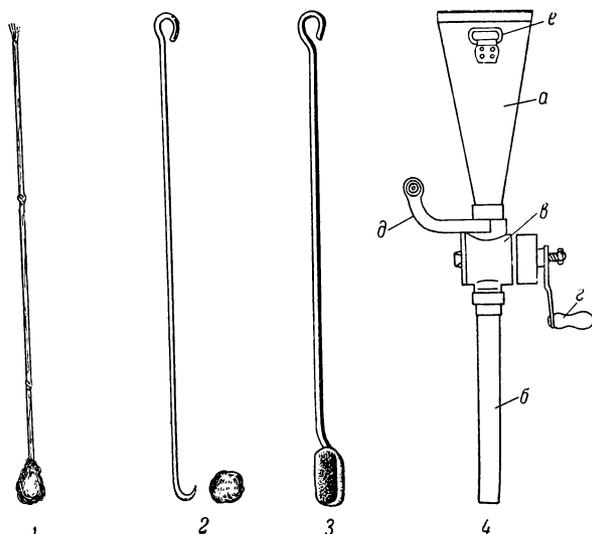


Рис. 16. Приспособления для введения зооцидов в норы сусликов.

1 — помазок из соломы и пакли для сероуглерода (из Зверевомба-Зубовского, 1925); 2 — крючок для ватных шариков с сероуглеродом или хлорпикрином (там же); 3 — ложечка для песка с хлорпикрином, порошка цианплавана или отравленного зерна (из Фалькенштейна и Виноградова, 1952); 4 — ручной дозировщик для зерновых приманок: а — бункер для приманки, б — сыпная трубка, в — корпус с дозатором, г — ручка дозировщика, д — ручка для подноса к норе, е — петля для наплечного ремня (из Магалинова, 1960).

В значительно меньшем масштабе ведется борьба с сусликами в Казахстане, где в том же в 1959 г. из 11 млн га, заселенных этими грызунами, отработано было лишь 3.2 млн га.

И. Я. Поляков (1961) указывает, что всю территорию, заселенную сусликами в нашей стране, следует разделить на 3 зоны по степени интенсивности их истребления, а именно.

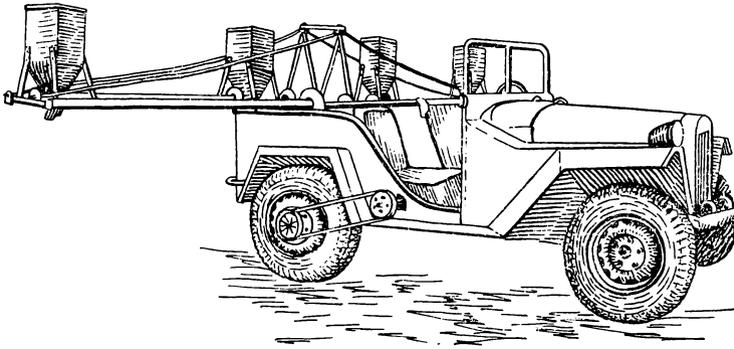
1. Молдавская и Украинская ССР и черноземные области РСФСР, где ежегодно обрабатывается до 90% территории, заселенной грызунами.

2. Поволжье и Северный Кавказ, где обрабатывается 40—58% территории, заселенной сусликами.

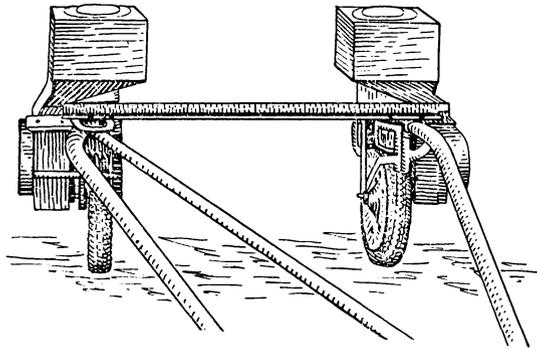
3. Казахстан, Алтайский край и Западная и Восточная Сибирь, где этот показатель составляет 10—25%.

Несмотря на то что бурундук (*Tamias sibiricus*) питается в основном плодами и семенами древесных растений, его нельзя отнести к вредителям лесного хозяйства, так как количество поедаемой им пищи ничтожно по сравнению с ее естественными запасами и тем более по сравнению

с небольшим числом семян, необходимых для естественного возобновления леса. В то же время он иногда приносит существенный вред сельскому хозяйству, делая набеги на поля, сады и огороды, расположенные на окраине лесных массивов и на полянах внутри их (Плятер-Плохоцкий, 1932б; Залесский и Зверев, 1935). Бурундук вредит зерновым культурам — ржи и пшенице, овсу и просу, — натаскивая в своих защечных мешках зерна этих растений к себе в норы, а иногда даже временно се-



1



2

Рис. 17. Наземные приборы для механизации рассева отравленных приманок

1 — навесной дозировщик (из Найдена, Попова и Агунькина, 1955);  
2 — прицепной дозировщик (из Полякова, 1961).

лится, как и мышевидные грызуны, под скирдами на полях. В огородах и садах эти зверьки повреждают подсолнух и горох, огурцы и баклажаны и прочие культуры.

Кратко укажем также на влияние распашки целинных массивов и старых залежей на обитающих здесь сурков и сусликов.

Совершенно очевидно, что исчезновение сурков из южных районов европейской части СССР было результатом не только прямого истребления их человеком (Пидопличко, 1951), но и связано с тем, что сурки не могут жить на распаханых участках. Так, небольшая колония байбаков (*Marmota bobac* Müll.) на участке целины, расположенном недалеко от ст. Тарасовка Ростовской обл., после ее распашки осенью 1925 г., стала в 1926 г. необитаемой (Калабухов и Раевский, 1930). Недавно Б. Е. Карулин (1961а) привел обстоятельные данные по этому вопросу, наблю-

дая за судьбой поселений того же вида сурков в Северном Казахстане, где на следующий год после распашки целины 93—100% всех сурчин стали необитаемыми, а ушедшие с этих мест грызуны стали концентрироваться на нераспаханных участках.

Точно так же и суслики, и в частности малый, обитающие в зоне интенсивного сельского хозяйства в нашей стране, хотя и могут «переживать» распашку целины и залежи, концентрируясь на небольших оставшихся участках, с плотным дерновым покровом, вроде межей и обочин дорог при широко распространенной ныне в колхозах и совхозах системе силосных запашек обширных массивов успешно вытесняются отсюда человеком (Фенюк, 1939; Мамонтов, 1946; Оболенский, 1950; Климченко, 1960).

Эта важная в практическом отношении сторона влияния сельскохозяйственной деятельности человека на поселения сусликов подробнее разбирается ниже, в видовых очерках.

#### Эпизоотии среди наземных беличьих как причина заболевания людей и домашних животных

Третий, весьма существенный аспект оценки практического значения *Marmotinae* — это их роль как источника инфекционных заболеваний и инвазий у людей и домашних животных или хозяев и прокормителей членистоногих, — клещей кровососущих насекомых, распространяющих эти заболевания.

Следует особо подчеркнуть обе стороны рассматриваемого вопроса, так как в некоторых случаях сами грызуны, видимо, не заболевают той болезнью, которую от них могут переносить человеку паразитирующие на зверьках членистоногие. Так, например, очевидно, что бурундук не боится острым клещевым энцефалитом и в его крови нельзя обнаружить вирус этого заболевания, хотя он и обнаружен в мозгу, а паразитирующие на нем таежные клещи (*Ixodes persulcatus* P. Sch.) являются переносчиком этой болезни человеку (Соловьев, 1939; Чумаков, Воробьева и Софронова, 1940; Зильбер, 1945).

Но в основном для рассматриваемых грызунов характерно именно «активное» участие в распространении тех или иных инфекционных заболеваний, вследствие того, что все они в той или иной степени восприимчивы к возбудителям этих болезней, и именно существование природных очагов таких зоонозов (т. е. болезней, присущих животным — от греческих слов «зоон» — животное и «нозос» — болезнь) и служит причиной последующего заражения от них человека и домашних животных.

Таким образом, человек вовлекается в этот круговорот циркуляции возбудителя заболевания при случайном контакте с грызунами — хозяевами или членистоногими — переносчиками.

Именно, исходя из этих представлений о природной очаговости некоторых инфекционных заболеваний, и в том числе трансмиссивных, т. е. переносимых кровососущими насекомыми и клещами, академик Е. Н. Павловский (1939, 1946, 1955, 1960, 1961) успешно развил в нашей стране свое замечательное учение, положенное ныне в основу обширных исследований по этой проблеме не только в Советском Союзе, но и во многих других странах.

Изучение роли наземных беличьих в этом распространении зоонозов среди людей было предпринято впервые отечественными учеными. Академик Д. К. Заболотный (1899) впервые предположил, что причиной

вспышек чумы среди людей должны быть эпизоотии этого заболевания среди диких грызунов.

Напомним, что уже в последние годы XIX в. было твердо установлено наличие «крысиной чумы», т. е. распространения «черной смерти» крысами в ряде стран юго-востока Азии и в Индии, а также возможность завоза чумы с этими грызунами в портовые города всего земного шара. Однако для обширных континентальных территорий, где издавна наблюдались вспышки чумы среди местного населения, причиной этих заболеваний считался обычно «занос» чумы сюда, или больными людьми, или с их вещами. Поэтому даже обнаружение зараженных чумой американских сусликов (*Otospermophilus beecheyi* Rich.) в 1908 г. (Blue, Neg et Snow, 1911) после «крысиной чумы» в Сан-Франциско в начале XX в. рассматривалось как следствие заражения этих диких грызунов именно от крыс, занесших сюда инфекцию в предыдущие годы. Вероятность такого пути возникновения Северо-Американского природного очага чумы именно вследствие заражения местных грызунов от крыс не исключается и ныне (Калабухов, 1949; Link, 1955).

Точно так же и Предкавказье, и Астраханская обл., Средняя Азия и Забайкалье, Монголия и Северо-Восточный Китай, где неоднократно происходили вспышки чумы среди местного населения, по мнению известных эпидемиологов того времени, считались районами «заноса» туда чумы из тех мест, где она гнездилась постоянно, — из стран Ближнего и Среднего Востока и Индии.

Настойчивые поиски Д. К. Заболотного (1899), И. И. Мечникова (1908) и некоторых других, занимавшихся чумными заболеваниями среди диких грызунов в степных и пустынных областях нашей страны и прилежащих государств, вначале были безуспешны. Но полвека тому назад отечественные ученые блестяще подтвердили справедливость предположения Д. К. Заболотного (1899) о наличии природных очагов чумы среди диких грызунов, именно из числа наземных белых.

В 1911 г. Л. М. Исаев, покойный ныне директор Самаркандского института тропических заболеваний, поймал около ст. Борзя Забайкальской железной дороги больного сурка-тарбагана, бактериологическое исследование которого, выполненное Д. К. Заболотным и А. А. Чурилиной, показало наличие у зверька чумного заболевания. Годом позднее, летом 1912 г., И. А. Деминский обнаружил, что и в Астраханской обл. заболевания чумой среди людей были связаны с эпизоотиями чумы у грызунов, видимо, у малых сусликов.

Если обнаружение первого чумного тарбагана автором теории природной очаговости чумы и его помощниками было заключительным звеном целого ряда данных, говоривших о роли сурков в Забайкалье и в Монголии в чумных вспышках среди местного населения и, в частности, тесной связи этих заболеваний с промыслом тарбаганов (снятием их шкурок и употреблением в пищу мяса и жира), то открытие И. А. Деминского, героически погибшего в результате заражения чумой от исследуемых им грызунов, заставило в корне пересмотреть взгляды на причины вспышек чумы на юге европейской части СССР и в Средней Азии, и было совершенно неожиданным для противников теории Д. К. Заболотного. Наблюдавшиеся на побережье Каспийского моря, на Кавказе и в прилегающих районах вспышки чумы издавна связывали с заносом чумы с больными людьми или вещами по морю или суше.

За полвека, истекшие с тех пор, трудами отечественных ученых — микробиологов, паразитологов и зоологов — вопросы эпизоотологии чумы в нашей стране были настолько хорошо изучены, что сейчас мы можем

весьма подробно осветить значение наземных белчьих для поддержания природной очаговости «черной смерти» в некоторых краях и областях Советского Союза.

Наиболее обширная территория природного очага чумы, связанная с поддержанием здесь ее энзоотии этими грызунами, это Забайкальско-Монгольский очаг, где «хозяйном» его является тарбаган (*Marmota sibirica*). В этих степях и полупустынях, издавна заселенных тарбаганами чума неоднократно проявлялась в популяциях этого вида. Н. В. Некипелов (1957а, 1959б) приводит интересные данные о зарегистрированных начиная с 1911 г. заболеваниях чумой среди сурков в этом обширном очаге (табл. 2).

Приведенные в ней данные представляют бесспорный интерес при обсуждении вопроса о роли мероприятий по борьбе с грызунами при оздоровлении природных очагов чумы.

Энзоотии чумы на тарбаганах протекают обычно на территории, где плотность этих грызунов более высока или где наблюдается интенсивное передвижение зверьков, обычное особенно в период высыхания растительности в степи во второй половине лета. Н. В. Некипелов (1957б) и П. П. Тарасов (1961в) указывают, что резкое изменение условий существования, годы необычные в отношении недостатка или избытка осадков и корма, видимо, способствуют как этим перемещениям зверьков, так и изменению их чувствительности к заболеванию чумой.

Возникновение заболеваний чумой среди сурков связано с их заражением от блох *Oropsylla silantievi* Wagn., сохраняющихся в заброшенных норах животных, погибших в прошлом году, куда сурки, благополучно перезимовавшие, попадают при своих «кормовых» перекочевках или при подготовке нор для новой зимовки. Поэтому эпизоотии возникают и протекают обычно в конце лета—начале осени, с июня по октябрь; позднее уход зверьков в спячку прекращает их контакт между собой.

В Забайкалье, вследствие невысокой плотности и разреженности поселений этих грызунов, эпизоотии, как это следует из табл. 2, не были особенно многочисленны и зараженность сурков в это время составляла обычно не более 10% (Некипелов, 1957а). В Монголии, по данным П. П. Тарасова (1959б, 1961б, 1961в), Н. В. Некипелова (1959а) и Г. С. Летова и Е. Я. Усова (1959), где заселены более обширные пространства, а плотность выше, они протекают значительно более интенсивно.

Открытие природной очаговости чумы в Забайкалье и Монголии Д. К. Заболотным, как уже упомянуто выше, бесспорно подтвердило предположение этого отечественного ученого о возникновении здесь

Т а б л и ц а 2

Число эпизоотий чумы среди тарбаганов (*Marmota sibirica* Radde) и других грызунов с 1911 по 1957 гг. в Забайкалье и Монгольской Народной Республике (по Некипелову, 1957а, 1959б)

Годы	Забайкалье		Монголь- ская Народная Республика
	тарбаганы	другие грызуны	все грызуны
1911—1920	10	—	3
1921—1930	38	6	15
1931—1940	8	2	24
1941—1946	4	3	60
1947—1957	0	0	260
Всего . . .	60	11	362

вспышек «черной смерти» среди местного населения в результате промысла на тарбаганов. Последующие данные отечественных эпидемиологов показали примеры такого возникновения заболеваний людей от тарбаганов уже с первых дней организации советского здравоохранения в Забайкалье. После создания Противочумного института Сибири и Дальнего Востока в Иркутске в 1921 г. были приняты меры к оздоровлению этой энзоотичной зоны путем истребления сурков, полного запрета промысла или его ограничения периодом до начала чумных эпизоотий и, наконец, соответствующими приемами по обработке заготовленных шкурок зверьков в целях их дезинфекции.

Интенсивное и плановое истребление тарбаганов велось здесь в 30—40-х годах, преимущественно с применением хлорпикрина и цианплова. Оно привело к тому, что усилиями работников советского здравоохранения удалось оздоровить этот природный очаг чумы. Табл. 2 иллюстрирует эффект этих мероприятий, особенно при сравнении с его современным состоянием в части того же очага, охватывающей Монгольскую Народную Республику, где обширные территории, заселенные многочисленными грызунами, не могут быть подвергнуты такой обработке.

Второй «сурчинный» очаг в нашей стране — это Средне-Азиатский горный, где основную роль в поддержании энзоотии чумы играют роль два вида сурков: серый, или алтайский (*Marmota baibacina*), и красный (*M. caudata*). В условиях высокогорных районов Тянь-Шаня и Алая среди этих грызунов далеко не всюду возникают чумные эпизоотии, а лишь в центральной части области их распространения, где имеются более или менее непрерывные поселения зверьков, они практически отсутствуют на периферии ареала обоих видов с ее значительными разрывами между поселениями и меньшей численностью основного переносчика чумы — блохи *Oropsylla silantiewi* Wagn. (Бибиков, Дмитриук, и др., 1961).

В благоприятных для течения эпизоотии условиях, видимо, проявляется закономерность, на которую обратила в свое время внимание П. А. Петрищева (1955) (по отношению к другим заболеваниям), а именно наличие здесь мозаичного ландшафта, т. е. «стыков» биотопов различного типа. Именно здесь происходит интенсивное перемещение сурков в эпизоотический период, связанное с их кормовыми миграциями и с перекочевками местного населения на летние высокогорные пастбища вместе со стадами рогатого скота, овец и лошадей (Бибиков, Дмитриук, и др., 1961).

Естественно, что существовавший здесь промысел обоих упомянутых видов сурков также вызывал в прошлом заболевания чумой местного населения. Поэтому начиная с 50-х годов на территории очага проводились интенсивные работы по истреблению этих грызунов, которые привели в настоящее время к оздоровлению значительной части территории и этого природного очага (Бибиков и др., 1961).

В настоящее время установлено, что территории Горно-Азиатского и Монгольско-Забайкальского природных очагов, видимо, имеют естественную связь через Алтай, где из алтайских сурков, т. е. из того же вида, который является основным «хозяином» чумы в Средне-Азиатском горном очаге, также были выделены культуры чумного микроба.

Переходя к характеристике роли сусликов в эпизоотологии чумы, надо прежде всего остановиться на природном очаге этой инфекции, сравнительно небольшом по территории, но весьма важном из-за его близости к наиболее населенным краям и областям нашей страны, — Прикаспийском Правобережном, где И. А. Деминский впервые выделил куль-

туру чумного микроба сусликов, оказавшуюся причиной его преждевременной смерти. Ныне этот очаг называется очагом Северо-Западного Прикаспия (Миронов, 1957, 1959, 1961).

Еще не так давно этот очаг занимал обширное пространство, простираясь на запад до берегов Дона, на север — до Волгограда, а на юг — до Предкавказья (рис. 18). В конце XIX и начале XX вв. для него были характерны относительно высокие плотности поселения малого суслика (*Citellus pygmaeus*), а также заселение этим видом территорий, прилежащих с запада к Ергенинской возвышенности, и Предкавказья (Свирденко, 1927).

Видимо, эти обстоятельства благоприятствовали существованию здесь природного очага чумы, и уже в 1913 г., т. е. год спустя после открытия И. А. Деминского, несколько лабораторий, производивших здесь обследование грызунов, обнаружили интенсивные чумные эпизоотии среди сусликов (Заболотный, 1926; Чурилина, 1926; Аристархова и Суворов, 1926).

В первые годы изучения этого очага в основном микробиологами, когда здесь были обнаружены случаи заболевания людей, заражавшихся от сусликов во время пастбы скота и сельскохозяйственных работ, или даже в пределах населенных пунктов, как это было с несколькими детьми, игравшими с живыми или мертвыми зверьками, еще не совсем ясными были закономерности возникновения и течения эпизоотий.

Но в последующий период, когда советское здравоохранение создало систему противочумных учреждений во главе с Государственным научно-исследовательским институтом микробиологии и эпидемиологии Юго-Востока СССР («Микроб»), а в Ростовском микробиологическом институте были созданы чумной и паразитологический отделы, к эпизоотологическому обследованию и прочим противочумным мероприятиям стали привлекать биологов-зоологов и паразитологов. Тогда лишь оказалось возможным наметить пути изучения основных закономерностей существования этого природного очага, а в дальнейшем и завершить с успехом эти исследования и развернуть практические мероприятия по оздоровлению (Тинкер, 1940; Шишкин, 1945).

Эпизоотии чумы среди малых сусликов, как и среди сурков, носят ярко выраженный сезонный характер. При этом они никогда не начинаются сразу же после пробуждения и выходе грызунов из зимней спячки, а возникают примерно два месяца спустя.

Н. И. Калабухов обратил внимание на эту закономерность три с половиной десятилетия тому назад и нашел ей объяснение в том, что возникновение эпизоотий связано с расселением молодых грызунов из вы-

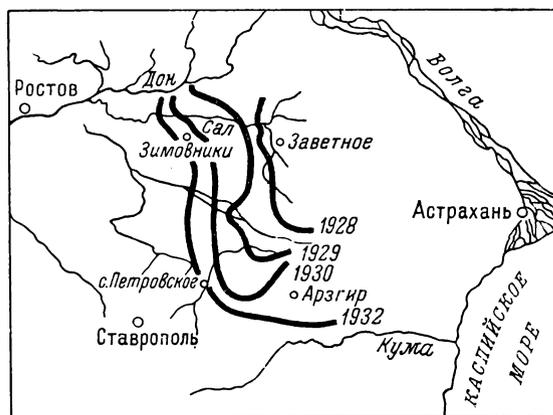


Рис. 18. Изменение границы природного очага чумы Северо-Западного Прикаспия на малом суслике с 1928 по 1932 г. (из Миронова, и др., 1959).

водковых нор в отдельные (Калабухов, 1929а, 1936, 1949, 1962; Тинкер, 1940; Миронов и др., 1959).

Молодые зверьки заселяют в этих случаях преимущественно старые, заброшенные норы, оставшиеся необитаемыми после их хозяев, часть из которых, видимо, могла погибать именно от чумы в период эпизоотии предыдущего года. Напомним, что, как это установил впервые В. Э. Мартино (1915), малые суслики перед залеганием в спячку обычно забивают свой постоянный наклонный ход, и поэтому эти норы едва ли пригодны

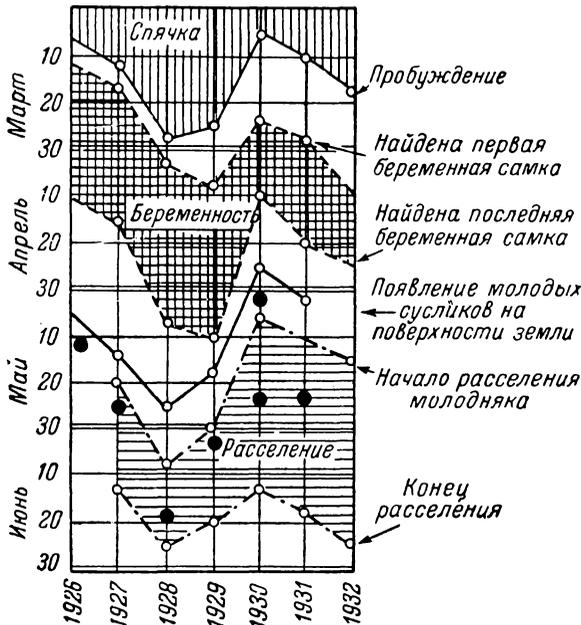


Рис. 19. Зависимость сроков начала эпизоотий чумы на малом суслике от сроков периодических явлений его годового цикла.

Черные точки — сроки обнаружения первых грызунов, зараженных чумой (из Калабухова и Раевского, 1934, 1936; из Калабухова, 1962).

биологическими явлениями в годичном цикле жизни малого суслика, в том числе расселением молодняка и сроками начала чумных эпизоотий на них на основе данных, полученных в 1926—1932 гг. (Калабухов, 1929б, 1936, 1949, 1962; Калабухов и Раевский, 1934, 1936).

Одновременно была установлена еще одна важная закономерность в течении эпизоотии среди малых сусликов, а именно факт распространения чумных эпизоотий среди них только при относительно высокой их плотности — выше 8—10 на 1 га (Калабухов, 1932; Калабухов и Раевский, 1936). Этот вывод оказался имеющим большое практическое значение, ибо до тех пор мероприятия по борьбе с сусликами в энзоотических очагах Прикаспия были направлены на полное истребление здесь грызунов, чего никогда не удавалось достичь, как из-за возможного пропуска единичных обитаемых нор, так и благодаря особенности строения этих убежищ, в результате чего часть затравленных грызунов оставалась живыми. Обнаруженные закономерности чрезвычайно облегчали меро-

для «летнего» освоения их молодыми зверьками, в то время как при гибели «хозяев» нор от различных причин, в том числе и от чумы, этот ход остается открытым. Одновременно исследования отечественных паразитологов — Д. А. Голова и И. Г. Иоффе (1926), В. Е. Тифлова и И. Г. Иоффе (1932) и И. Г. Иоффе (1941) — с несомненностью показали, что блохи, содержащие в своих желудках кровь чумных сусликов, могут переживать в таком состоянии и оставаться зараженными чумой в течение периода более года и, таким образом, молодые грызуны весной следующего года легко находят себе источник заражения в норах зверьков, погибших от эпизоотии.

На рис. 19 представлена иллюстрация этой закономерной связи между

приятия по борьбе с сусликами в целях прекращения среди них эпизоотий и дальнейшего оздоровления этого очага. Так, прежде всего срок истребительных работ был перенесен на ранние месяцы, март-апрель, чтобы завершить разрежение плотности грызунов до минимума перед появлением молодых сусликов, число которых также становилось ничтожным из-за гибели беременных и кормящих самок. Во-вторых, критерием успешности истребления стало считаться достижение их плотности до единичных зверьков (1—2) на 1 га, а не полное их истребление. Наконец, внимательное изучение передвижений сусликов в период их активной жизни показало, что лишь единичные животные передвигаются на расстояния до 5 км, а основная масса сусликов ведет «оседлый» образ жизни, кочуя на расстоянии не более 100—500 м (Калабухов и Раевский, 1935). Эти данные позволили планировать определенную последовательность обработки массивов территории, заселенной сусликами.

Эта борьба с малым сусликом в очаге Северо-Западного Прикаспия была развернута в большом масштабе после специального постановления Центрального Комитета нашей партии и Совета Народных Комиссаров СССР и уже к началу Великой Отечественной войны она дала свои результаты (табл. 3).

Однако в связи с прекращением истребительных работ с началом Великой Отечественной войны в 1946 г. здесь снова были обнаружены чумные эпизоотии среди сусликов, а позднее — в 1948—1954 гг. и на некоторых других видах грызунов. Но принятые меры по развертыванию борьбы, как путем затравки их нор цианплавом, так и с применением нового приманочного способа истребления и на этот раз привели к тому, что последние эпизоотии на малых сусликах были здесь установлены в 1948 г., а позднее, начиная с 1949 г., эти грызуны, видимо, уже не болели здесь чумой столь интенсивно, чтобы заболевших зверьков можно было обнаружить. Последние две культуры чумного микроба были выделены здесь в 1951 и 1954 гг., первый раз — из гребенщикова песчанок (*Meriones tamariscinus* Pall.) и второй раз — из тушканчика-емуранчика (*Scirtopoda telum* Licht.).

Закрепление этого успешного эффекта оздоровления природного очага чумы на сусликах в Северо-Западном Прикаспии продолжалось еще в течение целого десятилетия после прекращения эпизоотий. В течение 1949—1959 гг. на территории Волгоградской, Ростовской, Грозненской областей и Калмыцкой и Дагестанской АССР проводились обширные отработки массивов земель, заселенных сусликами, с применением в большом масштабе приманочного способа борьбы. Окончательное закрепление эффекта оздоровления было достигнуто благодаря тому, что одновременно

Таблица 3

Число чумных эпизоотий среди малых сусликов и других грызунов в восточной части очага Северо-Западного Прикаспия в 1913—1963 гг. (по Шишкину, 1959)

Годы	Суслики малые	Песчанки	Мыши домовые	Емуранчики
1913—1922	12	—	—	—
1923—1932	52	1	1	—
1933—1936	5	—	—	—
1937—1945	—	—	—	—
1946—1954	28	10	10	3
1955—1963*	—	—	—	—

\* По данным Астраханской и Элистинской противочумных станций за 1955—1963 гг.

на этой территории проводилась значительная реконструкция системы сельского хозяйства: распашка целины и старых залежей в целях расширения посевных площадей, создание сети оросительных каналов из Цимлянского и Кубано-Маньчского водохранилищ, сооружения колхозных и совхозных полезащитных лесных полос и т. п.

Именно это сочетание интенсивного и планового истребления грызунов с целью оздоровления территории природного очага чумы с широкими мероприятиями, проводимыми колхозами и совхозами для осуществления агротехнических задач, и позволило здесь впервые в мире достигнуть стойкого оздоровления природного очага чумы (Фенюк, 1958).

Помимо малого, некоторые другие виды сусликов также вовлекаются в чумные эпизоотии, а иногда могут, видимо, играть такую же роль, как и малый в поддержании природной очаговости этого заболевания. Таким видом является даурский суслик (*Citellus dauricus*) в Забайкалье, Монголии и Северо-Западном Китае. Этот вид несомненно играл и играет ныне существенную роль в поддержании чумной эпизоотии в Забайкалье, где уже в последние годы эпизоотии чумы на тарбаганах протекали менее интенсивно и даже иногда начинались позднее, чем на сусликах, у которых заболевания регистрировались в апреле-мае. Этот вид был очевидно, основным «хозяйным» чумного очага в Северо-Восточном Китае, пока суслики не были истреблены местным населением и их роль в значительной степени не стали играть крысы (Камнев, 1957а).

Несомненно участие в поддержании эпизоотии чумы в Монголии и на Алтае длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus*), о чем упоминают В. В. Кучерук (1945, 1959, 1960), Ю. Д. Чугунов (1959), Г. С. Летов и Е. Я. Усова (1959) и Н. В. Некипелов (1957а, 1957б, 1959а).

Местами в Казахстане, а также в Средней Азии в чумные эпизоотии вовлекается и желтый суслик (*Citellus fulvus*), но ввиду его высокой чувствительности к чумному микробу и некоторых особенностей его образа жизни он, вероятно, не имеет существенного значения в поддержании здесь чумной эпизоотии (Ралль, 1958, 1960).

Заканчивая этот обзор роли сурков и сусликов в поддержании природной очаговости чумы, мы можем видеть, что существование обширных территорий «чумной зоны» в пределах Палеарктики несомненно связано именно с важным значением здесь указанных представителей наземных белыхых. Эти факты позволили некоторым эпизоотологам сделать вывод, что сурки и суслики — представители так называемой группы «основных хранителей» чумы на земном шаре наряду с песчанками (*Gerbillinae*) из семейства хомякообразных (*Cricetidae*).

Это мнение особенно ярко выражено в трудах Ю. М. Ралля (1958, 1960).

Н. И. Калабухов уже имел возможность ранее (1956) высказать свои соображения о том, что зимоспящие грызуны едва ли могут быть древнейшим источником чумы на земном шаре, так как само возникновение явления спячки у млекопитающих — сравнительно новая ступень в их филогенетическом развитии.

Он предполагал, что палеогенез чумы, вероятнее всего, связан с возникновением этого зооноза в популяциях зверьков, не впадающих в спячку, подобных песчанкам или их предшественникам в эволюционном развитии, распространенным в Центральной и Южной Азии и Африке, а Северо-Западные и Северные степи и горные массивы в пределах «зоны чумы» в Палеарктике — это окраины обширной территории природных очагов чумы, заселенные сурками и сусликами, вероятно, уже более позднего происхождения.

Более того, Н. И. Калабухов полагал, что эти «основные», по мнению Ю. М. Ралля, хранители чумы в некоторых очагах и ныне не являются таковыми, и другие виды грызунов, обитающие здесь, играют не менее существенную роль в поддержании природной очаговой чумы (Калабухов, 1956, 1957, 1961, 1962).

В связи с этим коснемся одного общего вопроса эпизоотологии чумы, который последнее время подвергался оживленному обсуждению, а именно о моно- и полигостальности природных очагов этой болезни (Ралль, 1958, 1960; Ралль и Федоров, 1960; Калабухов, 1961, 1962).

Напомним, что термины моно- и полигостальность были впервые применены академиком Е. Н. Павловским (1946) и характеризуют сохранение возбудителя той или иной инфекции в ее природном очаге в популяциях одного или нескольких видов «хозяев» — источников этой инфекции.

Затем Н. И. Калабухов (1949) применил эту классификацию при обсуждении проблемы природной очаговости чумы.

Приведем некоторые данные по этому вопросу, относящиеся к наземным беличьим.

Примером моногостального природного очага чумы может быть высокогорье Тянь-Шаня, где алтайский сурок (*Marmota baibacina*), видимо, является основным хранителем чумной инфекции, хотя иногда в эпизоотии вовлекаются и другие виды грызунов (Ралль, 1945б; Иоффе, 1949; Бибииков и Стогов, 1957; Бибииков, Волохов и др., 1961). Один вид грызунов — малый суслик (*Citellus pygmaeus*), видимо, поддерживал длительный срок чумную эпизоотию на обширной территории Северо-Западного Прикаспия (Калабухов, 1929б, 1931, 1949, 1961; Калабухов и Раевский, 1931, 1936; Тинкер, 1940; Миронов, 1945, 1957, 1959, 1961; Миронов и др., 1959).

Предположение о сохранении эпизоотии в чумных очагах вследствие их полигостальности, т. е. сохранение инфекции в организме не одного, а нескольких видов грызунов — источников инфекции, впервые высказанное Н. И. Калабуховым (1949), иллюстрировалось им двумя примерами. Так, в качестве полигостального очага приведен Забайкальский, где, по данным В. В. Кучерука (1945) и П. Б. Юргенсона (1947), разрежение плотности тарбаганов привело к увеличению удельного веса сусликов, полевок и пищух в поддержании очаговости чумы. Подтверждением этого взгляда были интересные недавние события в Забайкалье, где после 13-летнего перерыва (табл. 2) в 1959 г. снова стали выделять культуру чумного микроба из грызунов, но на этот раз уже не из тарбаганов, а из полевок и хомячков.

Так же (Калабухов, 1949) указано, что сходные условия сложились в 1941—1943 гг. в Северо-Американском природном очаге чумы, когда уже около  $\frac{1}{3}$  всех культур чумного микроба выделялось не от американских сусликов (*Otospermophilini*) и сурков, которые, по мнению некоторых исследователей, представляли основной источник чумной инфекции в США и Канаде, а от других грызунов. Из новейших исследований Л. Картмана с соавторами (Kartman et al., 1958, 1962) следует, что ныне в Калифорнии, в этом типичном «суслином» очаге, поддержание природной очаговости чумы после истребления здесь американских сусликов (*Otospermophilus beecheyi* Rich.) связано с калифорнийской полевкой (*Microtus californicus* Peale) и мышевидным хомячком (*Peromyscus maniculatus* Wagn.).

Наконец, в ильменной подзоне очага Северо-Западного Прикаспия (Правобережье Волги и Каспийского моря в пределах Астраханской обл.

и Калмыцкой АССР), где после прекращения эпизоотий на сусликах в 1948 г. единичные, спорадические заболевания чумой отмечались в 1951 и 1954 гг. у гребенчиковых песчанок и тушканчиков, поддержание природной очаговости чумы последние годы, видимо, также было связано с циркуляцией чумного микроба в популяциях нескольких видов грызунов, обитающих здесь в смешанных поселениях (Калабухов, 1957, 1959, 1961, 1962; Калабухов и др., 1955). Напомним, что здесь с 1947 по 1954 гг. было выделено 45 культур чумного микроба, причем из них лишь 14 от сусликов, а 21 от других видов грызунов, 18 от песчанок двух видов, 3 от тушканчиков-емуранчиков, 10 от домовых мышей и 10 от разных видов блох (Калабухов, 1957, 1962; Миронов и др., 1959).

Наконец, как уже отмечено ранее, и в Северо-Восточном Китае, по мнению П. И. Камнева (1957а), в последние годы в связи с резким уменьшением численности даурских сусликов под влиянием деятельности человека произошла смена «гостальности» этого очага от поддержания эпизоотии только на сусликах к вовлечению в этот процесс многочисленных там ныне крыс.

Таким образом, за период почти в полтора десятилетия, истекший со времени опубликования статьи Н. И. Калабухова (1949), накопились новые факты, говорящие о том, что процесс возникновения, формирования и угасания природных очагов чумы, и в том числе в популяциях грызунов из подсемейства *Marmotinae*, не может происходить только по одной схеме.

Подобно тому, как неодинаковы пути и темпы развития различных биоценозов, так и природные очаги чумы в разных условиях могут быть неодинаковыми, не только по видовому составу хранителей чумного микроба и его переносчиков, но и по механизму поддержания очаговости.

Это очевидно, например, для «сурчиных» очагов высокогорного Тянь-Шаня и Монгольского Алтая. Первые из них могут служить примером типичных моногостальных очагов, в то время как в Монгольском Алтае поддержание очаговости, очевидно, неизбежно связано с наличием смешанных поселений нескольких видов грызунов: сурков, длиннохвостых сусликов и пищух (Бибииков и др., 1959; Чугунов, 1959; Некипелов, 1959а, 1959б).

Сделанный обзор роли наземных беличьих в поддержании природной очаговости чумы в Советском Союзе не исчерпывает роли этих зверьков в распространении различных заболеваний среди человека и домашних животных.

Известны факты вовлечения сусликов нескольких видов в эпизоотии туляремии, но несомненно, что при этом не они сами были источником этой инфекции, а получали ее от мышевидных грызунов, заселявших норы сусликов (Казанцева и Горохова, 1934; Туманский и Колесникова, 1935; Бердников, Молодцова и Кайзер, 1935; Селезнева, 1949; Олсуфьев и Дунаева, 1960; Максимов, 1960).

Иногда в районах, где среди сусликов наблюдались туляремиальные эпизоотии, отмечались и заболевания туляремией среди людей, связанные с заражением от этих грызунов (Бердников, Молодцова и Кайзер, 1935).

Ныне получены также данные о зараженности некоторых видов сусликов и сурков-байбаков, Ку-рикетсиозом (Карулин, 1961б; Карулин и Пчелкина, 1961).

В то же время следует отметить, что экспериментальное заражение малого, краснощекого и длиннохвостого сусликов возбудителем бруцеллеза (Ширяев, 1953; Ременцова, 1959) и нахождение этих зверьков, заражен-

ных бруцеллами в естественных условиях (Ременцова, 1955, 1959), вовсе не означает еще, что такие грызуны — одно из звеньев поддержания природной очаговости заболевания. Нет сомнения в том, что существование очагов этого зооноза связано исключительно с заражением домашних копытных от больных животных того же вида, а от них и человека, и нахождение возбудителя бруцеллеза в организме диких грызунов — лишь результат пастьбы зараженных овец в степи и заражения диких млекопитающих от них через клещей (Вершилова и др., 1959; Миронов, 1961).

Ранее уже отмечено, что бурундуки, видимо, сами не заболевают острым клещевым энцефалитом и едва ли могут поэтому быть источником заражения людей (Соловьев, 1939; Чумаков, Воробьева и Софронова, 1940; Зильбер, 1945).

В заключение очерка следует указать, что, несмотря на вероятную неполноту сделанного краткого обзора значения наземных беличьих для человека, основной его вывод о существенном практическом значении большинства видов этого подсемейства вряд ли будет поколеблен дополнительными, в том числе и новыми данными, и вероятнее всего они лишь подтвердят его справедливость.

## ЛИТЕРАТУРА

- Абеленцев В. А., В. М. Самош и Г. В. Модин. 1961. Современное состояние поселений байбака и опыт его реакклиматизации на Украине. Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., 7: 309—320.
- Аверин Ю. В. 1948. Наземные позвоночные восточной Камчатки. Тр. Кроноцкого гос. заповедн., 1: 205—214.
- Аветисян О. Р. 1949. Малоазиатский суслик (*Citellus xanthopyrnus* Bennet) как вредитель сельского хозяйства в Армянской ССР и возможности его полного уничтожения. Докл. АН Арм. ССР, X, 3: 133—136.
- Аветисян О. Р. 1950а. Биологические особенности малоазиатского суслика в Армянской ССР. Изв. АН Арм. ССР, III, 2: 173—184.
- Аветисян О. Р. 1950б. Малоазиатский суслик как вредитель огородно-бахчевых культур в Армянской ССР. Докл. АН Арм. ССР, XII, 5: 144—146.
- Аветисян О. Р. 1951. Малоазиатский суслик и химические меры борьбы с ним в Армянской ССР. Автореф. канд. дисс. Отд. биол. наук АН Арм. ССР, Ереван: 1—23.
- Адлерберг Г. П., Б. С. Виноградов, Н. А. Смирнов и К. К. Флеров. 1935. Звери Арктики. Изд. Главсевморпути, Л.: 33—44 [Бурундук, Длиннохвостый суслик, Сурок].
- Айзин Б. М. 1943. Экология алтайско-тяньшанского сурка в условиях Севера Киргизии. Тр. Кирг. фил. АН СССР, I, 1: 39—48.
- Айзин Б. М. 1954. Размножение, рост и возрастной состав популяции тяньшанского сурка (*Marmota baibacina centralis* Thos.). Тр. Инст. зоол. и паразитол. Кирг. фил. АН СССР, 1: 65—78.
- Алексеева Л. И. и М. Г. Ломизе. 1960. О находке плейстоценовой фауны млекопитающих в верховьях реки Белой (Северный Кавказ). Изв. высш. уч. завед., Геология и разведка, 2: 29—33.
- Андреев И. Ф. 1953. Материалы к изучению фауны, птиц и млекопитающих Прикарпатья. Уч. зап. Кишиневск. гос. унив., VIII: 271—309.
- Андрушко А. М. 1939. Деятельность грызунов на сухих пастбищах Средней Азии. Изд. Лен. гос. унив.: 1—154.
- Андрушко А. М. 1954. Млекопитающие высокогорной долины Алай (Памир). Уч. зап. Лен. гос. унив., сер. биол., 38: 3—18.
- Аргиропуло А. И. 1939. К распространению и экологии некоторых млекопитающих Армении. Зоол. сб. Арм. фил. АН СССР, 1: 25—66.
- Аристархова О. А. и С. В. Суворов. 1926. Отчет Заветнинского отряда. В сб.: Чума на Юго-Востоке СССР и причины ее эндемичности, Изд. Гос. инст. эксперим. мед., Л.: 1—59.

- Астанин Л. П. 1960. Соотносительная изменчивость черепа и мозга некоторых млекопитающих. Арх. анат., гистол. и эмбриол., 39, 8: 39—45.
- Афанасьев А. В. 1960. Зоогеография Казахстана. Изд. АН Каз. ССР, Алма-Ата: 29—37 [Бурундук, Сурки, Суслики].
- Афанасьев А. В., В. С. Бажанов, М. Н. Корелов, А. А. Слудский и Е. И. Траутман. 1953. Звери Казахстана. Изд. АН Каз. ССР, Алма-Ата: 135—180 [Подсем. Сурковые].
- Афанасьев Ю. Г. 1959. Грызуны-вредители сельского хозяйства подгорной культурной зоны Алма-Атинской области (и меры борьбы с ними). Тр. Инст. зоол. АН Каз. ССР, 10: 133—185.
- Бажанов В. С. 1932. Рыжеватый суслик и меры борьбы с ним. ГИЗ, Москва—Самара: 1—48.
- Бажанов В. С. 1944. Гибриды сусликов (к вопросу о межвидовой гибридизации в природе). Докл. АН СССР, XLII, 7: 321—322.
- Бажанов В. С. 1945. К систематике двух видов сусликов из Казахской ССР. Вестн. Казахск. фил. АН СССР, 5 (8): 37—39.
- Бажанов В. С. 1946. Северный предел и высотный диапазон обитания сурка Мензбира. Вестн. АН Каз. ССР, 7—8: 62—63.
- Бажанов В. С. 1947а. Сурок Мензбира в бассейне р. Арысь. Природа, 5: 67—68.
- Бажанов В. С. 1947б. Летняя спячка большого суслика (*Citellus major* Pall.). Докл. АН СССР, нов. сер., 58, 8: 1789—1791.
- Бажанов В. С. 1947в. Некоторые вопросы истории расселения сурков Нагорной Азии. Изв. АН Каз. ССР, сер. зоол., 6: 65—68.
- Бажанов В. С. 1947 г. Плейстоценовые и рецентные формы большого суслика. Изв. АН Каз. ССР, сер. зоол., 6: 130—131.
- Бажанов В. С. 1948а. Вопросы эмбриогенеза и возрастная изменчивость большого суслика (*Citellus major* Pall.). Зоол. журн., XXVII, 6: 547—554.
- Бажанов В. С. 1948б. Современное распространение и история большого суслика (*Citellus major* Pall., 1770). Изв. АН Каз. ССР, сер. зоол., 8: 27—50.
- Бакутин М. Г. 1930. Наблюдения над бурундуком. Изв. Сиб. краевой ст. защ. раст. от вредит., 4 (7), в. зоол. 1: 69—74.
- Банников А. Г. 1954. Млекопитающие Монгольской Народной Республики. Изд. АН СССР, М.: 325—380 [Бурундук, суслики, сурки].
- Барабаш-Никифоров И. И. и В. Н. Александров. 1953. О состоянии стада сурков-байбаков Воронежской области. Бюлл. общ. естествоисп. при Воронежск. гос. унив., 8: 39—46.
- Беляев А. И. 1954. Суслики Казахстана (и меры борьбы с ними). Тр. Республ. ст. защ. раст. (Казахск. фил. Всесоюзн. акад. с.-х. наук), 2: 3—402.
- Берг Л. С. 1952. Географические зоны Советского Союза, II. Географгиз, М.: 1—510.
- Бердников В. А., П. В. Молодцова и Г. А. Кайзер. 1935. Туляремия в поселке Усть-Курдюм Саратовского края и ее эпидемиология. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., XIV, 3: 255—261.
- Берендяев С. А. 1956. Строение нор сурков в Киргизии. Тр. Инст. зоол. и паразитол. АН Каз. ССР, 5: 51—59.
- Берендяев С. А. и Н. А. Кулькова. 1961. О внутривидовых отношениях серых сурков. Первое совещание по млекопитающим. Тезисы докл., II: 11—12.
- Берендяева Э. Л. и Н. А. Кулькова. 1961. К экологии блох серых сурков. Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., 7: 273—283.
- Бибиков Д. И. 1949. К экологии даурского суслика. Изв. Иркутск. гос. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., VII: 145—158.
- Бибиков Д. И. 1952. К экологии даурского суслика. Сообщение второе. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., X: 3—21.
- Бибиков Д. И. 1956. Сурок (Биология и промысел). Охота и охотн. хоз., 9: 23—25.
- Бибиков Д. И. 1957. Накопление и расходование жира у тарбаганов. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XVI: 32—38.
- Бибиков Д. И. 1959. Сурки в Тарбагатае. Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., 6: 143—150.
- Бибиков Д. И. 1961. О влиянии снежного покрова на жизнь сурков в Тянь-Шане. Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., 7: 205—219.
- Бибиков Д. И. 1962. Перемещения сурков. В сб.: Миграции животных, 3, Изд. АН СССР, М.: 62—86.
- Бибиков Д. И. 1963. Ареал и запасы сурков в Казахстане и Средней Азии. Зоогеография суши. Тезисы третьего всесоюзн. совещ., Ташкент: 30—31.
- Бибиков Д. И. и В. А. Бибикова. 1958. Опыт оценки некоторых факторов, определяющих сезонную закономерность эпизоотии чумы на сурках в Тянь-Шане. Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., в. 4: 55—74.

- Бибиков Д. И., В. А. Волохов, С. И. Бгытова и Э. Б. Дубровский. 1961. Материалы к эпизоотической характеристике Кокжарского участка очаговости чумы (Тянь-Шань). Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., 7: 73—86.
- Бибиков Д. И., Г. Я. Дмитрюк, А. Г. Звескин, А. Ф. Лаврентьев и В. П. Хрустелевский. 1961. Некоторые особенности Среднеазиатского горного очага чумы и современное состояние работ по его оздоровлению. Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., 7: 19—40.
- Бибиков Д. И., Л. В. Жирнов и В. П. Куликова. 1956. Сезонные изменения наземной активности и внутривидового контакта у серых сурков в Тянь-Шане. Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., 3: 63—74.
- Бибиков Д. И. и Н. М. Жирнова. 1957. Сезонные изменения некоторых эколого-физиологических особенностей у серого сурка (*Marmota baibacina* Kastsch.) в Тянь-Шане. Зоол. журн., XXXV, 10: 1565—1573.
- Бибиков Д. И. и И. И. Стогов. 1957. Экологические закономерности стационального размещения серых сурков в Тянь-Шане. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол., LXII, 4: 13—18.
- Бибиков Д. И., П. П. Тарасов, Е. А. Шварц, С. А. Берендяев и А. Ф. Лаврентьев. 1960. К ландшафтно-эпизоотологическому районированию Среднеазиатского горного очага чумы. Мат. к конфер. по вопр. зоогеогр. суши. Тезисы докл. Алма-Ата: 14.
- Бибиков Д. И., Н. Н. Трухачев и К. И. Исакулов. 1963. Наблюдения за спячкой серых сурков в условиях опыта. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XXV: 223—231.
- Бибиков Д. И. и В. Б. Чекалин. 1959. Опыт применения метода картирования при изучении некоторых особенностей экологии серых сурков. В сб.: География населения наземных позвоночных и методы его изучения, Инст. геогр. АН СССР, М.: 95—104.
- Бибиков Д. И., В. П. Червякова и В. Д. Червяков. 1961. Наблюдения за передвижением серых сурков в Тянь-Шане по данным мечения. Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., 7: 221—231.
- Бибиков С. Н. 1950. Пещерные палеолитические местонахождения в нагорной полосе Южного Урала. Сов. археол., XII: 66—104.
- Бибикова В. И. 1958. Некоторые замечания по фауне из мустьерской пещеры Аман-Кутан I. Сов. археол., 3: 229—233.
- Вируля А. А. 1930. Предварительное сообщение о грызунах (*Rodentia*) из четвертичных отложений Крыма. Докл. АН СССР, 23: 617—622.
- Вируля Н. Б. 1936. Экологические закономерности распространения малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) в пространстве. Сб. Научно-иссл. инст. зоол. Моск. гос. унив., 3: 117—143.
- Вируля Н. Б. 1941. О природе факторов, ограничивающих численность малого суслика в ковыльных степях. Зоол. журн., XX, 1: 135—143.
- Вируля Н. Б. и И. Б. Литвинов. 1941. Устройство нор малого суслика и эффективность цианплага и хлорпикрина. В сб.: Грызуны и борьба с ними, 1, изд. Инст. «Микроб», Саратов: 69—94.
- Бихнер Е. 1888. Научные результаты путешествий Н. М. Пржевальского по Центральной Азии, I, 1—2, СПб.: 5—49.
- Благодарова Г. В. 1947. Сравнительная экология сурков Киргизии. Тр. Биол. инст. Кирг. фил. АН СССР, 2: 107—119.
- Бобринский Н. А. 1937. Обзор Евразийских сурков (*g. Marmota*). В кн.: Памяти акад. М. А. Мензбира. Изд. АН СССР, М.—Л.: 51—68.
- Бром И. П. 1945. Географическое распространение тарбагана (*M. sibirica* Radde) и его численность в Ю. В. Забайкалье. Иркутск: 1—36.
- Бром И. П. 1952. Питание корсака в Забайкалье. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., X: 88—102.
- Бром И. П. 1954. Материалы по биологии Забайкальского хорька. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XII: 224—230.
- Бурчак-Абрамович М. 1934. Копальный байбак — *Marmota bobac* Müller з м. Житомира. Четвертинный период, 11. Изд. АН УРСР: 67—73.
- Бутовский П. М. 1955. Сезонные изменения питания малого суслика и характер его распределения в Западном Казахстане. Автореф. канд. дисс. Инст. зоол. АН Каз. ССР, Алма-Ата: 1—15.
- Бутовский П. М. 1960. Сезонные изменения в питании малого суслика и характер его распределения в Западном Казахстане. Тр. Инст. зоол. АН Каз. ССР, XIII: 18—36.

- Бутурлин С. А. 1913. Наблюдения над млекопитающими, сделанные во время Колымской экспедиции 1905 года. Дневник Зоол. отд. имп. общ. любителей естествозн., антропол. и этнографии, I, 5 : 225—264.
- Быковский В. А. 1951. Новые данные о сусликах и борьбе с ними в Молдавской ССР. Зоол. журн., XXX, 4 : 381—382.
- Быковский В. А. 1954. Биологическое обоснование приманочного способа борьбы с сусликами и химической защиты от них посевов желудей. Канд. дисс. Всесоюз. научно-иссл. инст. защ. раст., Л. : 1—170.
- Вальх Б. С. 1926. «Донецкая» ловушка для сусликов. Захист рослин, 2 : 63—64.
- Вангенгейм Э. А. 1961. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогенных отложений севера Восточной Сибири. Тр. Геол. инст. АН СССР, 48 : 1—183.
- Варшавский С. П. 1938. Сезонные изменения цикла жизни малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.). Зоол. журн., XVII, 5 : 795—810.
- Варшавский С. П. 1952. Современные методы учета численности сусликов и больших песчанок. В кн.: Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. Изд. АН СССР, М. : 47—67.
- Варшавский С. П. 1954. Некоторые особенности внутривидовых отношений у сусликов и их экологическое значение. Третья эколог. конфер. Тезисы докл., 3, Киев : 18—22.
- Варшавский С. П. 1960. Географические особенности строения и возраста поселений малого суслика и их связь с историей ареала вида. Мат. конф. по вопр. зоогеогр. суши. Тезисы докл. Алма-Ата : 22—24.
- Варшавский С. П. 1962. Возрастные типы поселений и история расселения малого суслика. В сб.: Исследования геогр. прир. ресурсов жив. и раст. мира (к 60-летию со дня рождения А. П. Формозова), Изд. АН СССР, М. : 59—79.
- Варшавский С. П. и В. К. Гарбузов. 1957. Ландшафтные особенности распределения рыжеватого суслика у южной границы ареала в Актюбинско-Мугоджарских степях. Мат. к совещ. по вопр. зоогеогр. суши 1—9 июня. Тезисы докл. Изд. Львовск. гос. унив. : 23—24.
- Варшавский С. П. и К. Т. Крылова. 1939. Экологические особенности малого суслика в разные периоды жизни. Зоол. журн., XVIII, 6 : 1026—1047.
- Васильева М. В. 1961. К вопросу о систематическом положении и распространении суслика европейского (*Citellus citellus* L.) и малоазиатского (*Citellus citellus xanthoprimum* Benn.). Сб. тр. Зоол. музея Моск. гос. унив., VIII : 253—260.
- Васильева М. В. 1964а. О систематических взаимоотношениях горных сусликов (*Citellus*, *Glires*, *Mammalia*) Тянь-Шаня. Зоол. журн., XLIII, 6 : 904—909.
- Васильева М. В. 1964б. Систематическое положение палеарктических сусликов рода *Citellus* Oken, 1816. Первая годичн. научн. отчетн. конфер. Реф. доклад. Изд. МГУ : 125—127.
- Векуа А. К. 1959. О фауне нижнечетвертичных млекопитающих из Ахалкалаки (Южная Грузия). Докл. АН СССР, 127, 2 : 408—410.
- Векуа А. К. 1961. Ахалкалакская плейстоценовая фауна млекопитающих. Автореф. канд. дисс. Лабор. палеобиол. АН Груз. ССР, Тбилиси : 1—16.
- Велижанин Г. А. 1931. Зооэкологическое обследование хорькового заказника Сибирского отделения Института защиты растений. Тр. по защ. раст. Вост. Сибири, 1 (8) : 49—82.
- Верещагин Н. К. 1959. Млекопитающие Кавказа. Изд. АН СССР, М.—Л. : 285—292 [Сем. Белчьи].
- Верещагин Н. К., В. Г. Гептнер и А. С. Строганова. 1959. О времени и причинах вымирания Кавказского сурка. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 2 : 36—38.
- Верещагин В. и К. Плятер-Плоходский. 1930. Якутский суслик (*Citellus jacutensis* Br.) и опыты борьбы с ним в Амурском округе Дальне-Восточного края. Изд. журн. «Путь Дальне-Вост. крестьянина», Благовещенск : 1—23.
- Вершилова П. А., П. А. Петрищева, Х. С. Котлярова и В. Н. Тер-Вартанов. 1959. К вопросу о возможности природной очаговости бруцеллеза. В сб.: Природная очаг. и эпид. особо опасных инфекц. заболеваний, изд. Инст. «Микроб», Саратов : 466—475.
- Виноградов Б. С. 1914. Биологические наблюдения над крапчатым сусликом. Энтомол. бюро Харьковского губерн. земства : 1—14.
- Виноградов Б. С. 1937. Материалы по изучению четвертичных грызунов Крыма. Тр. Сов. секции Междунар. ассоц. по изуч. четвертичн. периода, I : 89—104.

- Виноградов Б. С. 1948. О нахождении трупов ископаемых сусликов в вечной мерзлоте бассейна р. Индигирки. Докл. АН СССР, 62, 4: 553—556.
- Виноградов Б. С. и А. И. Аргиропуло. 1941. Определитель грызунов. Фауна СССР. Млекопитающие, нов. сер., 29: 1—241.
- Виноградов Б. С., А. И. Аргиропуло и В. Г. Гептнер. 1945. Грызуны Средней Азии. Изд. АН СССР, М.—Л.: 32—47 [*Citellus* и *Marmota*].
- Виноградов Б. С. и И. М. Громов. 1952. Грызуны фауны СССР. Определители по фауне СССР, изд. Зоол. инст. АН СССР, 48. Изд. АН СССР, М.—Л.: 1—296.
- Виноградов Б. С. и А. И. Иванов. 1945. Грызуны Таджикистана. Научно-популярн. библиотека, 7, Изд. Таджикск. фил. АН СССР, Сталинабад: 1—83.
- Виноградов Б. С. и С. И. Оболенский. 1927. Материалы по фауне грызунов южной части Енисейской, Иркутской губерний и Забайкалья. Изв. Сиб. краевой ст. защ. раст. от вредит., 2 (5): 1—15.
- Володин Н. М. 1959. Биология и хозяйственное значение длиннохвостого суслика в Верхоянском районе Якутской АССР. Тр. Научно-иссл. инст. сельск. хоз. Крайнего Севера, IX: 143—153.
- Воронов А. Г. 1947. Питание некоторых мышевидных грызунов и его влияние на их размножение. Тезисы докт. дисс. [Пермь]: 1—8.
- Воронов А. Г. 1954. Влияние грызунов на растительный покров пастбищ и сенокосов. В сб.: Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР, Изд. АН СССР, М.—Л.: 341—355.
- Воронцов Н. И. 1960. Виды хомяков Палеарктики (*Cricetinae—Rodentia*) in statu nasendi. Докл. АН СССР, 132, 6: 1448—1451.
- Востриков П. А. 1914. Наши полевые вредители-грызуны. 1. Суслики. Изд. Астраханск. общ. сельского хоз., Астрахань: 1—15.
- Галкина Л. И. 1962а. К таксономии сурков (genus *Marmota*) Южной Сибири. Тр. Биол. инст. Сиб. отд. АН СССР, 8: 135—156.
- Галкина Л. И. 1962б. Некоторые данные по систематике и биологии томского или лесостепного сурка. В кн.: Проблемы зоологических исследований в Сибири. Горно-Алтайск: 44—46.
- Ганаев А. И. 1947. Очерк экологии бухарского желтого суслика. Сб. научн. трудов Бухарского гос. пед. инст. естествозн., Бухара: 31—39.
- Гарбузов М. А. и В. М. Липаев. 1963. Материалы по грызунам полуострова Камчатка. Изв. Иркутск. гос. научно-исслед. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XXV: 286—295.
- Гассовский Г. И. 1952. Млекопитающие северных районов Молдавии. Уч. зап. Кишиневск. гос. унив., IV: 35—48.
- Гептнер В. Г. 1939. Систематическое положение длиннохвостых сусликов, *Citellus evermanni* Вг., Палеарктики. Сб. тр. Гос. зоол. муз. Моск. гос. унив., V: 184.
- Герасимова М. А. 1955. Изменчивость качества меха белки-телеутки и Алтайской белки, акклиматизированных в Крыму и на Северном Кавказе. Тр. Всесоюзн. научно-иссл. инст. охотн. пром. (ВНИО), XV: 10—26.
- Гладкина Т. С. 1963. Сурки в Целинном крае. Защ. раст. от вредит. и болезн., 10: 8—9.
- Гладкина Т. С. и М. Н. Мейер. 1958. Влияние экологических условий и истребительных мероприятий на возрастной состав популяций малого суслика. Тр. Всесоюзн. научно-иссл. инст. защ. раст., 12: 189—200.
- Гладкина Т. С., Н. Ю. Ченцова, П. В. Ипатьева, М. Н. Мейер и Т. Н. Мокеева. 1962. Суслики. В кн.: Распространение вредителей и болезней сельскохозяйственных культур в СССР в 1961 г. и прогноз их появления в 1962 г. Сельхозиздат, Л.: 27—34.
- Голов Д. А. и И. Г. Иоффе. 1926. Блохи как хранители чумной инфекции в зимний период. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., V, 4: 239—251.
- Гребенюк Р. В. и Э. Л. Берендяева. 1955. К вопросу о распространении и численности иксодовых клещей сурков в Киргизии, Тр. Инст. зоол. и паразитол. АН Кирг. ССР, 4: 107—115.
- Гринберг В. Б., П. И. Калабухов и Г. В. Никольский. 1930. Результаты обследования промысла суслика-песчаника в районе Иргиза—Тургая. Пушное дело, 2: 46—53.
- Громов И. М. 1957а. Ископаемые четвертичные грызуны северной части Нижнего Дона и прилегающего участка Волго-Донского водораздела. Тр. Зоол. инст. АН СССР, XXII: 246—318.
- Громов И. М. 1957б. Материалы по истории фауны грызунов нижнего Урала и северного Прикаспия. Тр. Зоол. инст. АН СССР, XXII: 192—245.

- Громов И. М. 1957в. Некоторые особенности сохранности костей мелких млекопитающих из руслового аллювия как показатели их геологического возраста. Тр. Зоол. инст. АН СССР, XXII: 100—111.
- Громов И. М. 1957г. Верхнечетвертичные грызуны самарской Луки и условия захоронения и накопления их остатков. Тр. Зоол. инст. АН СССР, XXII: 142—150.
- Громов И. М. 1961а. Ископаемые верхнечетвертичные грызуны предгорного Крыма. Тр. Комиссии по изуч. четвертичн. периода, XVII, Изд. АН СССР: 3—190.
- Громов И. М. 1961б. Четвертичные суслики западной Палеарктики. I. Крупные суслики подрода *Colobotis* Brandt. Тр. Зоол. инст. АН СССР, XXIX: 22—80.
- Громов И. М. 1963. Подсем. *Marmotinae* — Суркообразные. В кн.: Млекопитающие фауны СССР, I. Определители по фауне СССР, изд. Зоол. инст. АН СССР, 82, Изд. АН СССР, М.—Л.: 282—342.
- Громов И. М. и А. А. Гуреев. 1962. Отряд *Rodentia* — грызуны. В кн.: Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Млекопитающие. Гос. научн.-тех. изд. лит. по геол. и охране недр, М.: 117—170.
- Грулих И. 1954. Европейский суслик и обыкновенная полевка в Чехословакии. Автореф. канд. дисс. Моск. ордена Ленина с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, М.: 1—15.
- Губарь В. В. и Н. М. Дукельская. 1935. Экология сурка как основа организации интенсивного сурочьего хозяйства. В сб.: Экология сурка и сурочий промысел, Внешторгиздат, М.—Л.: 5—29.
- Давыдов Г. С. 1960а. К экологии реликтового суслика *Citellus relictus* Kaschkarov (1925) в Таджикистане. Докл. АН Тадж. ССР, III, 3: 39—42.
- Давыдов Г. С. 1960б. Сурок Мензбира *Marmota menzbieri* Kaschk. из Кураминского хребта. Докл. АН Тадж. ССР, III, 5: 55—59.
- Давыдов Г. С. 1964. Суслик реликтовый — *Citellus relictus* Kaschkarov (1925). Грызуны Северного Таджикистана. Изд. АН Тадж. ССР, Душанбе: 42—59.
- Даль С. К. 1948. Позвоночные животные Памбакского хребта, Зоол. сб. АН Арм. ССР, 5: 5—68.
- Даль С. К. 1949. Суслик верхнечетвертичных отложений Юга Закавказья. Докл. АН Арм. ССР, XI, 2: 67—71.
- Дарская Н. Ф. 1954. Блохи даурского суслика (*Citellus dauricus* Br.). Сообщ. 2. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XII: 245—250.
- Деписов В. П. 1961. Отношения малого и крапчатого сусликов на стыке их ареалов. Зоол. журн., XL, 7: 1079—1085.
- Дубинин В. Б. и М. П. Дубинина. 1951. Паразитофауна млекопитающих Даурской степи. Мат. по грызунам, 4, Изд. Моск. общ. испр. прир.: 98—156.
- Дубинин В. Б. и Л. И. Лешкович. 1945. Жировые резервы тарбаганов и их зараженность аскаридами перед впадением в спячку. Зоол. журн., XXIV, 6: 373—379.
- Дубровский Ю. А. 1962а. Картирование прежнего и современного распространения сурков в Актюбинских степях. В сб.: Исследования геогр. прир. ресурсов жив. и раст. мира (к 60-летию со дня рождения А. Н. Формозова), Изд. АН СССР, М.: 24—32.
- Дубровский Ю. А. 1962б. Размеры бутанов степных сурков как показатель возраста их поселений. В сб.: Исследования геогр. прир. ресурсов жив. и раст. мира (к 60-летию со дня рождения А. Н. Формозова), Изд. АН СССР, М.: 80—94.
- Дукельская Н. М. 1926. Материалы к познанию фауны млекопитающих Средней Азии. Бюлл. Ср.-Аз. гос. унив., 15: 67—89.
- Емельянова Н. Д. и И. Ф. Жовтый. 1957. Краткий обзор эктопаразитов млекопитающих монголо-забайкальского чумного очага в связи с их эпизоотологическим значением. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XV: 259—283.
- Жовтый И. Ф. и Н. Д. Емельянова. 1959. Переносчики чумной инфекции в Монгольской Народной Республике. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XXII: 72—108.
- Заболотный Д. К. 1899. Эндемичные очаги чумы на земном шаре и причины ее распространения. Русский арх. патологии, клин. мед. и бактериол., VIII, 3: 242—250.
- Заболотный Д. К. 1912. Эндемичность чумы и пути ее распространения. Тр. 2-го совещ. по вопр. бактериол. и эпидемиол., М.: 5—6.

- Заболотный Д. К. 1926. Причины эндемичности чумы на юго-востоке СССР. В сб.: Чума на Юго-Востоке СССР и причины ее эндемичности, Изд. Гос. инст. эксперим. мед., Л.: VII—XXXVI.
- Залесский А. Н. 1962. Влияние системы земледелия на динамику численности и поведение краснощекого суслика в районе ветровой эрозии. Тр. Научно-иссл. инст. защиты растений Каз. ССР, VII: 529—572.
- Залесский И. М. и М. Д. Зверев. 1935. Бурундук. В сб.: Тонкопалый суслик, Соная-Полчок, Слепыш, Бурундук. Всесоюз. кооп. объедин. изд. М.—Л.: 80—102.
- Зарудный Н. А. 1897. Заметки по фауне млекопитающих Оренбургского края. Мат. к позн. фауны и флоры Российск. империи, отд. зоол., 3: 1—42.
- Зверев М. Д. 1927. Заметки по биологии сибирских грызунов. Изв. Сиб. краевой ст. защ. раст., 5, Новосибирск: 1—8.
- Зверев М. Д. 1928. Материалы по биологии краснощекого суслика. Защ. раст. от вредит., IV, 4/5: 609—617.
- Зверев М. Д. 1929. Биология суслика Эверсмanna и опыты по борьбе с ним отравленными приманками. Изв. Сиб. краевой ст. защ. раст. от вредит., 3 (6) Томск: 113—129.
- Зверев М. Д. 1930. Весенние наблюдения над краснощекиком сусликом и опыты по борьбе с ним приманками и хлорпикрином. Изв. Сиб. краев. станц. защ. раст. от вредит., 4 (7) в. зоол. 1, Новосибирск: 13—25.
- Зверев М. Д. 1935. Особенности размножения восточносибирских сусликов. Изв. Гос. противочумн. инст. Сибири и ДВК, II: 105—106.
- Зверев М. Д. 1936. Сибирские суслики. Изв. Гос. противочумн. инст. Сибири и ДВК, IV: 231—261.
- Зверезомб-Зубовский Е. В. 1925. Борьба с сусликами за допомогою сірчаного вуглецю, Киев. ст. защ. раст.: 1—16.
- Зильбер Л. А. 1945. Эпидемические энцефалиты. Медгиз, М.: 1—255.
- Зимина Р. П. 1953. Очерк экологии степного и серого сурков. Тр. Инст. геогр. АН СССР, Мат. по биогеогр. СССР, LIV (1): 351—382.
- Зубчанинова Е. В. 1962. О географической изменчивости бурундуков (*Eutamias sibiricus* Laxm.) СССР. Научн. докл. высш. шк., Биол. науки, 4: 41—45.
- Иваненко И. Д. 1938. К вопросу об изменениях в животном населении степи под влиянием агрокультуры. Зоол. журн., XVII, 5: 815—832.
- Иванов О. А. 1957. Материалы о подвижности и дневном ритме активности сусликов (*Citellus pygmaeus* Pall.) в Западном Казахстане в различные периоды их жизнедеятельности. Зоол. журн., XXXVI, 6: 922—932.
- Иванов О. А. и И. Я. Поляков. 1957. О внутривидовых отношениях у малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.). Журн. общ. биол., 18, 4: 312—320.
- Иванов Т. М. 1950. Тарбаган в верховьях р. Иркутка. Изв. Иркутск. гос. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., VIII: 123—127.
- Иванова-Гобзем П. С. 1935. К вопросу о кокцидиях домашних и диких животных северного Казахстана. Тр. Сов. по изуч. произв. сил, сер. Казахск., 4: 243—262.
- Имшенецкий С. Б. 1960. Некоторые данные по акклиматизации и экологии алтайского сурка в Дагестане. Тр. Моск. ветер. акад., XXVII: 77—87.
- Иоффе И. Г. 1941. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. Орджоникидзевское краев. изд., Пятигорск: 1—116.
- Иоффе И. Г. 1949. *Aphaniptera* Киргизии. В сб.: Эктопаразиты, фауна, экология и эпидемиологическое значение, Изд. АМН СССР, 1, [М.]: 1—212.
- Иоффе И. Г., Н. П. Наумов, С. С. Фолитарек и Ф. И. Абрамов. 1951. Высокогорный природный очаг чумы в Киргизии. В сб.: Природная очаговость трансмиссивных болезней в Казахстане, 1, Изд. АН Каз. ССР, Алма-Ата: 173—324.
- Исмагилов М. И. 1952. Характеристика популяции суслика песчаника на острове Барса-Кельмес. Зоол. журн., XXXI, 6: 932—939.
- Исмагилов М. И. 1953а. Некоторые данные о врагах и паразитах суслика-песчаника (*Citellus maximus* Pall.) на острове Барса-Кельмес. Изв. АН Каз. ССР, 125, 8: 11—17.
- Исмагилов М. И. 1953б. Материалы по размножению суслика-песчаника на острове Барса-Кельмес. Тр. Инст. зоол. АН Каз. ССР, 2: 121—141.
- Исмагилов М. И. 1955а. О спячке суслика-песчаника (*Citellus maximus* Pall.) на острове Барса-Кельмес. Зоол. журн., XXXIV, 2: 454—459.
- Исмагилов М. И. 1955б. Суслик-песчаник и способы его добывания. Зоол. наука сельск. хозяйству, 6, Изд. АН Каз. ССР, Алма-Ата: 1—56.
- Исмагилов М. И. 1956. Материалы по экологии тяньшанского сурка (*Marmota bobac centralis* Thom.). Зоол. журн., XXXV, 6: 908—915.

- Исмагилов М. И. 1959. Половой и возрастной состав популяции и географическая изменчивость среднего суслика (*Citellus intermedius* Br.). Зоол. журн., XXXVIII, 7: 1081—1088.
- Исмагилов М. И. 1961а. О типах поселения степного сурка и влияние его на растительность районов освоения целинных земель в Казахстане. Зоол. журн., XL, 6: 905—913.
- Исмагилов М. И. 1961б. Экология грызунов Бетпак-Далы и Южного Прибалхашья. Изд. АН Каз. ССР, Алма-Ата: 1—367.
- Казанский К. А. 1932. Забайкальский суслик Эверсмана (*Citellus evermanni transbaicalicus* Obol.) и опыты борьбы с ним в Бурят-Монгольской республике Восточно-Сибирского края. ОГИЗ, М.—Иркутск: 1—48.
- Казанцева А. Л. и В. И. Горохов. 1934. Туляремийная эпизоотия среди сусликов, мышей и степных пеструшек. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., XII, 3: 213—218.
- Кайзер Г. А. 1939. Экология длиннохвостого сурка *Marmota caudata* Geoffr. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., XVIII, 1—2: 168—195; 3—4: 359—402.
- Калабухов Н. И. 1929а. Летняя спячка сусликов (*Citellus pygmaeus* Pall. и *C. fulvus* Licht.). Тр. Лабор. эксп. биол. Московск. зоопарка, V: 163—176.
- Калабухов Н. И. 1929б. Расселение сусликов (*Citellus pygmaeus* Pall.) как причина чумной эпизоотии. Изв. Гос. микробиол. инст., 9, Ростов-на-Дону: 1—7.
- Калабухов Н. И. 1931. Плотность заселения сусликами чумных районов Северо-Кавказского края и возможность сплошной очистки от сусликов. Тр. по защ. раст., сер. IV, 2: 65—86.
- Калабухов Н. И. 1933. Кольцевание сусликов (*Citellus pygmaeus* Pall.) при изучении продолжительности их жизни в природе. Уч. зап. Моск. гос. унив., 1: 1—6.
- Калабухов Н. И. 1936. Спячка животных. 1-е изд. Биомедгиз, М.—Л.: 1—207.
- Калабухов Н. И. 1939. Некоторые экологические особенности близких видов грызунов. Вopr. экологии и биоценологии, 7: 92—112.
- Калабухов Н. И. 1946. Применение фосфористого цинка в борьбе с грызунами. Журн. фармакол. и токсикология, IX, 2: 53—56.
- Калабухов Н. И. 1949. Значение грызунов как фактора очаговости некоторых инфекций. Зоол. журн., XXVIII, 5: 389—406.
- Калабухов Н. И. 1951. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных. Изд. «Сов. наука», М.: 1—177.
- Калабухов Н. И. 1952. К вопросу о роли различных рецепторов в поисках пищи у грызунов. Зоол. журн., XXXI, 4: 564—570.
- Калабухов Н. И. 1956. Спячка животных. 3-е изд. Изд. Харьк. гос. унив.: 1—268.
- Калабухов Н. И. 1957. Выступление на научной конференции по вопросу о кратности обработок земель от сусликов с целью ликвидации эпизоотии чумы в очаге северо-западного Прикаспия. Тр. Ростовск.-на-Дону гос. научно-иссл. противочумн. инст., XIII: 135—139.
- Калабухов Н. И. 1959. Сезонные изменения в организме грызунов, не впадающих в спячку и их значение для колебаний чувствительности к инфекции. В сб.: Природная очаг. и эпид. особо опасных инфекц. заболеваний, изд. Инст. «Микроб», Саратов: 372—386.
- Калабухов Н. И. 1961. К вопросу о структуре и динамике природных очагов чумы. Журн. микробиол., эпидемиол. и иммунобиол., 5: 81—85.
- Калабухов Н. И. 1962. Сезонные закономерности возникновения, развития и угасания эпизоотий в популяциях грызунов. Зоол. журн., XLI, 9: 1281—1296.
- Калабухов Н. И., О. Н. Бочарников, А. М. Коннова, И. З. Клименченко, А. А. Лисицын и др. 1953. Итоги производственного применения овса с фосфидом цинка в борьбе с малым сусликом (*Citellus pygmaeus* Pall.) в условиях «черных земель». Сб. научн. работ Приволжск. противозпид. ст., 1, изд. газеты «Волга», Астрахань: 5—50.
- Калабухов Н. И., П. А. Калиман, Е. С. Михеева, В. И. Мумрий, А. А. Свистельникова и др., 1950. Изучение поедаемости малым сусликом разных приманок с различными ядами и эффективность этого способа борьбы с сусликами. Ростовск. обл. изд., Ростов-на-Дону: 1—19.
- Калабухов Н. И., Г. А. Кондрашкин, К. Т. Крылова, И. М. Мамонтов, И. М. Семенов и Б. К. Фенюк. 1957. Широкая апробация приманочного метода истребления малого суслика. I. Теоретические основы, задачи и организационные формы работы (1953—1954 гг.). В сб.: Грызуны и борьба с ними, V, изд. Инст. «Микроб», Саратов: 190—213.

- Калабухов Н. И., М. И. Крючков, Н. Я. Мокроусов, В. А. Пряхин и Ю. Ф. Тимофеев. 1955. Сезонные изменения распределения и численности грызунов на Беровском бугре в ильменной подзоне правобережья Волги. Сб. Тр. Астраханск. противочумн. ст., 6: 245—288.
- Калабухов Н. И. и В. В. Раевский. 1930. Млекопитающие Донецкого округа Северо-Кавказского края. Изв. Сев.-Кавк. краев. ст. защ. раст., 5: 129—148.
- Калабухов Н. И. и В. В. Раевский. 1934. Цикл жизни малого суслика и закономерности в развитии чумной эпизоотии. I. Физиологические изменения в организме сусликов в разные периоды цикла жизни. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., XII, 3: 223—233.
- Калабухов Н. И. и В. В. Раевский. 1935. Изучение передвижения сусликов в степных районах Северного Кавказа методом кольцевания. Вопр. экологии и биоценологии. 2: 170—195.
- Калабухов Н. И. и В. В. Раевский. 1936. Цикл жизни малого суслика и закономерности в развитии чумной эпизоотии. IV. Экологические особенности малого суслика в разные периоды годового цикла жизни. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., XV, 1: 109—130.
- Каменский А. Ф. 1949. Опыт зоогеографической характеристики энтомофауны Северного Казахстана. Тр. Наурзумск. гос. заповедн., 2, М.: 269—313.
- Камнев П. И. 1957а. К вопросу о природной очаговости чумы на юго-западе Северо-Восточного Китая, в районах интенсивного земледелия. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XV: 57—77.
- Камнев П. И. 1957б. Фауна грызунов долины реки Ляохе (Северо-Восточный Китай) и экологические особенности некоторых видов. В сб.: Грызуны и борьба с ними, 5, изд. Инст. «Микроб», Саратов: 398—413.
- Капитонов В. И. 1957. О взаимоотношениях некоторых хищных птиц и сурков в тундрах Восточной Якутии. Зоол. журн., XXXVI, 8: 1228—1232.
- Капитонов В. И. 1959. Черношапочный сурок. (Биология и промысел). Охота и охотничье хоз., 5: 24—26.
- Капитонов В. И. 1960а. Очерк биологии черношапочного сурка. Зоол. журн., XXXIX, 3: 448—457.
- Капитонов В. И. 1960б. Паразиты черношапочного сурка. Зоол. журн., XXXIX, 9: 1435—1437.
- Капитонов В. И. 1960в. Распространение черношапочного сурка. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., Отд. биол., XV, 5: 5—15.
- Капитонов В. И. 1961. О значении животных кормов и воды в жизни черношапочного сурка Хараулахских гор. Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., 7: 267—272.
- Капитонов В. И. 1963. Экология черношапочного сурка и перспективы его хозяйственного использования. Автореф. канд. дисс. Алма-Ата: 1—23.
- Каплин А. А. 1960. Пушнина СССР. Внешторгиздат, М.: 1—458.
- Каплин А. А. 1962. Советская пушнина. Внешторгиздат, М.: 1—508.
- Карулин Б. Е. 1961а. О влиянии подъема целины на сурков в Северном Казахстане. Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., 7: 329—332.
- Карулин Б. Е. 1961б. Теплокровные животные и их роль в природных очагах лихорадки Ку Туркмении и Казахстана. Авторефер. канд. дисс. Акад. Мед. наук СССР, М.: 1—48.
- Карулин Б. Е. и Е. В. Карасева. 1960. Влияние распашки целины на характер распространения степного сурка в Северном Казахстане. В кн.: Материалы к конференции по вопросам зоогеографии суши. Тезисы докл. Алма-Ата: 57—58.
- Карулин Б. Е. и А. А. Пчелкина. 1961. Некоторые особенности эпизоотий лихорадки Ку в популяциях млекопитающих. Первое Всесоюз. совещ. по млекопитающим. Тезисы докл., III: 48—50.
- Кашкаров Д. Н. 1925. Заметки о фауне позвоночных Чимгана. Изв. Туркест. отд. Русск. геогр. общ., XVII: 45—53.
- Кашкаров Д. Н., А. Коровин и В. Курбатов. 1923. Грызуны Западного Тянь-Шаня. Тр. Туркест. научн. общ., I, Ташкент: 175—220.
- Кашкаров Д. Н. и Л. Лейн-Соколова. 1927. Экологические наблюдения над туркестанским желтым сурком (*Cynomys fulvus oxianus* Thomas). Изд. Узб. опытн. ст. защ. раст., Ташкент: 1—20.
- Кизилов В. А. 1959. Численность и особенности распределения длиннохвостых сурков в Алае. Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., 5: 213—221.
- Кизилов В. А. 1961. К вопросу о размножении красных сурков. Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., 7: 253—259.
- Кизилов В. А. и Н. И. Семенова. 1961. Упитанность красных сурков. Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., 7: 261—265.

- Кириков С. В. 1959. Изменения животного мира в природных зонах СССР. В сб.: Степная зона и лесостепь, Изд. АН СССР, М.: 53—56.
- Кирис И. Д. 1934. Экология среднеобской белки. В сб.: Экология белки, КОИЗ, М.—Л.: 97—127.
- Кирис И. Д. 1940. Биология бурундука. Сов. охотник, 3: 32—41.
- Кирис И. Д. 1941. Динамика численности белки и прогнозы ее «урожаев». Эколог. конф. по проблеме «Массовое размножение животных и их прогноз». Тезисы докл., 2, изд. АН УССР, Киев: 17—20.
- Кирис И. Д. 1947. Закономерности и причины изменения численности белки в СССР. Тр. Всесоюзн. научно-иссл. инст. охотн. пром. Мин. заг. СССР, VII: 30—65.
- Кирис И. Д. 1953. К теории численности промысловых зверей и прогнозов их «урожая». Тр. Всесоюзн. научно-иссл. инст. охотн. пром. (ВНИО), XII: 5—47.
- Кирис И. Д. 1956. Миграции белки в СССР, 1. Тр. Всесоюзн. научн.-иссл. инст. охотн. пром. (ВНИО), XVI: 3—41.
- Кирис И. Д. 1958. Миграции белки в СССР, 2. Тр. Всесоюзн. научн.-иссл. инст. охотн. пром. (ВНИО), XVII: 21—69.
- Кирис И. Д. 1962. Численность белки и мероприятия по увеличению ее запасов и промысла. Тр. Всесоюзн. научно-иссл. инст. охотн. пром. (ВНИО), XIX: 3—153.
- Классовский Л. Н., Е. А. Шварц и Э. Л. Берендяева. 1958. К вопросу о течении эпизоотии чумы в популяции красных сурков. Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., 4: 75—79.
- Климченко И. З. 1960. Влияние сельскохозяйственной деятельности человека на численность сусликов в некоторых районах Ростовской области и Калмыцкой АССР. Тр. Ростовск.-на-Дону гос. научно-иссл. противочумн. инст., XVII: 39—47.
- Коблов Г. А. 1941. Мощность мелкозема как фактор, влияющий на распределение грызунов в горных условиях. Природа, 3: 86—88.
- Колесников И. И. 1953а. Грызуны. Фауна Узбекской ССР, 3, 5, Изд. АН Узб. ССР, Ташкент: 1—137.
- Колесников И. И. 1953б. К вопросу акклиматизации сурка в заповеднике Гуралаш. Тр. Инст. зоол. и паразитол. АН Узб. ССР, 2: 38—56.
- Колосов А. М. 1939. Звери Юго-Восточного Алтая и смежной области Монголии. Уч. зап. Моск. гос. унив., 20: 123—190.
- Корелов М. Н. 1956. Фауна позвоночных Бостандыкского района. В сб.: Природа и хозяйственные условия горной части Бостандыка, Изд. АН Каз. ССР, Алма-Ата: 259—325.
- Корелов М. Н. 1957. Зоогеографические особенности Джунгарского Ала-Тау. В сб.: Мат. к совещ. по вопр. зоогеогр. суши. Тезисы докл. Львов: 56—57.
- Корзинкина Е. М. 1935. Биология и экология сурка и сурочий промысел в Коп-Агачском аймаке (Ойротия). В сб.: Экология сурка и сурочий промысел. Внешторгиздат, М.—Л.: 30—62.
- Костин В. П. 1956. Материалы по фауне млекопитающих левобережья низовьев Аму-Дарьи и Устюрта и очерк распределения видов позвоночных животных. Тр. Инст. зоол. и паразитол. АН Узб. ССР, 8: 5—77.
- Крыльцов А. И. 1962. Топография лиськи грызунов и возможность использования ее в качестве таксономического признака. Тр. научно-иссл. инст. защ. раст., VII: 418—451.
- Кубанцев Б. С. 1955. Основные особенности распределения и динамики численности малого суслика в некоторых районах Западного Казахстана. Автореф. канд. дисс. Всесоюзн. научно-иссл. инст. защ. раст., Л.: 1—20.
- Кузнецов Б. А. 1928. Млекопитающие степной полосы южного Урала. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол., нов. сер., 37, 3—4: 250—311.
- Кузнецов Б. А. 1929. Грызуны Восточного Забайкалья. Изв. Ассос. научно-иссл. инст. при физ.-мат. фак. Моск. гос. унив., II, 1: 59—106.
- Кузякин А. П., Д. С. Резинко и Н. И. Макаров. 1955. Приманочный метод борьбы с малым сусликом и другими грызунами, вредными в сельском хозяйстве. В сб.: Грызуны и борьба с ними, в. IV, изд. Инст. «Микроб», Саратов: 124—145.
- Кулькова Н. А. 1961. Распространение и численность красного сурка в Тянь-Шанской области. Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., 7: 377—378.
- Курапова М. В. и П. Н. Степанов. 1940. Акклиматизация алтайских белок (*Sciurus vulgaris altaicus* Ser.) в Тебердинском заповеднике. Научно-метод. записки, VI, изд. главн. упр. по заповедн., зоопаркам и зоосадам, М.: 104—115.
- Курдюков К. В. 1962. Схема расчленения четвертичных (антропогенных) отложений Северной Киргизии. Докл. АН СССР, 142, 1: 159—162.

- Кучерук В. В. 1945. Значение различных млекопитающих в чумных эпизоотиях и в возникновении людских заболеваний в Монгольско-Забайкальском эндемичном очаге. Зоол. журн., XXIV, 5 : 309—320.
- Кучерук В. В. 1959. Опыт классификации природных очагов чумы внеарктической Евразии. Сообщ. I. Принципы типологии и классификации природных очагов инфекций. Мед. паразитол. и паразитарн. бол., 28, 6 : 658—667.
- Кучерук В. В. 1960. Млекопитающие степей Палеарктики, природные очаги чумы в степи и некоторые теоретические вопросы природной очаговости этой инфекции. Автореф. докт. дисс. Акад. Мед. наук, М. : 1—21.
- Кыдырбаев Х. 1958. Питание и вредоносность желтого суслика на юго-востоке Казахстана. Тр. Научно-иссл. инст. защ. раст. Акад. с.-х. наук Каз. ССР, IV, Уральск : 302—317.
- Кыдырбаев Х. 1959. Особенности размножения желтого суслика на восточной границе его ареала. Тр. Инст. зоол. АН Каз. ССР, 10 : 56—86.
- Лабутин Ю. В. 1958. Длиннохвостый суслик Верхоянья. Докл. на VIII научной сессии Якутск. фил. АН СССР. Ботаника, Почвоведение, Зоология, Зоотехния. Якутск. книж. изд. : 135—147.
- Лавренко Е. М. и А. А. Юнатов. 1952. Залежный режим в степях как результат воздействия полевки Брандта на степной травостой и почву. Бот. журн., 37, 2 : 128—138.
- Лавров Н. П. 1946. Аклиматизация и реакклиматизация пушных зверей в СССР. Заготиздат, М. : 1—218.
- Лавровский А. А. 1957. Особенности распространения малого суслика в Дагестане в связи с историей ландшафтов сулако-терской равнины. В сб.: Грызуны и борьба с ними, V, изд. Инст. «Микроб», Саратов : 99—114.
- Лавровский А. А. и И. М. Колесников. 1956. Материалы к познанию грызунов Дагестанской ССР. Тр. Научно-иссл. противочумн. инст. Кавказа и Закавказья, 1 : 277—353.
- Лавровский А. А. и Я. Ф. Шатас. 1948. Причины колебаний плодовитости малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.). В сб.: Фауна и экология грызунов, 3, Изд. Моск. общ. исп. прир., М. : 191—202.
- Лавровский А. А. и Я. Ф. Шатас. 1956. Горноазиатский сурок в Дагестане. Зоол. журн., XXXV, 8 : 1254—1259.
- Лаптев И. П. и Б. С. Юдин. 1952. Сурок Томской области и его охрана. Тр. Томск. гос. унив., 118 : 107—130.
- Ларин С. А. 1953. Белка-телеутка в Крыму. Тр. Моск. пушно-мехового инст., 4 : 65—85.
- Ларпонов П. Д. 1943. Экологические наблюдения над якутским длиннохвостым сусликом (*Citellus evermanni jacutensis* Brandt). Зоол. журн., XXII, 4 : 234—246.
- Левшин А. 1832. Описание Киргиз-казачьих или Киргиз-кайсацких орд и степей, I, СПб : 136 [Сурок].
- Леонтьев А. Н. 1958. К размножению длиннохвостого суслика. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XIX : 123—128.
- Леонтьев А. Н. и Л. М. Воротникова. 1957. Определение возраста длиннохвостого суслика. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XVI : 60—68.
- Летов Г. С. 1944. Материалы по биологии размножения тарбагана (*Marmota sibirica* R.). Изв. Иркутск. гос. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., V : 216—233.
- Летов Г. С. 1950а. Материалы к изучению промысла сурка в Монголии в связи с чумой. Тр. Ростовск.-на-Дону гос. научно-иссл. противочумн. инст., XIV : 83—98.
- Летов Г. С. 1950б. Строение жилищ тарбагана. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., VIII : 46—63.
- Летов Г. С. и Е. Я. Усова. 1959. Промысловая вспышка чумы в местности Урт-Голын-Улан-Киса. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XX : 111—115.
- Лешкович Л. И. 1950. Наблюдения за спячкой тарбагана. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., VIII : 88—101.
- Липаев В. М. и П. П. Тарасов. 1952. Материалы по питанию хищных птиц в Юго-Восточном Забайкалье по данным анализа погадок. Изв. Иркутск. Гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., X : 103—110.
- Максимов А. А. 1960. Природные очаги туляремии в СССР. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—291.
- Мамонтов И. М. 1932. Итоги опытов по применению самолетов в борьбе с сусликом. Бюлл. VII Всесоюзн. съезда по защ. раст., 6 : 16—19.

- Мамонтов И. М. 1946. Влияние некоторых видов агротехники на численность малого суслика. В сб.: Грызуны и борьба с ними, II, изд. Инст. «Микроб», Саратов: 149—164.
- Мартыно В. Э. 1915. Серый суслик (материалы по систематике и биологии вида). Изв. Моск. с/х. инст., год 21, кн. 3: 28—54.
- Мартынов Н. М. 1957. К вопросу об обитании сурка (*Marmota bobac* Müll.) в Нижнем Поволжье. В сб.: Грызуны и борьба с ними, V, изд. Инст. «Микроб», Саратов: 462—464.
- Мейер М. Н. 1956. Критерии возраста малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) и их использование в экологических исследованиях. Автореф. канд. дисс. Всесоюз. научно-иссл. инст. защ. раст., Л.: 1—19.
- Мейер М. Н. 1957. О возрастной изменчивости малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.). Зоол. журн., XXXVI, 9: 1393—1402.
- Мекленбурцев Р. Н. 1937. Материалы по млекопитающим и птицам Памира. Тр. Среднеаз. гос. унив., сер. VIIa, в. зоол., 22: 3—40.
- Мекленбурцев Р. Н. 1958. Материалы по наземным позвоночным бассейна реки Кашка-Дарья. Изд. Среднеаз. гос. унив., Ташкент: 1—141.
- Мершалова А. Ф. 1952. Малый суслик как вредитель насаждений дуба на юго-востоке европейской части СССР и меры борьбы с ним. Канд. дисс. Всесоюз. научно-иссл. инст. защ. раст., Л.: 1—147.
- Мечников И. И. 1908. Успехи учения об иммунитете при инфекционных болезнях за последнее десятилетие с обращением особого внимания на целлюлярную теорию. Арх. вет. наук, 10: 979—1020.
- Мигулин А. А. 1924. Млекопитающие Харьковской губернии. Природа и охота на Украине, 1—2: 1—25.
- Мигулин А. А. 1927. Крапчатые суслики Украины. Тр. Харьковск. общ. испыт. природы, L, 2: 45—48.
- Мигулин О. О. 1938. Звірі УРСР (Матеріали до фауни), Видавн. АН УРСР, Київ: 354—375 [*Citellus* и *Marmota*].
- Милютин Н. Г. 1941. Материалы по экологии байбака. Зоол. журн., XX, 4—5: 654—658.
- Минин Н. В. 1938. Эколого-географический очерк грызунов Средней Азии. Изд. Лен. гос. унив.,: 1—184.
- Мионов Н. П. 1945. Видовой состав и экологическое размещение грызунов Северо-Западного Прикаспия. Тр. Ростовск.-на-Дону гос. научно-иссл. противочумн. инст., IV: 77—93.
- Мионов Н. П. 1957. Опыт эпизоотологического районирования чумного очага Северо-Западного Прикаспия в пределах Волго-Донского водораздела. Тр. Ростовск.-на-Дону гос. научно-иссл. противочумн. инст., XII: 51—69.
- Мионов Н. П. 1959. К вопросу о палеогенезе и истории природного чумного очага Северо-Западного Прикаспия. В сб.: Природная очаг. и эпидемиол. особо опасных инфекц. заболеваний, изд. Инст. «Микроб», Саратов: 40—52.
- Мионов Н. П. 1961. К вопросу об эволюции и природной очаговости бруцеллеза. Журн. микробиол., эпидемия и имуннобиол., 12: 60—65.
- Мионов Н. П., А. Н. Павлов, Ф. А. Пушница и П. И. Ширанович. 1952. Изменение границ ареала малого суслика в донских и ставропольских степях. Зоол. журн., XXXI, 5: 752—760.
- Мионов Н. П., И. С. Тинкер, П. И. Ширанович и А. К. Шишкин. 1959. Закономерности энзоотии чумы в очаге Северо-Западного Прикаспия. В сб.: Природн. очаг. и эпидемиол. особо опасных инфекц. заболеваний, изд. Инст. «Микроб», Саратов: 54—64.
- Михальченко И. А. 1953. К вопросу о стадиях обитания малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.). Уч. зап. Лен. гос. пед. инст. им. Герцена, 91: 93—99.
- Михель Н. М. 1938. Промысловые звери северо-восточной Якутии. Тр. Научно-иссл. инст. полярн. земледелия, животнов. и промыслов. хозяйства, Главсевморпуть, М.—Л.: 1—94.
- Мокеева Т. М. и М. Н. Мейер. 1963. Грызуны — вредители зерновых культур и пастбищ Тувинской АССР. Защ. раст. от вредит. и болезн., 1: 26—27.
- Мокеева Т. М. и Е. Д. Схолль. 1958. Особенности питания малого суслика на Украине и в западном Казахстане. Тр. Всесоюз. научно-иссл. инст. защ. раст., 12: 51—73.
- Московский А. А. 1957. К питанию даурского суслика. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XVI: 56—59.
- Найден П. Е., А. В. Попов и В. И. Агунькин. 1955. Опыт применения авто-сеялки в борьбе с малым сусликом. В сб.: Грызуны и борьба с ними, IV, изд. Инст. «Микроб», Саратов: 173—179.

- Найден П. Е., А. В. Попов и М. Н. Рыжкова. 1955. Опыт оценки фторацетата бария как яда для приманочной борьбы с сусликами и песчанками. В сб.: Грызуны и борьба с ними, IV, изд. Инст. «Микроб», Саратов: 146—156.
- Наумов Н. П. 1930. Материалы к познанию «урожая» белки. Тр. Центр. лесн. опыт. станции, 14: 103—120.
- Наумов Н. П. 1934. Периодичность в колебаниях численности обыкновенной белки. В сб.: Экология белки, КОИЗ, М.—Л.: 25—51.
- Наумов Н. П. 1935. Определение возраста малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.). Журн. Защ. раст., 7: 90—98.
- Наумов Н. П. 1936. Определение возраста малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.). Журн. Защ. раст., 11: 131—134.
- Наумов Н. П. 1954. Некоторые итоги мечения (кольцевания) наземных млекопитающих в связи с изучением их внутривидовых связей. III эколог. конфер., тезисы докл., III, изд. Киевск. гос. унив.: 117—120.
- Наумов Н. П. 1956. Мечение млекопитающих и изучение их внутривидовых связей. Зоол. журн., XXXV, 1: 3—15.
- Наумов С. П. и Е. П. Спангенберг. 1929. Результаты промыслово-биологического обследования песчаного суслика в северных Кызыл-Кумах и в Аральских Кара-Кумах. Тр. Общ. изуч. Казахстана, отд. естествозн. и геогр., X: 105—141.
- Некипелов Н. В. 1950. Очерк биологии тарбагана. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., VIII: 27—45.
- Некипелов Н. В. 1952. Сезонная подвижность и контакт забайкальских грызунов. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., X: 26—44.
- Некипелов Н. В. 1957а. Климат юго-восточного Забайкалья и исторический обзор чумных эпизоотий на фоне климатических изменений. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XV: 19—56.
- Некипелов Н. В. 1957б. Численность сурков в юго-восточном Забайкалье. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XVI: 3—31.
- Некипелов Н. В. 1959а. Грызуны — носители чумы в Монгольской Народной Республике. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XXII: 17—71.
- Некипелов Н. В. 1959б. Эпизоотология чумы в Монгольской Народной Республике. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XXII: 108—243.
- Некипелов Н. В. и А. А. Горшкова. 1952. Особенности питания тарбагана. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., X: 116—121.
- Некипелов Н. В. и Б. И. Пешков. 1958. Наблюдения над слячкой некоторых млекопитающих. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XIX: 38—49.
- Никифорова К. С. 1937. О биологии и вредности сусликов Башкирской АССР. Журн. Защ. раст., 14: 79—84.
- Никольский А. М. 1889. Остров Сахалин и его фауна Позвоночных животных. Изд. имп. Акад. наук, СПб.: 125—126 [Бурундук].
- Повиков Г. А. 1956. Хищные млекопитающие фауны СССР. Определители по фауне СССР, издав. Зоол. инст. АН СССР, 62, Изд. АН СССР, М.—Л.: 1—294.
- Пургельдыев О. Н. 1956. К экологии желтого суслика (*Citellus fulvus oxiarius* Thomas) в Туркмении. Тр. Инст. биол. АН Туркм. ССР, IV: 58—65.
- Шурмов Т. Н. и П. Ф. Савинов. 1963. Экспедиционные работы Отдела палеобиологии и Музея природы Института зоологии АН Каз. ССР за 1961—1962 гг. Мат. по истории флоры и фауны Казахстана, IV. Изд. АН Каз. ССР, Алма-Ата: 260—261.
- (Оболенский С. И.) Obolensky S. 1927. A preliminary review of the palaearctic sousliks (*Citellus* and *Spermophilopsis*). Докл. АН СССР, 12: 188—193.
- Оболенский С. И. 1931. Современное состояние знаний о сусликах СССР. Тр. по защ. раст., IV, 1: 65—72.
- Оболенский С. И. 1950. Влияние травопольной системы земледелия на фауну. Животный мир СССР, III. Изд. АН СССР, М.—Л.: 567—585.
- Огнев С. И. Грызуны Северного Кавказа. Гос. изд. Юго-Вост. отд., Ростов-на-Дону: 1—61.
- Огнев С. И. 1926. Млекопитающие Северо-Восточной Сибири. Изд. «Книжн. дело», Владивосток: 1—200.
- Огнев С. И. 1940. Подсемейство *Marmotinae*. Бурундуки, суслики, сурки. В кн.: Звери СССР и прилегающих стран, IV. Изд. АН СССР, М.—Л.: 454—493.

- Огнев С. И. 1947. Отряд пятый. *Glires* Linnaeus (*Rodentia* Vicq.d' Azyg). Грызуны. Р. р. *Citellus* и *Marmota*. В кн.: Звери СССР и прилежащих стран, V. Изд. АН СССР, М.—Л.: 1—329.
- Огнев С. И. и К. А. Воробьев. 1923. Фауна наземных позвоночных Воронежской губернии. Изд. Наркомзема «Новая деревня», М.: 153—166 [*Citellus* и *Marmota*].
- Олсуфьев Н. Г. и Т. П. Дунаева 1960. Эпизоотология (природная очаговость) туляремии. В сб.: Туляремия, Медгиз, М.: 136—206.
- Орлов Е. И. 1929. Желтый суслик. Мат. к позн. фауны Нижнего Поволжья, в. IV, изд. отд. примен. НИЛОВ, Саратов: 3—12.
- Орлов Е. И. и Б. К. Фенюк. 1927. Материалы к познанию фауны наземных позвоночных приморской полосы Калмыцкой области. Мат. к позн. фауны Нижн. Поволжья, 1, изд. отд. примен. НИЛОВ, Саратов: 3—12.
- Орлова А. Ф. 1955. Влияние засушливого лета на срок размножения малого суслика. Докл. АН СССР, 105, 6: 1368—1370.
- Орлова А. Ф. 1959а. Исследование полового цикла Кавказского горного суслика. Уч. зап. Лен. гос. пед. инст. им. Герцена, 176: 13—27.
- Орлова А. Ф. 1959б. Некоторые особенности жизненного цикла горной формы малого суслика (*Citellus pygmaeus musicus* Men.) по сравнению с равнинной формой (*Citellus pygmaeus pygmaeus* Pall.). Совещ. по эколог. физиологии, Тезисы докл. II, Изд. АН СССР, М.—Л.: 78—79.
- Павлов Е. И. 1934. Степные грызуны и их естественные вредители забайкальского эндемичного очага чумы, их биология и роль в распространении чумы. Изв. Иркутск. гос. противочумн. инст. Сибири и Дальне-Восточн. края, I: 101—131.
- Павлова Е. А. 1951. Суслик. Библ. промысл. охотника, Заготиздат, М.: 1—79.
- Павловский Е. Н. 1931. Значение сусликов в эпидемиологии и паразитологии. Тр. по защ. раст., IV, 1: 73—84.
- Павловский Е. Н. 1939. О природной очаговости инфекционных и паразитарных болезней. Вестн. АН СССР, 10: 98—108.
- Павловский Е. Н. 1946. Основы учения о природной очаговости трансмиссивных болезней человека. Журн. общ. биол., VII, 1: 3—33.
- Павловский Е. Н. 1955. Состояние учения о природной очаговости болезней человека. В сб.: Природная очаговость болезней человека и краев. эпидемиол., Медгиз, Л.: 17—26.
- Павловский Е. Н. 1960. Современное состояние учения о природной очаговости болезней человека. В кн.: Природно-очаговые болезни человека. Медгиз, М.: 6—40.
- Павловский Е. Н. 1961. Биологические подходы к изучению структуры и географического распространения природно-очаговых болезней. Журн. общ. биол., XXII, 5: 333—334.
- Пакиж В. И. 1958. Распространение европейского суслика в Молдавской ССР и некоторые данные по его экологии. Зоол. журн., XXXVII, 1: 105—119.
- Пегельман С. Г. 1955. Стациональное распределение и вредная деятельность малого суслика на Украине. Зоол. журн., XXXIV, 5: 1153—1161.
- Петрищева П. А. 1955. Эпидемиологическое значение территорий на стыках ландшафтов. В сб.: Природная очаговость болезней человека и краев. эпидемиол., Медгиз, Л.: 36—49.
- Петров Б. М. 1959. Экология и практическое значение реликтового суслика в западной части Чаткальского хребта. Узбекск. биол. журн., 5: 75—78.
- Петров Б. М. 1960. К экологии сурка Мензбира. Узбекск. биол. журн., 3: 42—47.
- Петров Б. М. 1961. К систематике и возрастной изменчивости сурка Мензбира. Зоол. журн., XL, 1: 93—105.
- Петров Б. М. 1963. Ареал сурка Мензбира и западная граница распространения длиннохвостого сурка в северном Тянь-Шане. Новый подвид сурка Мензбира. Зоол. журн., XLII, 5: 743—751.
- Петровский Ю. Т. 1959. Опыт изучения суточной активности крапчатого суслика (*Citellus suslicus* Güld.) при помощи актографа. Зоол. журн., XXXVIII, 9: 1413—1418.
- Петровский Ю. Т. 1960. Биологические особенности крапчатого суслика в Белоруссии. Автореф. канд. дисс. Инст. биол. АН Белорусск. ССР, Минск: 1—18.
- Петровский Ю. Т. 1961. Особенности экологии крапчатого суслика в Белоруссии. Зоол. журн., XL, 5: 736—748.
- Петухов М. Г. и Б. И. Пешков. 1958. Дополнительные данные по питанию даурского суслика. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XIX: 101—104.

- Пешков Б. И. 1957. Данные по численности и питанию пернатых хищников юго-восточного Забайкалья. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XVI: 143—153.
- Підоплічко І. Г. 1929. До вивчення копальних гризунів України. Українск. мисливець та рибалка, 1: 22—24.
- Підоплічко І. Г. 1930. Гризуни та хижаки з розкопів у с. Журавці, Прилуцкої округи. Антропологія, III: 133—147.
- Підоплічко І. Г. 1933. Півлітратинний байбак з заповідника чаплі. Четвертинний період, 6: 115—118.
- Підоплічко І. Г. 1934. Нахождение смешанной тундровой и степной фауны в четвертичных отложениях Новгород-Северского. Природа, 5: 80—82.
- Підоплічко І. Г. 1947. К вопросу о смешанной фауне Вестергэльна. Природа, 5: 68—70.
- Підоплічко І. Г. 1951. О ледниковом периоде, в. 2. Биологические и географические особенности европейских представителей четвертичной фауны. Сурки, крупные суслики, малые суслики. Изд. АН УССР, Киев: 95—111.
- Підоплічко І. Г. 1954. О ледниковом периоде, 3. История четвертичной фауны Европейской части СССР. Изд. АН УССР, Киев: 1—218.
- Підоплічко І. Г. 1956. Матеріали до вивчення минулих фаун УРСР, Вид. АН УРСР, 2: 1—233.
- Плятер-Плохоцкий К. А. 1932а. Бурундук и борьба с ним. ОГИЗ, Хабаровск: 1—32.
- Плятер-Плохоцкий К. А. 1932б. К изучению биологии бурундука в Тихоокеанском крае. Тр. по защ. раст., сер. IV, 2: 47—53.
- Плятер-Плохоцкий К. А. 1934. Материалы к монографии по *Citellus evermanni jacutensis* Brandt на Дальнем Востоке. Вестн. ДВ фил. АН СССР, 10: 103—118.
- Плятер-Плохоцкий К. А. 1936. Вредные и полезные млекопитающие в сельском хозяйстве ДВК. Дальгиз, Хабаровск: 1—158.
- Положенцев П. А. 1935. К фауне млекопитающих и гадов Бузулукского бора. Мат. по изуч. природы Средн. Поволжья, 1, Куйбышев: 77—91.
- Поляков И. Я. 1941. Экологические особенности малого и рыжеватого сусликов. Вестн. защ. раст., 1: 55—57.
- Поляков И. Я. 1956. Суслики и меры борьбы с ними. Сельхозиздат. М.: 1—54.
- Поляков И. Я. 1961. Вредные грызуны и борьба с ними. Сельхозиздат, Л.—М.: 1—262.
- Поляков И. Я., Т. С. Гладкина и Т. М. Мокеева. 1954. Механизированные приемы борьбы с малым сусликом зерновыми приманками. III эколог. конфер., Тезисы докл., 4, изд. Киевск. гос. унив.: 283—290.
- Попов А. В. и П. Е. Пайден. 1951. Изучение борьбы с малым сусликом приманками, отравленными фосфидом цинка. Тр. Инст. «Микроб», 1: 181—191.
- Попов В. А. 1960. Сурок. Млекопитающие Волжско-Камского края. Изд. Казанск. фил. АН СССР, Казань: 210—222.
- Попов Ю. Н. 1947. О современном оледенении северо-востока Азии в связи с проблемой древнего оледенения. Изв. Всесоюзн. геогр. общ., 79, 3: 280—283.
- Портенко Л. А. 1941. Фауна Анадырского края. ч. III. Млекопитающие. Тр. Научно-иссл. инст. полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Сер. Промыслов. хоз., 14: 1—108.
- Портенко Л. А., А. А. Кищинский и Ф. Б. Чернявский. 1963. Млекопитающие Корядского Нагорья. Тр. Камчатской комплексной экспедиции, Сиб. отд. АН СССР, Изд. АН СССР, М.—Л.: 79—103 [Наземные белычи].
- Потанин Г. Н. 1881. Очерки Северо-Западной Монголии. Результаты путешествия, в. 1. Дневник путешествия и материалы для физической географии и топографии С. З. Монголии, СПб.: 1—425.
- Прокопьев В. Н. 1958. Методика определения физиологического возраста самок *Oropsilla silantiewi* Wagn. и сезонные изменения возрастного состава блошиной популяции. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XVII: 91—108.
- Прокопьев В. Н. и Б. И. Пешков. 1960. Гнездо тарбагана как среда обитания его эктопаразитов. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XXIII: 239—249.
- Пятроускі Ю. Т. 1958. Распаусюджанне крапчататага суслика у Бялорусіі і гісторыя утварэння яго арэала. Весті АН Бялорусск. ССР, 1: 149—122.
- (Радде Г. И.) Radde G. 1862. Reisen im süden von Ost-Sibirien. Bd. I, Akad. Wiss., St. Petersburg. 146—170 [*Tamias*, *Spermophilus*, *Arctomys*].

- Райский А. П. 1951. Животный мир Чкаловской области. Очерки физической географии Чкаловской области. Чкаловск. изд.: 199—201 [Рыжеватый и Малый суслики, Сурок].
- Ралль Ю. М. 1939. Тепловые условия в норах и методика их изучения. Зоол. журн., XVIII, 1: 110—119.
- Ралль Ю. М. 1945а. Очерк экологии Иссык-Кульского реликтового суслика (*Citellus relictus* Kaschk.). Зоол. журн., XXIV, 6: 361—372.
- Ралль Ю. М. 1945б. Типы поселений и динамическая плотность сурков как факторы очаговости чумы в Центральном Тянь-Шане. Тр. Ростовск.-на-Дону гос. научно-иссл. противочумн. инст., IV: 94—103.
- Ралль Ю. М. 1958. Лекции по эпизоотологии чумы. Ставроп. книжн. изд.: 1—243.
- Ралль Ю. М. 1960. Грызуны и природные очаги чумы. Медгиз, М: 1—224.
- Ралль Ю. М., М. П. Демяшев и М. В. Шейкина. 1936. Периодические явления в биологии важнейших грызунов песчаной полупустыни. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., XV, 3—4: 380—406.
- Ралль Ю. М. и В. Н. Федоров. 1960. К проблеме физиологической оценки грызунов как носителей чумы и моногостальности ее природных очагов. Журн. микробиол., эпидемиол. и иммунобиол., 2: 29—35.
- Ралль Ю. М., А. А. Флегонтова и М. В. Шейкина. 1933. Заметки по биологии малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) в эндемичном и благополучном по чуме районах Зап. Казахстана. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол. XII, 2: 139—150.
- Ралль Ю. М. и И. И. Худяков. 1933. Распространение сусликов *Citellus pygmaeus* Pall. в песках Западного Казахстана. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., XII, 3: 189—198.
- Резинко Д. С. 1949. Опыт применения самолетов в борьбе с малым сусликом. В сб.: Рефераты научно-иссл. работ, VIII, Изд. Ростовск.-на-Дону гос. научн. инст. противочумн. инст.: 22—24.
- Ременцова М. М. 1955. Материалы по природной очаговости бруцеллеза в Казахстане. В сб.: Природная очаговость болезней человека и краев. эпидемиол., Медгиз, Л.: 157—166.
- Ременцова М. М. 1959. О дополнительных источниках бруцеллезной инфекции. В сб.: Природная очаг. и эпидем. особо опасных инфекц. заболеваний, изд. Инст. «Микроб», Саратов: 476—485.
- Репьев П. Г. 1954. Аклиматизация алтайского сурка в Дагестане. Тр. Моск. пушно-мехов. инст., 5: 25—36.
- Решетник Е. Г. 1948. Систематика і географичне поширення ховрахів (*Citellus*) в УРСР. Тр. Інст. зоол. АН УРСР, I: 84—113.
- Решетник Е. Г. 1964. Соучасні ареали сірого або малого *Citellus pygmaeus* Pall. і крапчастого *Citellus suslicus* Güld. ховрахів на лівобережжі України. Допов. АН УРСР, 1: 129—132.
- Розанов М. П. 1935. Маршрут зоологического отряда ТКЭ 1932 г. Общий очерк Памира. Млекопитающие Памира. Тр. Тадж. компл. эксп. АН 1932 г., XXXII: 4—60.
- Романов А. А. 1941. Пушные звери Лено-Хатангского края. Тр. Научно-иссл. инст. полярн. земледелия, животнов. и промыслов. хозяйства, в. 17, Главсевморпуть, М.—Л.: 1—140.
- Романовский И. Д. 1961. Материалы по зимним раскопкам нор тарбаганов в Западной Монголии. Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., 7: 305—308.
- Рубцов И. А. и Б. С. Виноградов. 1950. Влияние человека на животный мир степной зоны. Животный мир СССР, III, Изд. АН СССР, М.—Л.: 539—566.
- Руковский Н. Н. 1956. Современное распространение алтайской белки на Кавказе. Тр. Всесоюз. научно-иссл. инст. охотн. пром. (ВНИО), XVI: 175—180.
- Рябов В. Ф. 1961. Современное состояние степного сурка в районах освоения целинных земель. Первое Всесоюз. совещ. по млекопитающим. Тезисы докл. III: 87—89.
- Рябов Н. И. 1946. Материалы к биологии тарбагана в зимний период. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., VI: 184—203.
- Саенко Я. М. 1953. О распространении европейского суслика (*Citellus citellus* L.) в центральных районах Молдавии. Уч. зап. Кишиневск. гос. унив., VIII: 353—357.
- Салихбаев Х. С. 1956. Позвоночные животные защитных лесных насаждений Узбекистана. Тр. Инст. зоол. и паразитол. АН Узб. ССР, в. 8, Ташкент: 191—193.
- Самош В. М. 1958. Причины сокращения ареала байбака на Украине. Мат. совещ. по зоогеогр. суши, изд. Львовск. гос. унив.: 235—240.
- Самош В. М. 1960. Материалы до байбака на України. Прац. инст. зоол., 16: 23—30.

- Сатунин К. А. 1907. Млекопитающие северо-восточного Предкавказья по сбору экспедиции Кавказского музея летом 1906 г. Изв. Кавказск. музея, III, 2—3: 94—142.
- Сатунин К. А. 1909. О желтом суслике или карбыше (*Cynomys fulvus* Licht.) и его положение в системе. Изв. Кавказского музея, IV, 3: 175—193.
- Сахно И. И. 1949. К вопросу о питании байбака. Природа, 2: 63—64.
- Сватош З. Ф. 1926. Тарбаган. В сб.: Соболиный промысел на северо-восточном побережье Байкала. Мат. Баргузинской экспед. Г. Г. Доппельмайра 1914—1915 гг., Изд. Госплана БМАССР, Верхнеудинск—Л.: 172—176.
- Свириденко П. А. 1926. К систематике и биологии суслика нагорной Армении (*Citellus xanthopymnus* Benn. = *Citellus schmidti* Sat.). Уч. зап. Сев.-Кавк. инст. краеведения, I: 147—174.
- Свириденко П. А. 1927. Распространение сусликов в Северо-Кавказском крае и некоторые соображения о происхождении фауны предкавказских и калмыцких степей. Изв. Сев.-Кавк. краев. ст. зап. раст., 3: 123—171.
- Свириденко П. А. 1937. Суслики большого Кавказа *Citellus musicus* Menet. и происхождение горной степи. Зоол. журн., XVI, 3: 448—452.
- Северцов Н. А. 1873. Вертикальное и горизонтальное распределение туркестанских животных. Изв. Имп. общ. любит. естествозн. антропол. и этногр., VIII, 2: 81—82.
- Селезнева А. А. 1949. Суслики как резервуар инфекции при туляремии. Тр. Томск. инст. эпидемиол. и микробиол., IV: 49—50.
- Семенов Н. М. 1930. Некоторые данные к размножению крапчатого суслика (*Citellus suslica* Güld.). Журн. Опытн. агрономии Юго-Востока, 8, 1: 215—220.
- Семихатова С. Н. 1963. К вопросу о распространении сурка в Саратовской области. Совещ. по вопр. зоол. картограф. 11—15 марта 1963 г. Тезисы докл. Моск. общ. испыт. прир., Инст. геогр. АН СССР, М.: 37—38.
- Серебрянников М. К. 1926. Материалы по экологии и систематике грызунов Самарской губернии. Ежегодн. Зоол. муз. АН СССР, XXVII, 4: 337—346.
- Сержанин И. Н. 1961. Крапчатый суслик. Млекопитающие Белоруссии. Изд. АН Белорусск. ССР, Минск: 141—144.
- Силантьев А. 1898. Зоологические исследования на участках экспедиции лесного департамента 1894—1896 годов. СПб.: 12—18 [Сурок, Крапчатый суслик].
- Симашко Ю. 1851. Описание всех зверей, водящихся в империи Российской, с атласом в 138 таблиц. СПб.: 599—633 [Бурундук, Сурок, Суслики].
- Скалон В. Н. 1935. Некоторые материалы к фауне млекопитающих Витимо-Олекминского национального округа. Изв. гос. противочумн. инст. Сибири и ДВК, II: 118—156.
- Скалон В. Н. 1946. Краткий обзор распространения и образа жизни длиннохвостого суслика в Якутии. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол., LI, 4—5: 84—90.
- Скалон В. Н. 1950. Некоторые замечания по истории сурков. Изв. Иркутск. гос. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., VIII: 4—13.
- Скалон В. Н. и А. Г. Банников. 1950. Географическое распространение Сибирского тарбагана. Изв. Иркутск. гос. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., VIII: 14—26.
- Скалон В. Н. и П. П. Тарасов. 1946. К познанию причин и механизма чумной энзоотии в Монголии и Забайкалье. Уч. зап. Монгольск. гос. унив. им. маршала Чойбалсана, II, 2, Улан-Батор: 3—25.
- Скалон В. Н. 1950. Распространение сурков в южных районах Тувинской области. Изв. Иркутск. гос. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., VIII: 111—116.
- Скородумов А. М. 1937. Чума в Сибири. ОГИЗ, Иркутск: 219—222.
- Слудский А. А. 1938. Суслик-песчаник, образ жизни и промысел. Казгосиздат, Алма-Ата: 1—67.
- Снигиревская Е. М. 1962. Биология бурундука Амура-Зейского плато. Зоол. журн., XLI, 9: 1935—1401.
- Соколов Н. А. 1904. К истории причерноморских степей с конца третичного периода. Почвоведение, 2: 105—124; 3: 198—220.
- Соколов С. С. 1956. Заметки о численности некоторых грызунов Бетпак-Далы. Тр. Снез. научно-иссл. противочумн. инст., 3: 123—125.
- Солдатова А. Н. 1955. О некоторых особенностях периодических явлений жизни малого суслика в Южном Заволжье. Тр. Инст. географии АН СССР, Мат. по биогеографии СССР, LXVI (2): 188—207.
- Солдатова А. Н. 1962. Влияние плотности населения на характер использования территории малым сусликом. Зоол. журн., XLI, 6: 913—921.

- Соловьев В. Д. 1939. Некоторые грызуны тайги как резервуар вируса весенне-летнего энцефалита в природе. Арх. биол. наук, т. 56, 2 : 132—138.
- Спасский А. А. и Н. М. Шалаева. 1961. Обнаружение *Ctenotaenia marmotae* (Fröhlich, 1802) у сурков СССР. Тр. Гельминтол. лабор. АН СССР, 11 : 286—292.
- Стогов И. И. 1956. Материалы по питанию серого сурка (*Marmota baibacina* Kastsch.). Зоол. журн., XXXV, 9 : 1390—1394.
- Строганова А. С. 1954. Млекопитающие степного и полупустынного Заволжья. Тр. Зоол. инст. АН СССР, XVI, Л. : 30—116.
- Строганова А. С. 1962. Особенности экологии реликтового суслика (*Citellus relictus* Kaschkarow) и методика количественного учета его численности. Symposium Theriologicum, Praha : 312—317.
- Строганова А. С. и Чжу-Динь. 1961. Систематическое положение реликтового суслика и материалы по его экологии в горах Куулулук-Тау (северо-восточная часть центрального Тянь-Шаня). Тр. Зоол. инст. АН СССР, XXIX : 81—100.
- Строганова А. С. и К. А. Юдин. 1950. Вредная деятельность малого суслика в молодых посадках дуба Сталинградской области. Зоол. журн., XXIX, 5 : 385—388.
- Строганова А. С. и К. А. Юдин. 1951. Суслики и зайцы как вредители гнездовых посевов дуба в Заволжье. Зоол. журн., XXX, 2 : 106—110.
- Сукнев В. В. 1924. Организация и результаты обследования Забайкальского эндемичного очага чумы в 1923 г. Изд. Дальздрава и Забгубисполкома, Чита : 1—80.
- Султанов М. С. 1960. К экологии и физиологии желтого (*Citellus fulvus*) и тонкопалого (*Spermophilopsis leptodactylus*) сусликов в Узбекистане. Узбекск. биол. журн., 3 : 48—53.
- Схолль Е. Д. 1956. Особенности биологии малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) в условиях интенсивного земледелия левобережной Украины. Авторефер. канд. дисс. Всесоюз. научно-иссл. инст. защ. раст., Л. : 1—18.
- Тарасов П. П. 1950. О некоторых биологических особенностях хангайского тарбагана. Изв. Иркутск. гос. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., VIII : 128—132.
- Тарасов П. П. 1958. Грызуны юго-восточной части Монгольского Алтая и прилегающей Гоби. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XIX : 60—71.
- Тарасов П. П. 1959а. Длиннохвостый суслик на южной границе своего ареала. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XXI : 282—291.
- Тарасов П. П. 1959б. Опыт эпизоотологического прогноза в чумных очагах Хангай (Монголия). Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., 5 : 3—11.
- Тарасов П. П. 1961а. К изучению биологии сурков. Сообщ. 1. Повадки. Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., 7 : 233—240.
- Тарасов П. П. 1961б. К изучению биологии сурков. Сообщ. 2. Внутривидовые отношения и вопросы миграции. Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., 7 : 241—248.
- Тарасов П. П. 1961в. Факторы укоренения чумы среди сурков. Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., 7 : 7—17.
- Тарасов Н. С., И. М. Дубовик и В. М. Федоров. 1963. Интенсивность миграции тарбаганов из Монголии в Забайкалье. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XXV : 220—231.
- Телегин В. И. 1957. Данные по размножению бурундука (*Eutamias sibiricus* Laxm.) в Западной Сибири. Тезисы докл. совещ. зоологов Сибири. Изд. Сиб. отд. АН СССР, Новосибирск : 71—73.
- Темботов А. К. 1960. Млекопитающие Кабардино-Балкарской АССР. Кабардино-Балкарск. книжн. изд., Нальчик : 1—196.
- Теплов В. П. 1935. Результаты экспедиционного обследования сурка в Башкирской республике. В сб.: Экология сурка и сурочий промысел, Внешторгиздат, М.—Л. : 63—88.
- Теплов В. П. и В. И. Тихвинский. 1932. Биологические основы для организации сурковых хозяйств в Волжско-Камском крае. Раб. Волжско-Камск. охот. пром. биостанции, 2, Казань : 3—45.
- Терещенко И. Ф. 1957. К биологии даурского суслика. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XV : 227—228.
- Тимковский Е. Ф. 1824. Путешествие в Китай через Монголию в 1820 и 1821 годах. Изд. Мед. департа. Мин. Внутр. Дел, СПб, 1 : 1—388; 3 : 1—433.
- Тимофеев В. В. 1949. Звери нашей области. Иркутск. книжн. изд., : 1—95.

- Тимофеев В. К. 1934. Материалы по биологии и экологии млекопитающих острова Барса-Кельмес в связи с акклиматизацией на нем желтого суслика-песчанника (*Citellus fulvus* Licht.). Зоол. журн., XIII, 4: 731—758.
- Тимофеев М. А. 1958. Экологическое значение муравьев при борьбе с сусликами при помощи отравленных приманок. Зоол. журн., XXXVII, 6: 866—874.
- Тинкер И. С. 1940. Эпизоотология чумы на сусликах. Рост. обл. ведом. изд., Ростов-на-Дону: 1—97.
- Тифлов В. Е. и И. Г. Иоффе. 1932. Наблюдения над биологией блох. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., XI, 2: 95—117.
- Тихвинский В. И. 1932. Биология рыжеватого суслика (*C. rufescens*). Уч. зап. Казанск. гос. унив., 92, 7—8, Раб. Волжско-Камск. зональн. охотн.-промысл. биол. ст., 2, Казань: 46—81.
- Тихвинский В. И. 1934. Результаты стационарного изучения экологии сурка в Волжско-Камском крае. Уч. зап. Казанск. гос. унив., 94, 8. Раб. Волжско-Камск. зональн. охотн.-промысл. биол. ст. 3, Казань: 93—125.
- Тихвинский В. И. и Е. Ф. Соснина. 1939. Опыт исследования экологии крапчатого суслика методом экологических индикаторов. Вопр. экол. и биоценол., 7: 141—155.
- Тихомиров Б. А. 1960. Влияние суслика длиннохвостого (*Citellus undulatus* Pall.) на флору и растительность чукотской тундры. Тр. Моск. общ. исп. прир., III: 277—290.
- Ткаченко А. А. 1959. Современное географическое распространение и запасы степного сурка в СССР. Вестн. Моск. унив., 1: 73—77.
- Ткаченко А. А. 1961. Байбак, его промысловое и сельскохозяйственное значение. Зоол. журн., XL, 11: 1715—1724.
- Токобаев М. М. 1960. Гельминтофауна грызунов Киргизии. Тр. Гельминтол. лабор. АН СССР, 10: 235—247.
- Токтосунов А. 1958. Грызуны Киргизии. Изд. АН Кирг. ССР, Фрунзе: 1—72.
- Токтосунов А. 1960. К истории расселения сусликов в пределах Киргизии. Мат. к конфер. по вопросам зоогеографии суши. Тезисы докл. Алма-Ата: 128—129.
- Толебаев А. К. 1958. Материалы по экологии краснощекого суслика (*Citellus erythrogenus* Br.) в Казахстане и опыт по борьбе с ним отравленными приманками. Тр. Научно-иссл. инст. защ. растений (Казах. акад. с.-х. наук), IV: 229—273.
- Топачевський В. О. 1957. Новий вид ховраха з верхньопліоценових відкладів Приазов'я УРСР. Допов. АН УРСР, 2: 204—208.
- Топачевський В. О. 1961. Нові матеріали до антропогенної історії фауни ссавців Середнього Придніпров'я. Збірн. праць. Зоол. муз., 30: 9—20.
- Траут И. И. 1929. Блохи и другие эктопаразиты и сожители малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) и методы их уничтожения. Мат. к позн. фауны Нижн. Поволжья, 3, Саратов: 53—102.
- Траут И. И. 1931. Сравнительная оценка методов борьбы с сусликами. Тр. по защ. раст., IV, 1: 3—58.
- Траут И. И. и Н. М. Семенов. 1927. Опыты по борьбе с сусликами отравленными приманками. Научно-иссл. лабор. отравл. вещ., ОЗРА, НКЗ РСФСР. Изд. «Защ. раст. от вредит.», Л.: 1—69.
- Тристан Д. Ф. 1960. Красный сурок в Атбашинской долине. Природа, 2: 110.
- Тристан Д. Ф. и Л. Н. Классовский. 1956. Материалы по зимним раскопкам нор серого сурка в Тянь-Шане. Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., 3: 75—79.
- Тропин Н. Н. и О. И. Вугмейстер. 1950. Фосфид цинка как яд для борьбы с полуденной и гребенщиковой песчанками. В сб.: Грызуны и борьба с ними, III, изд. Инст. «Микроб», Саратов: 227—234.
- Туманский В. М. и З. И. Колесникова. 1935. Эпизоотия туляремии среди сусликов в Джамбейтйском районе Западно-Казахстанской области ранней весной 1934 года. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., XIV, 3: 263—269.
- Тупикова Н. В. и И. М. Медведева. 1956. Определение возраста эмбрионов как один из методов изучения размножения грызунов. Зоол. журн., XXXV, 10: 1574—1582.
- Тупикова Н. В., В. М. Неронов и И. В. Лукьянова. 1962. Стациональное распределение и ареал длиннохвостого суслика на Алтае. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XXIV: 308—315.
- Туров С. С. 1936. Материалы по млекопитающим северо-восточного побережья Байкала и Баргузинского хребта. Сб. тр. Гос. зоол. муз. Моск. гос. унив., 3: 25—40.

- Усачев Г. П., И. М. Черанов и Е. П. Яковлев. 1961. Географическое распространение и численность красного сурка в Таджикистане. Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст. 7 : 321—327.
- Устьянцев М. М. 1937. К биологии суслика Эверсманна в Восточной Сибири. Сб. тр. по защ. раст. Вост. Сиб., 5 : 96—127.
- Ушакова Г. В. 1962. Материалы по иксодовым клещам Целиноградской области. Тр. Инст. зоол. АН Каз. ССР, 16 : 177—182.
- Фалькенштейн Б. Ю. 1946. Пути эволюционно-биологического обоснования приманочных методов борьбы с грызунами. Журн. общ. биол., VII, 6 : 473—484.
- Фалькенштейн Б. Ю. и Б. С. Виноградов. 1952. Суслики, вредящие лесным насаждениям, и меры борьбы с ними. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—30.
- Фенюк Б. К. 1939. Влияние хозяйственной деятельности человека на численность сусликов. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., XVI, 1—2 : 243—254.
- Фенюк Б. К. 1958. Вопросы географии природных очагов чумы. Зоол. журн. XXXVII, 7 : 961—970.
- Фенюк Б. К., И. М. Мамонтов, А. В. Попов, Г. А. Кондрашкин, М. П. Демьяшев и др. 1955. Испытание фторацетата бария в широком полевом опыте борьбы с малым сусликом. В сб.: Грызуны и борьба с ними, IV, изд. Инст. «Микроб», Саратов : 157—172.
- Фетисов А. С. 1934. О распространении тарбагана в Кяхтинском и Селенгинском аймаках Бурят-Монголии. Изв. гос. противочумн. инст. Сибири и ДВК, II : 113—118.
- Фетисов А. С. 1936. Экологические наблюдения над грызунами Баргойских степей в связи с вопросом эпидемиологии чумы в Забайкалье. Изв. Гос. противочумн. инст. Сибири и ДВК, IV : 93—150.
- Филонов К. П. 1959а. Об интересной стороне питания черношапочного сурка Баргузинского заповедника. Изв. Иркутск. гос. научно-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., XXI : 279—281.
- Филонов К. П. 1959б. Охрана Камчатского сурка в северо-восточном Прибайкалье. В сб.: Охрана природы Сибири (материалы Первой Сибирской конференции 1958 г.). Иркутск. книжн. изд.: 50—51.
- Филонов К. П. 1961. Материалы по экологии черношапочного сурка Баргузинского заповедника. Тр. Баргузинск. заповедн., 3 : 169—180.
- (Фишер фон Вальдгейм Г. И.). Fischer de Waldheim. 1834. Recherches sur les ossements fossiles de la Russie. Nouv. Mem. Soc. Imp. Naturalists Moscou, III : 281—298.
- Формозов А. Н. 1929. Млекопитающие Северной Монголии по сборам экспедиции 1926 года. Предварительный отчет зоологической экспедиции в Северную Монголию за 1926 год. Изд. АН СССР, Л. : 1—144.
- (Формозов А. Н.) Formosov A. N. 1933. The crop of cedar nuts invasions into Europe of Siberian nutcracker and fluctuation in numbers of the squirrel. Journ. Anim. Ecol., II, 1 : 70—81.
- Формозов А. Н. 1934а. Миграции обыкновенной белки в СССР. Тр. Зоол. инст. АН СССР, III : 97—163.
- Формозов А. Н. 1934б. Хищные птицы и грызуны. Зоол. журн., XIII, 4 : 664—700.
- Формозов А. Н. 1935. Колебания численности промысловых животных. Всесоюз. коопер. объедин. изд., М.—Л. : 1—108.
- Формозов А. Н. 1962. Изменения природных условий степного юга Европейской части СССР за последние сто лет и некоторые черты современной фауны степей. В сб. Исследования геогр. природн. ресурсов животн. и раст. мира (к 60-летию со дня рождения А. Н. Формозова), Изд. АН СССР, М. : 114—161.
- Формозов А. Н. и А. Г. Воронов. 1939. Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосных угодьях Западного Казахстана и ее хозяйственное значение. Уч. зап. Моск. гос. унив., XX : 3—122.
- Формозов А. Н., К. С. Ходашова и Б. А. Голов. 1954. Влияние грызунов на растительность пастбищ и сенокосов глинистых полупустынь междууралья Волга—Урал. В сб.: Вопр. учета кормовой базы в степной полупустынной и пустынной зонах СССР, Изд. АН СССР, М.—Л. : 331—340.
- Ходашова К. С. 1953. Жизненные формы грызунов равнинного Казахстана и некоторые закономерности их географического распространения. Тр. Инст. геогр. АН СССР, Мат. по биогеографии СССР, LIV (1) : 33—194.
- Ходашова К. С. и Л. Г. Динесман. 1961. Роль малых сусликов в формировании комплексного почвенного покрова в глинистой полупустыне Заволжья. Почвоведение, 1 : 68—76.
- Ходашова К. С. и А. Н. Солдатова. 1955. Наблюдения за сезонными особенностями подвижности малых сусликов и изменениями величин их кормовых

- участков в глинистой полупустыне Заволжья. Тр. Инст. геогр. АН СССР, Мат. по биогеографии СССР, LXVI (2) : 167—187.
- Худяков И. И., А. Д. Фурсаев, А. И. Костина и Е. П. Михайлова. 1933. О питании сусликов (*Citellus pygmaeus* и *C. fulvus*) в естественных условиях Западного Казахстана. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., XII, 1 : 63—74.
- Чекалин В. Б. 1963. Изменение экологии сурков и их блох в процессе оздоровления восточной части Горного очага чумы. Сообщ. 1. Типы нор и их эколого эпизоотологическое значение. В сб.: Материалы научной конференции по природной очаговости и профилактике чумы. Изд. Мин. Здрав. СССР, Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., Алма-Ата : 242—244.
- Черкасов А. А. 1962. Записки охотника-натуралиста. 5-е изд. Изд. АН СССР, М. : 421.
- Чернявский Ф. Б. 1959. К экологии верхоянского длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus* Pall.). Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол., LXIV, 3 : 17—22.
- Чугунов Ю. Д. 1959. О тактике эпизоотологической разведки в горах Монгольского Алтая. Зоол. журн., XXXIX, 4 : 490—493.
- Чугунов Ю. Д. 1961. Эпидемическая эффективность сокращения численности тарбаганов в Гоби-Алтайском природном очаге чумы. Первое Всесоюз. совещ. по млекопитающим. Тезисы докл. III : 110—112.
- Чумаков М. П., Н. Н. Воробьева и Н. Е. Софронова. 1940. Обнаружение вируса клещевого энцефалита человека у некоторых грызунов, добытых в лесах Урала. Арх. биол. наук, 59, 1—2 : 86—91.
- Чурилина А. А. 1926. Эпидемиологические обследования по чуме. В сб.: Чума на Юго-Востоке СССР и причины ее эндемичности, Изд. Гос. инст. эксперим. мед., Л. : 145—167.
- Шапошников Л. В. 1958. Акклиматизация и формообразование у млекопитающих. Зоол. журн., XXXVII, 9 : 1281—1290.
- Шапошников Л. В. и Е. С. Крушинская. 1939. Алтайский сурок (*Marmota baibacina baibacina* Kastsch.) в Дагестанской АССР. Зоол. журн., XVIII, 6 : 1048—1054.
- Шварц Е. А., С. А. Берендяев, Э. Л. Берендяева и А. Ф. Лаврентьев. 1961. Распределение и численность блох в гнездах сурков и их эпизоотологическое значение. Тр. Среднеаз. научно-иссл. противочумн. инст., 7 : 41—54.
- Ширяев Д. Т. 1953. Экспериментальный бруцеллез у малого суслика. Сб. научн. работ Приволжской противозид. ст. в. 1, изд. газеты «Волга», Астрахань : 220—238.
- Шишкин А. К. 1945. Опыт работ и очередные задачи по ликвидации эндемии чумы на правом берегу р. Волги. Тр. Ростовск.-на-Дону гос. научно-иссл. противочумн. инст., IV : 3—11.
- Шишкин А. К. 1959. Эпизоотии чумы на территории калмыцких степей. Сб. научн. раб. Элистинской противочумн. ст., 1, Ростоблполиграфиздат, Шахты : 31—42.
- Шнаревич И. Д. 1959. Млекопитающие советской Буковины. В кн.: Животный мир советской Буковины. Изд. Черновицкого гос. унив. : 5—65.
- Шнитников В. Н. 1936. Млекопитающие Семиречья. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—323.
- Шубин И. Г. 1961. Численность степного сурка в Казахстане. Совещ. по вопр. организ. и методам учета ресурсов фауны наземн. позвоночных. Тезисы докл. Изд. Моск. общ. исп. прир. (Зоол. секция) и Инст. геогр. АН СССР, М. : 60—61.
- Шубин И. Г. 1962. О сроках размножения байбака. Зоол. журн., XLI, 5 : 750—755.
- Шунаев В. В. 1936. Отчет о работе Межведомственной полевой противочумной организации в лаборатории эпидемиологии очага с 23 VIII по 20 IX 1935 г. Изв. Гос. противочумн. инст. Сибири и ДВК, III : 12—19.
- Шурыгина К. И. 1955. Заметки о распространении и численности горного малого суслика в Баксайском ущелье. Уч. зап. Кабардин. гос. пед. инст., 8 : 116—123.
- Щукин И. С. 1925. Следы сухой послеледниковой эпохи на северном Кавказе. Землеведение, XXVI, 1 : 47—71.
- (Эверсманн Э.) Eversmann E. 1840. Mittheilungen über einige neue und einige weniger gekannte Säugethiere Russlands. Bull. Soc. Imp. Naturalistes de Moscou [t. XIII], 1 : 3—80.
- Эверсманн Э. 1850. Естественная история Оренбургского края, 2, Казань : 1—294.
- Юнатов А. А. 1950. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольской комиссии АН СССР, 39, М.—Л. : 223.
- Юргенсон П. Б. 1947. Естественный отбор и восприимчивость в популяциях диких животных Забайкальского энзоотического очага чумы. Сб. научн. работ Читинского инст. микробиол. и эпидемиол., 1 : 147—151.

- Янушко П. А. 1951. Заметки по биологии сурка Мензбира (*M. menzbieri* Kaschk.). Зоол. журн., XXX, 6: 629—635.
- Яныгин И. 1937. О биологии якутского тарбагана. Журн. Боец-Охотник, 12: 60.
- Бее I. W. and E. R. Hall. 1956. Mammals of Northern Alaska on the Arctic Slope. Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kans. 8: 1—309.
- Black C. C. 1963. A review of the North American tertiary *Sciuridae*, Bull. Mus. Comp. Zool., 130, 3: 111—248.
- Blanford W. T. 1875. On the species of Marmot inhabiting the Himalaya, Tibet and the adjoining regions. Journ. Ac. Soc. Bengal., XLIV, II, 3: 113—127.
- Blue R., E. E. Heg and W. F. Snow. 1911. Report of committee on methods for the control of plague. Amer. Med. Assoc. Journ., 57: 1271.
- Brandt I. 1843. Observations sur les différentes espèces des sousliks de la Russie. Bull. classe phys.-math. Acad. Sci. St.-Petersb., II, 23—24: 81—116.
- Brandt I. 1851—1855. Beiträge zur näheren Kenntniss der Säugetiere Russlands. Mem. Acad. Sci. St.-Petersb., mathem., phys. et naturelles, 7—9: 1—336.
- Brunner G. 1933. Eine präglaciale Fauna aus dem Windloch bei Sackdilling (Oberpfalz). N. Jahrb. Geol. Paläont. Stuttgart, 71. Beil.-Bd. B: 303—328.
- Bryant M. D. 1945. Phylogeny of Nearctic *Sciuridae*. Amer. Midl. Naturalist, 33, 2: 257—390.
- Dehm 1950. Die Nagetiere aus dem Mittel-Miozän von Winterhof-West bei Eichstätt in Bayern. Abh. Neues Jahrb. Miner., Geol. und Paleontol. 91 (B), 3: 321—428.
- Douglan E. 1903. New vertebrates from the Montana tertiary. Ann. Carnegie Mus., II, 2: 145—199.
- Eisenraut M. 1956. Der Winterschlaf mit seinen ökologischen und physiologischen Begleiterscheinungen, Jena: 1—160.
- Ellerman J. 1940. The families and genera of living rodents. London, 1: 1—689.
- Ellerman J. R. and T. C. S. Morrison-Scott. 1951. Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London: 1—810.
- Falconer H. 1868. Note on the occurrence of *Spermophilus* in the cave fauna of England. Palaeontol. Mem. a. Not., II: 452—454.
- Fitzinger L. 1867. Versuch einer natürlichen Anordnung der Nagethiere (*Rodentia*). Sitzungsber. Akad. Wiss., 55: 1—63; 56: 1—112.
- Flower W. H. and R. Lydekker. 1891. An introduction to the study of mammals living and extinct. London: 1—763.
- Gazin L. C. 1932a. A miocene mammalian fauna from South-eastern Oregon. Carnegie Inst. Washington, Publ. 418: 37—86.
- Gazin L. C. 1932b. A tertiary vertebrata fauna from the Upper Guyami Drainage Basin, California. Carnegie Inst. Washington, Publ. 404: 55—76.
- Gidley I. W. 1922. Preliminary report on fossil vertebrates of the San Pedro valley, Arizona, with descriptions of new species of *Rodentia* and *Lagomorpha*. Prof. Paprs. U. S. Geol. Surv. Washington, 131 E: 119—121.
- Green M. 1960. A tertiary *Cynomys* from South Dakota. Journ. Paleontol., 34, 3: 545—547.
- Green M. 1963. Some late pleistocene rodents from South Dakota. Journ. Paleontol., 37, 3: 688—690.
- Grulich Ivo, 1960. Susel obecný *Citellus citellus* L. v CSSR. Prace Brnenske zakladny Ceskoslovenske akad. ved., Roc. 32, Ses. 11: 473—564.
- Hall E. R. and K. R. Kelson. 1959. The mammals of North America, vol. 1. New York: 293—368. [*Sciuridae: Tamias, Eutamias, Marmota, Ammospermophilus, Spermophilus, Cynomys*].
- Hansen R. M. 1953—1954. Molt patterns in ground squirrels. Proc. Utah Acad. Sci., Arts a. Letters, 31: 57—60.
- Hay O. P. 1921. Descriptions of species of pleistocene vertebrata types or specimens most of which are preserved in the United States Nation Museum. Proc. U. S. Nat. Mus. Washington, 59: 599—642.
- Hazard E. B. 1961. The subgeneric status and distribution time of *Citellus rexroadensis*. Journ. of Mammal., 42, 4: 477—483.
- Heller F. 1930. Eine Forest-Bed-Fauna aus der Sackdillinger Höhle (Oberpfalz). N. Jahrb. Geol. Paläont. Stuttgart, 63. Beil.-Bd. B: 247—298.
- Hibbard C. W. 1941 a. The Borchers fauna, a new Pleistocene interglacial fauna from Meade County, Kansas. Bull. State Geol. Surv. Kansas, 38, 7: 197—220.
- Hibbard C. W. 1941b. New Mammals from the Rexroad fauna Upper Pliocene of Kansas. Amer. Midl. Natur., XXVI, 2: 337—368.
- Hibbard C. W. 1942a. A new fossil ground squirrel *Citellus (Pliocitellus) fricki* from the Pliocene of Clar County, Kansas. Trans. Kansas Acad. Sci., 45: 253—257.

- Hibbard C. W. 1942b. Pleistocene Mammals from Kansas. Bull. State Geol. Surv. Kansas, 41, 6: 261—269.
- Hibbard C. W. 1954. A new pliocene vertebrate fauna from Oklahoma. Pap. Michigan Acad. Sci., Arts a. Letters, XXXIX: 339—359.
- Hibbard C. W. 1956. Vertebrate fossils from the Meade Formation of South Westery Kansas. Pap. Michigan Acad. Sci., Arts a. Letters, XLI: 145—200.
- Hibbard C. W. 1958. Summary of North American pleistocene mammalian local faunas. Pap. Michigan Acad. Sci. Arts a. Letters, XLIII: 3—32.
- Hibbard C. W. and C. Schultz. 1948. A new sciurid of Bancan Age from Kansas and Nebraska. Bull. Univ. Nebraska State Mus., 3: 19—29.
- Hollister N. 1916. A systematic account of the prairie-dogs. North Amer. Fauna, 40: 1—37.
- Howell A. 1915. Revision of the American marmots. North Amer. Fauna, 37: 1—80.
- Howell A. 1929. Revision of the American chipmunks (genera *Tamias* and *Eutamias*). North Amer. Fauna, 52: 1—157.
- Howell A. 1938. Revision of the North American ground Squirrels, with a classification of the North American *Sciuridae*. North Amer. Fauna, 56: 1—226.
- Kartman L., F. M. Prince, S. F. Quan and H. E. Stark. 1958. New knowledge on the ecology of sylvatic plague. Ann. New. York Acad. Sci., 70, Art. 3: 668—711.
- Kartman L., S. F. Quan and H. E. Stark. 1962. Effects of plague in nature on *Microtus californicus* and other wild rodenst. Zoonoses Rec., I, 6: 99—119.
- Kaup J. J. 1839. Description d'ossements fossiles des mammiferes. Darmstadt, Cahier 5: 110—113; Atlas contenant les ossements fossiles decrits par J. J. Kaup, V-me Livr., pl. XXV, fig. 1—4.
- Kellogg L. 1910. Rodent fauna of the late tertiary beds at Virgin Valley and Thousand Creek, Nevada. Univ. Calif. Publ., Bull. Dep. Geol., 5, 29: 421—437.
- Kormos T. 1934. Neue Insectenfresser, Fledermäuse und Nager aus dem Oberpliozän der Villanyer Gegend. Földt. Közl. Budapest, 64: 296—321.
- Kormos T. and K. Lambrecht. 1916. Die Felsnische Pilisszanto. Beiträge zur Geologie, Archeologie und Fauna der Postglacialzeit. Mitteil. Jahresber. Kgl. Ungarn. Geol. Reichsanst., XXIII, 6: 343—523.
- Kowalski K. 1960. An early pleistocene fauna of small mammals from Kamyk (Poland). Folia quaternaria, I: 1—24.
- Kratochvíl I. 1960. Poznamky ke znalostem o svišti horském ve vysokých Tatrah. Zoologické listy, roč. IX (XXIII), číslo 3: 273—286.
- Kretzoi M. 1951. A Csakvari Hipparion-fauna. Föld. Közl., LXXXI: 384—402.
- Kretzoi M. 1952. Befejezo jelentes a Csakvari barlang oslenyitani feltarasarol. Földt. Intez. Ev. Jel., 5: 37—55.
- Kretzoi M. 1954. Marmota—Maradványok—Debrecenból. Földtani Közlöny, 84, 1—2: 75—77.
- Kretzoi M. 1956. Wirbeltierfaunistische Angaben zur Quartärchronologie der Jankovich-Höhle. Folia archeologica, IX: 16—21.
- Lillieborg W. 1866. Systematik öfversigt af de gnagande däggdjuren *Glires*. Upsala: 1—59.
- Link V. B. 1955. The history of plague in United States of America. Publ. Health Monogr., 26: 27.
- Major F. 1893. On some miocene squirrels, with remarks on the dentition and classification of the *Sciurinae*. Proc. Zool. Soc. London: 179—215.
- March O. C. 1871. Notice of some new fossil mammals and birds from tertiary formation of the West. Amer. Journ. Sci. a. Arts, ser. 3, II, XVII: 120—127.
- Mayer W. Y. and E. T. Roche. 1954. Developmental patterns in the barrow-ground squirrel, *Spermophilus undulatus barrowensis*. Growth, 18, 1: 53—69.
- Mein M. P. 1958. Les mammiferes de la faune Siderolithique de Vieux-collonges. Nouv. arch. Mus. Hist. Nat. de Lyon, fasc. V: 67—68.
- Merriam C. H. 1892. The geographic distribution of life in North America with special reference to the *Mammalia*. Proc. Biol. Soc. Washington, VII: 1—64.
- Merriam C. 1897. Notes on the chipmunks of the genus *Eutamias* occuring west of the east base of the Cascade-Sierra system, with descriptions of new forms. Proc. Biol. Soc. Washington, XI: 189—212.
- Merriam I., Ch. Stock and C. Moody. 1925. The pliocene Rattlesnake formation and fauna of Eastern Oregon with notes on the geology of the Rattlesnake and Mascall deposits. Contr. Palaeontol. Carnegie Inst. Washington, Publ. 347: 45—92.
- Miller G. S. 1912. Catalogue of the mammals of Western Europe. London: 924—940 [*Citellus* and *Marmota*].

- Miller G. S. 1923. List of North American Recent Mammals. Bull. U. S. Nat. Mus. Washington, 128: 1—673.
- Miller G. S. and R. Kellog. 1955. List of North American Recent Mammals. Bull. U. S. Nat. Mus. Washington, 205: 1—954.
- Milne-Edwards M. H. 1868. Recherches pour servir a l'histoire naturelle des mammifères, 1. Paris: 160—167.
- Moore J. C. 1959. Relationships among the living squirrels of the *Sciurinae*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 118: 155—206.
- Moore J. C. 1961. The spread of existing diurnal squirrels across the Bering and Panamanian land bridges. Amer. Mus. Novit., 2044: 2—26.
- Mottl M. 1941. Die Interglazial- und Interstadialzeiten im Lichte der Ungarischen Säugetierfauna. Jahrb. geol. Anstalt, XXXV, 3: 75—105.
- Mottl M. 1958. Die fossilen Murmeltierreste in Europa mit besonderer Berücksichtigung Österreichs. Österreich. Arbeitskreis Wildtierforschung, Graz: 91—99.
- Müller-Using D. 1954. Beiträge zur Oekologie der *Marmota m. marmota* L. Zeitschr. Säugetierkunde, 19, 3: 166—176.
- Münch H. 1958. Zur Oekologie und Psychologie von *Marmota m. marmota* L. Zeitschr. Säugetierkunde, 23, 3—4: 129—138.
- Nadler C. F. and H. B. Matthew. 1962. The chromosomes of some North American chipmunks (*Sciuridae*) belonging to the genera *Tamias* and *Eutamias*. Chromosoma, Berlin, 13, 1: 1—15.
- Nehring A. 1878. Die quarternären Faunen von Tiede und Westeregeln nebst Spuren des vorgeschichtlichen Menschen. Arch. Anthropologie, 10: 359—398.
- Nehring A. 1887. Ueber fossile *Arctomys*-Reste vom Süd-Ural und vom Rhein. Sitzungsberichte Gesellschaft naturforschender Freunde Berlin, 1: 1—7.
- Newton E. T. 1882. On the occures of *Spermophilus* beneath the Glacial Till of Norfolk. Geol. Magaz., N. S., IX: 50—54.
- Nordmann A. 1858. Palaeontologie Suedrusslands. II. Helsingfors: 160—161 [*Citellus*].
- Pallas P. S. 1778. Novae species Quadrupedum e Glirium Ordine. Erlangae: 119—143 [*Mus citillus*].
- Pocock R. I. 1922. On the external characters of the Beaver (*Castoridae*) and of some Squirrels (*Sciuridae*). Proc. Zool. Soc. London: 1171—1212.
- Pocock R. I. 1923. The classification of the *Sciuridae*. Proc. Zool. Soc. London, 1: 209—246.
- Psenner F. H. 1960. Welche Erkenntnisse brachten die Murmeltierforschungen in den letzten Jahren. Symposium theriologicum, Praha: 259—262.
- Rausch R. 1953. On the status of some arctic mammals. Journ. Arctic Inst. North Amer., 6, 2: 91—148.
- Repenning C. A. 1962. The giant ground squirrel *Paenemarmota*. Journ. Palaeontol., 36, 3: 540—556.
- Shotwell J. A. 1956. Hemphillian mammalian assemblage from northeastern Oregon. Bull. Geol. Soc. Amer., 67, 6: 717—738.
- Simpson G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 85: 1—350.
- Simpson G. 1949. A fossil deposit in a cave in St. Louis. Amer. Mus. Novitates, № 1408: 1—46.
- Simpson G. 1954. Tendences actuelles de la systematique des mammiferes. *Mammalia*, XVIII, 4: 337—357.
- Stearns C. 1942. A fossil Marmot from New Mexico and its climatic significance. Amer. Journ. Sci., 240, 10: 867—878.
- Stehlin H. und S. Schaub. 1951. Die Trigonodontie der Simplicidentaten Nager. Schweiz. Palaeontol. Abhandl., 67: 1—385.
- Stirton K. A. and H. E. Goeriz. 1942. Fossil vertebrates from superjacent deposits near Knights Ferry, California. Univ. Calif. Publ. Depart. Geol. Sci., 26, 5: 447—472.
- Surdacki S. 1958. Untersuchungen auf zwei Populationen des Perlziesels (*Citellus suslica* Gueld.) im Lubliner Gebiet. Acta Theriologica, II, 10: 203—234.
- Svihla A. 1956. The relation of coloration in mammals to low temperature. Journ. Mammal., 37, 3: 378—381.
- Swarth H. S. 1911. Two new species of marmots from North western America. Univ. California. Publ. Zool., VII, 6: 201—204.
- Teilhard de Chardin P. 1940. The fossils from locality 18 near Peking. Paleontol. Sinica. New Ser. C, 9: 52—53. [Genus *Arctomys* Schr.].
- Tokunaga S. and T. Moori. 1939. Report of diggings at Dobantin, the coast of the river Toman, Korea. Rep. First Sci. Exp. Manchoukuo, sect. II, pt. 4: 1—43.

- Tokunaga S. and N. Naora. 1939. Fossil remains excavated at Ku-Hsiang-Tung near Harbin, Manchuria, Rep. First Sci. Exp. Manchoukuo, sect. II, pt. 4:1—229.
- Tullberg T. 1899. Ueber das System der Nagetiere. Nova Acta Reg. Soc. Sc. Upsala, Ser. III:1—514.
- Wehrli H. 1935. Zur Osteologie der Gattung *Marmota* Blumenb. (*Arctomys* Schr.). Zeitschr. Säugetierkunde, 10, 1:1—32.
- Wertes L. 1956. Neuere Forschungen in der Jankovich Höhle. Folia Archeologica, IX:3—16.
- White J. A. 1953. Genera and subgenera of chipmunks. Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist., 5, 32:543—561.
- Wilson R. W. 1937. Pliocene rodents of western North America. Publ. Carnegie Inst. Washington, 487:23—73.
- Wilson R. W. 1949. Rodents of the Rincon fauna Western Chihuahua, Mexico. Contr. Pal. Carnegie Inst. Washington, Publ. 548:165—176.
- Wilson R. W. 1951. Evolution of early tertiary Rodents. Evolution, 5:207—215.
- Wood A. E. 1933. Pleistocene prairie-dog from Frederick, Oklahoma. Journ. Mammol., 14, 2:160.
- Wood A. E. 1955. A revised classification of the Rodents. Journ. Mammal., XXXVI, 2:165—187.
- Wood A. E. 1959. Eocene radiation and phylogeny of the Rodents. Evolution, XIII, 3:354—361.
- Wood A. E. 1962. The early tertiary rodents of the family *Paramyidae*. Transact. Amer. Philos. Soc., N. S., 52, I:1—261.
- Wu Lien-teh, J. Chun, R. Pollitzer and C. Wu. 1936. Plague. Shanghai.
- Young C. C. 1937. On the *Insectivora*, *Chiroptera*, *Rodentia* and *Primates*, other than *Sinantropus*, from Locality I at Choukoutien. Palaeontol. Sinica, Ser. C, 8, 3:1—141.
-

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ТРИБ, РОДОВ И ПОДРОДОВ НАЗЕМНЫХ БЕЛИЧЬИХ (*MARMOTINAE*), СОВРЕМЕННЫХ (ПО ЧЕРЕПУ) И ИСКОПАЕМЫХ

- 1 (30). Ширина заглазничного сужения, отложенная вперед от заднего края  $M^3$ , заходит за нижний угол подглазничного отверстия. Если  $P^3$  имеется — то мелкий, одновершинный, редко слабо двувершинный, и ширина его коронки во всяком случае у современных форм не превышает 60% коронарной ширины  $P^4$ .
- 2 (11). Задне-нижний край скуловой дуги расположен на уровне середины  $P^4$  или границы его с  $M^1$ . Ширина заглазничного сужения примерно равна ширине лба непосредственно за надглазничными отверстиями. Наименьшее расстояние между подглазничным отверстием и задне-нижним краем скуловой дуги меньше двойной альвеолярной ширины верхних резцов . . . Триба **Tamiini** (стр. 124).
- 3 (6). Кондилобазальная длина черепа не более 40 мм, альвеолярная длина как верхнего, так и нижнего зубных рядов не более 7 мм. Подглазничный канал отсутствует . . . Род **Tamias Illiger** (стр. 124).
- 4 (5).  $P^3$  имеется . . . Подрод **Eutamias Trouessart** (стр. 125).
- 5 (4).  $P^3$  отсутствует . . . Подрод **Tamias Illiger** (стр. 134).
- 6 (3). Кондилобазальная длина черепа более 40 мм, зубных рядов более 7 мм. Короткий подглазничный канал имеется . . . Род **Sciurotamias Miller** (стр. 135 рис. 23).
- 7 (10). Нижняя диастема длиннее зубного ряда.
- 8 (9).  $P^3$  имеется . . . Подрод **Sciurotamias Miller** (стр. 135).
- 9 (8).  $P^3$  отсутствует . . . Подрод **Rupestes Thomas** (стр. 137).
- 10 (7). Нижняя диастема короче зубного ряда . . . Подрод **Csakvaromys Kretzoi** (стр. 137, рис. 24).
- 11 (2). Задне-нижний край скуловой дуги расположен на уровне середины заднего края  $M^1$ , а если на уровне его переднего края, то заглазничное сужение заметно шире лба непосредственно за надглазничными отверстиями. Наименьшее расстояние между подглазничным отверстием и задне-нижним краем скуловой дуги равно или больше двойной альвеолярной ширины верхних резцов . . . Триба **Otospermophilini** (стр. 138).
- 12 (13). Альвеолярная длина коренных более 25 мм, длина нижних заднекоренных более 6 мм, верхних — более 7 мм.  $M^3$  с хорошо развитым металофом . . . Род **Paenemarmota Hibbard et Schultz** (стр. 144, рис. 27).
- 13 (12). Альвеолярная длина коренных менее 25 мм, нижних заднекоренных менее 6 мм, верхних — менее 7 мм.  $M^3$  без металофа.

- 14 (15). Наружный край скуловой дуги продолжается на боковую поверхность лицевого отдела в виде гребешка, идущего вдоль альвеолярного вздутия резца. Протокон  $M^1$ — $M^2$  явственно, хотя и слабо, раздвоен . . . . Род **Protospermophilus** Gazin (стр. 142, рис. 26).
- 15 (14). Наружный край скуловой дуги продолжается на боковую поверхность лицевого отдела, как правило, не далее шва между межчелюстной и верхнечелюстной костями; гребня вдоль альвеолярного вздутия резца нет. Протокон не бывает раздвоенным.
- 16 (23). Ширина заглазничного сужения приблизительно равна ширине лба непосредственно за надглазничными отверстиями, а если превышает ее, то не более чем на  $\frac{1}{3}$  ширины лобной кости. Метаконуль на  $P^4$  имеется . . . . Род **Otospermophilus** Brandt (стр. 145).
- 17 (18). Наиболее узкая часть носового отдела приходится приблизительно на уровень начала задней трети носовых костей . . . . Подрод **Pliocitellus** Hibbard (стр. 147, рис. 28).
- 18 (17). Наиболее узкая часть носового отдела приходится приблизительно на половину длины носовых костей.
- 19 (20). Наибольшая ширина черепа в скуловых дугах, отложенная вперед от средней точки ламбдоидного гребня, не короче расстояния до заднего края носовых костей . . . . Подрод **Pliocitelloides** I. Gromov (стр. 148, рис. 29).
- 20 (19). Наибольшая ширина черепа в скуловых дугах, отложенная вперед от средней точки ламбдоидного гребня, короче расстояния от нее до заднего края носовых костей.
- 21 (22). Кондилобазальная длина черепа более 50 мм, верхнего ряда коренных более 10 мм, нижнего — более 9 мм. Метаконуль  $P^4$  сравнительно слабо отделен от протокона и соединяется с ним уже на ранних стадиях стирания . . . . Подрод **Otospermophilus** Brandt (стр. 150).
- 22 (21). Кондилобазальная длина черепа менее 50 мм, верхнего ряда коренных менее 10 мм, нижнего менее 9 мм. Метаконуль  $P^4$  явственно отделен от протокона и соединяется с ним только на поздних стадиях стирания . . . . Подрод **Callospermophilus** Merriam (стр. 150).
- 23 (16). Ширина заглазничного сужения превышает ширину лба непосредственно за надглазничными отверстиями более чем на  $\frac{1}{3}$  ширины лобной кости. Метаконуль на  $P^4$  отсутствует.
- 24 (25). Наибольшая длина слуховых барабанов, отложенная вперед от заднего края альвеолы  $M^3$ , заходит за край подглазничного отверстия более чем на длину  $M^2$  . . . . Род **Ammospermophilus** Merriam (стр. 152).
- 25 (24). Наибольшая длина слуховых барабанов, отложенная вперед от заднего края альвеолы  $M^3$ , если и заходит за край подглазничного отверстия, то менее чем на длину  $M^2$ .
- 26 (27). Длина верхней диастемы равна альвеолярной длине верхнего ряда коренных. Передняя поверхность верхних резцов, как правило, довольно яркая, оранжевая . . . . Род **Xerospermophilus** Merriam (стр. 151).
- 27 (26). Длина верхней диастемы заметно превышает альвеолярную длину верхнего ряда коренных. Передняя поверхность верхних резцов, как правило, желтая . . . Род **Ictidomys** Allen (стр. 153).
- 28 (29). Длина верхней диастемы, отложенная вперед от заднего края  $M^3$ , доходит до середины резцовых отверстий.  $P^3$  слабо двуворшинный . . . . Подрод **Pliocitellus** Howell (стр. 155).

- 28 (28). Длина верхней диастемы, отложенная вперед от заднего конца  $M^3$ , значительно не доходит до задних краев резцовых отверстий (обычно лишь немного заходит за нижний угол подглазничного отверстия) . . . . . Подрод *Ictidomys* Allen (стр. 154).
- 30 (1). Ширина заглазничного сужения, отложенная вперед от заднего края  $M^3$ , не заходит за нижний угол подглазничного отверстия.  $P^3$  всегда имеется, сравнительно крупный, как правило, с двумя вершинками на поперечном гребне, и ширина его коронки по крайней мере у современных форм превышает 60% коронарной ширины  $P^4$ .
- 31 (36). Кондилобазальная длина черепа не менее 85 мм, длина зубных рядов не менее 15 мм. Длина межглазничного промежутка меньше ширины лба непосредственно за надглазничными отверстиями. Верхнечелюстная кость не образует внутриорбитальной альвеолярной площадки над корнями коренных (рис. 78). Задний конец нижнего резца не доходит до уровня краев обеих вырезок челюсти на расстояние, превышающее половину длины сочленовного отростка . . . . . Триба *Marmotini* (стр. 325).
- 32 (33). Гребни массетерной площадки нижней челюсти имеют прямоугольные очертания.  $P^4$  равен или крупнее  $M^1$ . Гипоконид  $P_4$  крупный, хорошо обособленный, заходит за уровень протокониды  $M_1$  . . . . . Род *Marmota* Blumenbach (стр. 330).
- 33 (32). Гребни массетерной площадки нижней челюсти сходятся вперед под несколько закругленным острым углом.  $P^4$  мельче  $M^1$ . Гипоконид  $P_4$  слабо обособлен, мелкий, не заходит за уровень протокониды  $M_1$ .
- 34 (35). Резцы и весь лицевой отдел черепа очень массивны. Передняя поверхность верхних резцов с глубокими продольными бороздками. По наружной поверхности укороченного и высокого резцового отдела нижней челюсти назад и вниз от симфизной области проходит гребень . . . . . Род *Palaearctomys* Douglass (стр. 328, рис. 79).
- 35 (34). Пропорции резцов и лицевого отдела черепа не выделяются своей массивностью. На передней поверхности верхних резцов имеется лишь мелкая продольная исчерченность. На наружной поверхности резцового отдела нижней челюсти нет гребня, идущего назад и вниз от симфизной области . . . . . Род *Arctomyoides* Bryant (стр. 329).
- 36 (31). Кондилобазальная длина черепа менее 85 мм, длина зубных рядов менее 15 мм. Длина межглазничного промежутка больше ширины лба за надглазничными отверстиями. Верхнечелюстная кость образует хорошо выраженную внутриорбитальную площадку над корнями коренных. Задний край нижнего резца у современных форм не доходит до уровня краев обеих вырезок челюсти на расстояние значительно меньшее половины длины сочленовного отростка.
- 37 (44). Расстояние от середины линии, соединяющей задние края надглазничных отростков, до середины затылочного гребня меньше, реже равно, наименьшей черепа ширине за скуловыми дугами. Массетерная площадка нижней челюсти в ее переднем отделе углубленная, реже ровная.  $P^3$  округлый в сечении; задне-внутренний поперечник его коронки приблизительно равен задне-наружному. Площадка мезостия на  $M^1$ — $M^2$  у современных форм заметно короче площадки парастия. Передний гребень  $M^3$  не раздвоен. На  $M_3$  имеется лишь зачаток наружной ветви металофида . . . . . Триба *Citellini* (стр. 155).

- 38 (39). Гребни массетерной площадки нижней челюсти сходятся под острым углом на уровне  $M_2$  или его границы с  $M_3$ . Протокон разделен, хотя и не полностью на два бугра. Имеется протоконуль, явственно обособленный от протокона. Длина нижних коренных на половину больше их ширины . . . . . Род **Paracitellus** Dehm. (стр. 157, рис. 31).
- 39 (38). Гребни переднего отдела массетерной площадки нижней челюсти имеют прямоугольные очертания, и она оканчивается на уровне середины  $P_4$  или его границы с  $M_1$ . Протокон не бывает разделен, обособленного протоконуля нет. Длина  $M_1$  и  $M_2$  лишь в редких случаях незначительно превышает их ширину . . . . . Род **Citellus** Oken (стр. 160).
- 40 (41). Ширина каждого из лобных отростков верхнечелюстных костей в их заднем отделе приблизительно на половину шире носовой кости на том же уровне . . . . . Подрод **Urocitellus** Obolensky (стр. 160).
- 41 (40). Ширина каждого из лобных отростков верхнечелюстных костей в их заднем отделе равна или меньше ширины носовой кости на том же уровне, а если и превышает ее, то менее чем на половину ее ширины.
- 42 (43). Наибольшая ширина расстановки скуловых дуг, отложенная вперед от середины затылочного гребня, заходит за задний край носовых костей. Передние края верхнечелюстных костей образуют довольно резкое расширение, с которым совпадает вздутие носовых. Края межглазничного пространства сильно приподняты. Гипоконид  $P_4$  редуцирован или отсутствует, и передняя ширина зуба всегда больше задней . . . . . Подрод **Colobotis** Brandt (рис. 276).
- 43 (42). Наибольшая ширина расстановки скуловых дуг, отложенная вперед от середины затылочного гребня, как правило, не доходит до задних концов носовых костей и лишь в редких случаях доходит или несколько заходит за них. Передние края верхнечелюстных костей не образуют резкого расхождения в стороны, но может быть выражено небольшое вздутие переднего конца носовых. Края межглазничного промежутка слабо приподняты. Гипоконид  $P_4$  как правило, хорошо выражен, и передняя ширина зуба меньше, реже равна задней . . . . . Подрод **Citellus** Obolensky ex Oken (стр. 197).
- 44 (37). Расстояние от середины линии, соединяющей задние края надглазничных отростков, до середины затылочного гребня превышает ширину черепа за скуловыми дугами. Массетерная площадка нижней челюсти в ее переднем отделе выпуклая, реже ровная.  $P^3$  овальный в сечении, и задне-внутренний поперечник его коронки существенно больше задне-наружного. Площадка мезостилиа на  $M^1$ — $M^2$  не короче площадки парастилиа. Передний гребень  $M^3$  раздвоен в его передней части.  $M_3$  с полным гребнем металофида . . . . . Триба **Synomyni** род **Synomys** Rafinesque (стр. 452).
- 45 (46). Наименьшее расстояние между внутренними краями альвеол  $M^3$  меньше, реже равно половине того же расстояния на уровне  $P^3$  . . . . . Подрод **Synomys** Rafinesque (стр. 454).
- 46 (45). Наименьшее расстояние между внутренними краями альвеол  $M^3$  заметно превышает половину того же расстояния на уровне  $P^3$  . . . . . Подрод **Leucocrossuromys** Hollister (стр. 455).

Подсемейство *MARMOTINAE* РОССОК, 1923 —  
**НАЗЕМНЫЕ БЕЛИЧЬИ**<sup>1</sup>

**Характеристика.** Грызуны различной величины, от наибольших в подсемействе сурков, до мелких, размерами с бурундука или малого суслика. Окраска однотонная, пятнистая или продольнополосатая. Общее направление специализации характеризуется приспособлением к питанию вегетативными частями растений и колониальному обитанию в норах в условиях открытого ландшафта равнинных и горных территорий северного полушария. Наиболее специализованы представители триб *Marmotini* и *Cynomysini*, а среди *Citellini* — суслики подрода *Colobotis*. По сравнению с представителями подсемейства древесных беличьих (*Sciurinae*), а также с менее специализованными формами *Marmotinae*, для указанных групп характерны следующие признаки.

1. Укороченные хвост, уши и задние конечности; последние преимущественно за счет их дистальных отделов.

2. Развитие гипсодонтизма и переход от бугорчатого строения жевательной поверхности коренных к бугорчато-гребенчатому и соответственно от давяще-перетирающих жевательных движений к режуще-перетирающим. Последнее связано с попеременным движением нижнечелюстных ветвей внутрь и вперед, размах которого в их задних отделах больше, чем в передних. Этому способствует поворачивание каждой из ветвей наружу с помощью части большой жевательной мышцы, укрепляющейся сзади на загнутой внутрь части углового отдела.

3. Некоторое смещение глаз и соответственно глазниц из боковой плоскости во фронтальную. Соответственно сужается межглазничное пространство и усиливается костная защита глазного яблока: приподнимаются края глазниц и усиливаются надглазничные отростки.

4. Меньшая приспособленность резцов в особенности нижних (по крайней мере у современных представителей подсемейства) к грызению твердого субстрата. Они не столь круто изогнуты, как у более примитивных форм, и сравнительно слабо уплощены в передне-заднем направлении; ширина их не бывает меньше половины передне-заднего поперечника зуба.

Мозговой отдел черепа относительно короткий: расстояние от середины линии, соединяющей задние края надглазничных отростков, до верхнего края затылочного отверстия короче, чем от названной точки до конца носовых костей. Верхняя линия профиля симметрично опускается в ее переднем и заднем отделах; затылочная площадка ориентирована вертикально или несколько наклонена вперед в ее верхней части. Скуловые дуги сходятся в направлении вперед. Массетерная площадка верхнечелюстной кости с развитым в различной степени желобообразным углублением; передне-верхний край скуловой дуги в виде гребешка, изменчивого по длине и высоте, переходит на боковую поверхность носового отдела.

**Распространение и зональная приуроченность.** Населяют Евразию и Сев. Америку, где большинство видов является зональными формами открытых ландшафтов умеренных широт, как в горах, так и на равнинах. В полупустынной и лугово-лесной подзонах число видов уменьшается. Однако по долинам рек и в горных районах отдельные виды заходят к северу за полярный круг, а к югу — в область субтропиков и континенталь-

<sup>1</sup> Общая система семейства и ее обоснование будут приведены в первой части второго выпуска, посвященного беличьим.

ных пространств центральных частей азиатского материка, где благодаря благоприятным сочетаниям рельефа и климатических факторов условия существования оказываются близкими к таковым равнин умеренного пояса.

**История и систематический состав.** Остатки представителей всех триб известны с середины третичного периода. При этом степень морфологической специализации третичных форм свидетельствует о значительно более раннем отхождении подсемейства от каких-то примитивных *Ischyromyoidae* или от общего с ними предка. Уже наиболее древние из известных остатков позволяют говорить о значительной самостоятельности в развитии фауны наземных беличьих Старого и Нового Света. Как и для многих других млекопитающих, третичная история ее характеризуется родовым и породовым (в позднем отделе), а четвертичная — видовым и подвидовым (голоцен) уровнем формообразовательного процесса и значительными изменениями площадей и границ ареалов в связи с ландшафтными сдвигами, вызванными плейстоценовыми похолоданиями. Известны ископаемые представители подсемейства различного таксономического ранга, характеризующиеся сочетанием признаков строения черепа, свойственных различным современным родам и видам. Недостаток данных не позволяет с уверенностью восстановить конкретные этапы филогенеза в пределах подсемейства, а дает лишь вероятные основные направления эволюции; особенно не хватает материалов в Старом Свете.

Подсемейство включает пять триб: бурундуки — *Tamiini*, американские суслики или земляные белки — *Otospermophilini*, настоящие суслики — *Citellini*, сурки — *Marmotini* и луговые собачки — *Cynomiyini*. Оба последние в современную геологическую эпоху монотипичны в родовом отношении и четко характеризуются морфологически. Триба американских сусликов наиболее сложна по ее родовой и подродовой дифференциации, обнаруживает явственные связи с трибой бурундуков и тем самым с подсемейством древесных беличьих.

Видовая дифференциация в фауне наземных беличьих Старого Света выражена сравнительно слабо, о чем свидетельствует незначительное число «хороших» видов и наличие гибридов на границах ареалов или даже узких зон, занятых переходными формами в местах вторичного, нередко, по-видимому, послеплейстоценового контакта. В составе 15 родов и 16 подродов подсемейства насчитывается более 125 видов, в том числе более 55 ископаемых, следующим образом распределяющихся по трибам: *Tamiini* — 20, *Otospermophilini* — 37, *Citellini* — 37, *Marmotini* — 24, *Cynomiyini* — 8.

### Триба TAMIINI Black, 1963 — БУРУНДУКИ

**Характеристика.** Размеры от мелких до средних; мелкие (род *Tamias*) не превышают веса 120 г. Кондилобазальная длина черепа до 50 мм, длина верхнего ряда коренных до 10 мм. Окраска верха однотонная, с некоторым числом (не более пяти) продольных черных полос, причем боковые из них разделены участками более светлыми, чем основной тон его окраски. Реже имеется одна пара светлых боковых полос.

Приспособления к норovому образу жизни и рытью с помощью передних конечностей выражены слабее, чем у представителей других триб. Зверьки ведут наземно-древесный, реже древесный, образ жизни, обладают относительно длинными конечностями, в том числе и задними, с укороченными проксимальными звеньями (бедреная и плечевая кости) и уд-

линенными дистальными (большая и малая берцовые, локтевая и лучевая), причем прилегающая к большой берцовой часть малой берцовой кости, равно как и локтевой отросток, относительно короткие (Bryan, 1945). Третий палец приблизительно равен четвертому. Уши и хвост длинные, последний без явственного «расчеса» волос на две стороны. Метатарзальные мозоли отсутствуют. Защечные мешки и парные зарезцовые углубления твердого нёба развиты в различной степени.

Верхняя линия профиля осевого черепа выпрямленная, носовой и затылочный отделы ее слабо опущены вниз. Передне-нижний край скуловых дуг расположен на уровне границы  $P^4-M^1$  или середины первого из них. Межглазничное пространство умеренной длины, широкое, не расширяющееся в направлении назад. Длина его составляет около 30% кондлобазальной длины черепа и равна или несколько превышает ширину его за надглазничными отверстиями. Края его едва приподняты над поверхностью лба; надглазничные отростки тонкие, направлены назад и вниз. Заглазничное сужение широкое, более 60% ширины черепа на уровне слуховых отверстий. Подглазничный канал отсутствует или едва намечается, реже хорошо развит, затылочный гребень слабо выражен. В средней части затылочной площадки, между средней точкой последней и верхним краем затылочного отверстия имеется вздутие с едва намечающимся соединяющим их срединным гребнем; реже оно отсутствует. Поверхность верхнечелюстной кости, выходящая в орбиту, образует хорошо выраженную альвеолярную площадку над корнями  $P^4-M^3$ . Нижняя лопасть углового отдела нижней челюсти хорошо развита и слабо загнута внутрь.

Коренные зубы брахиодонтные; верхние — с низким и широким протоконом, нижние — с мелким и широким углублением талонида и незначительной разницей в высоте передних и задних бугров.  $P^3$  имеется или отсутствует. Верхние зубные ряды параллельны или слабо расходятся в направлении вперед, и ширина твердого нёба между краями альвеол  $M^3$  составляет не менее 75% ширины его на уровне  $P^4$ . Очертания  $M^1-M^2$  широкотреугольные, близкие по форме к равностороннему, треугольнику с закругленными углами; очертания  $M_1-M_2$  приближаются к квадрату или ромбу. Резцы сравнительно высокие и узкие, ширина верхних составляет менее 60% их передне-заднего поперечника; нижние резцы длинные, но не доходят до линии, соединяющей края обеих челюстных вырезов, не менее чем на половину (реже на  $\frac{1}{3}$ ) длины сочленовного отростка.  $P^3$  если имеется, то в виде тонкой палочки, прижатой к  $P^4$ . Этот последний сравнительно крупный: коронарная ширина его не менее 75% той же ширины  $M^1$ ; площадка парастили развита значительно слабее, чем на коренных, и редуцирована в ее внутренней части; в различной степени обособленный промежуточный бугорок на заднем гребне (метаконуль) имеется. Передние и задние гребни на всех верхних коренных слабо развиты, бугры, которые они связывают, широко расставлены, а внутренняя часть заднего гребня явственно изгибается вперед, так как метаконуль расположен несколько впереди задне-наружного бугра, а не на одной линии с ним.  $M^3$  с двумя наружными корнями, задний гребень на нем отсутствует.  $P_4$  значительно меньше  $M_1$ : несколько короче и значительно уже, в особенности на уровне передней пары бугров, где ширина зуба много меньше задней. Гипоконид хорошо развит, не вынесен вперед. Передне-внутренний бугор (протоконид) значительно меньше наружного (метаконида) и расположен позади него. Передний промежуточный бугор (протоконулид) на  $P_4$  отсутствует, реже едва намечен, но имеется на настоящих коренных, убывая по величине в на-

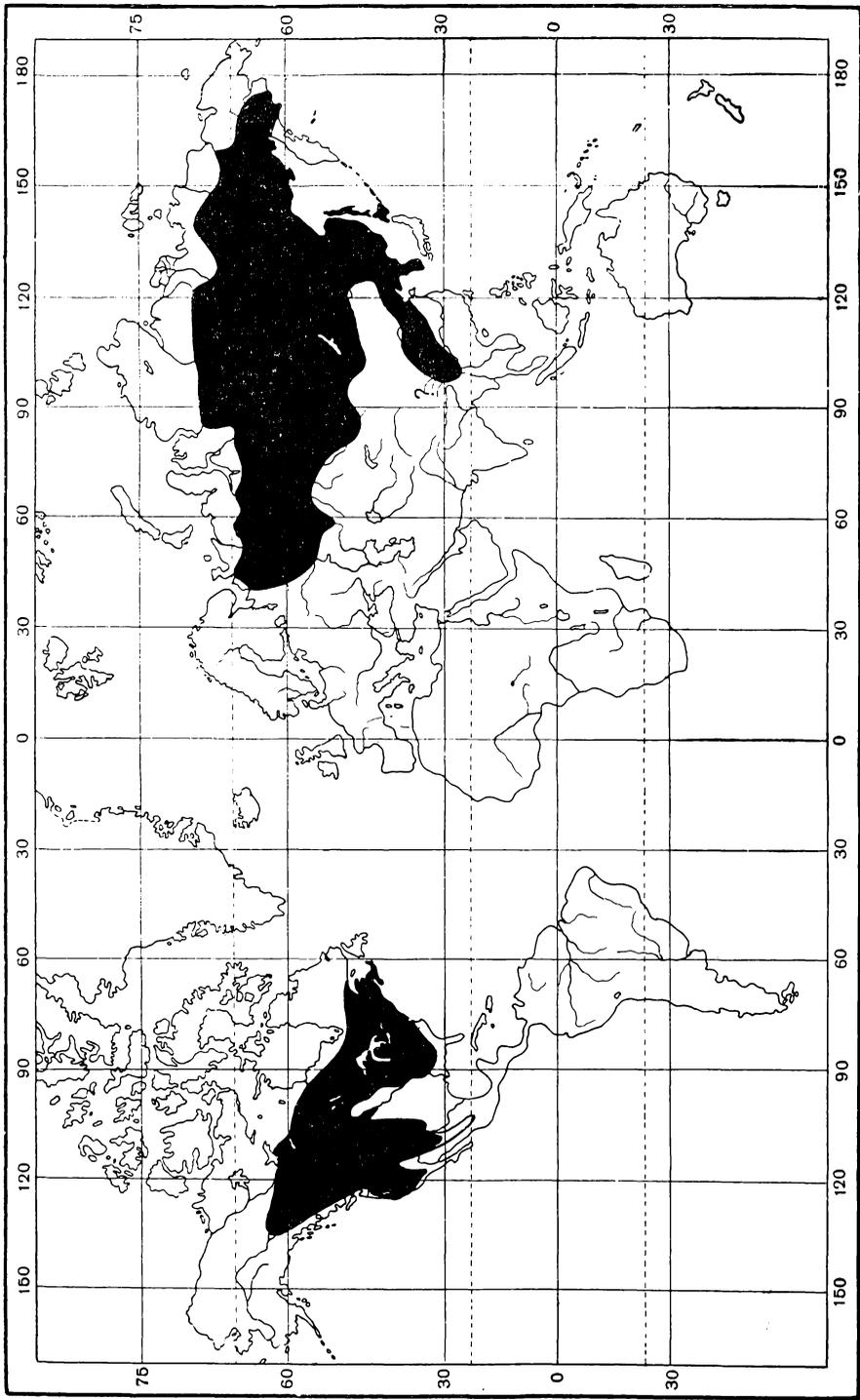


Рис. 20. Распространение наземных беллицых трибы *Tamiini*.

правления назад. Площадка тригониды не полностью отграничена от площадки талониды; последняя без бугров и гребней на ее дне.

**Распространение и зональная приуроченность.** Населяют подзоны хвойных и хвойно-широколиственных, а на западе Сев. Америки частично и широколиственных лесов северного полушария. С хвойно-широколиственными, а также с жестколистными вечнозелеными лесами горных районов проникают далеко к югу в субтропики юго-восточной Азии (Юньнань) и Сев. Америки (сев. Мексика); в горах Сьерра-Невада поднимаются до высоты 3600 м над ур. м. Встречаются и на ряде островов вдоль восточного побережья азиатского материка. В лесах Лабрадора, Камчатки, центральных и западных районов европейской части СССР, а также Зап. Европы отсутствуют (рис. 20).

**История и систематический состав.** Ископаемые представители известны с миоцена в Сев. Америке и в Азии. В Европе достоверно известны с конца среднего плиоцена. Однако вполне вероятно, что после изучения более полных остатков, формы, относящиеся к *Tamini*, будут обнаружены среди мелких ископаемых представителей подсемейства *Sciurinae*, известных здесь не только из миоценовых, но и из олигоценовых отложений. Нахождение третичных *Tamini* в Зап. Европе за пределами границ современного ареала трибы указывает на вероятные значительные изменения в распространении ее представителей, по-видимому, наиболее существенные на границе с неогеном. В плейстоцене остатков за пределами современного ареала не найдено. Включает два современных рода: *Tamias* и *Sciurotamias*. Возможно, что при изучении дополнительных материалов по плиоценовому *Csakvaromys* Kretz. и современному *Rupestes* Thos. по крайней мере первому из них придется придать родовой ранг.

В пределах трибы отчетливо выражены два направления специализации: собственно бурундуки (*Tamias*) — зверьки, ведущие полудревесный образ жизни, преимущественно в хвойных и хвойно-широколиственных лесах, и китайские древесные бурундуки (*Sciurotamias*), населяющие горные вечнозеленые жестколистные леса субтропиков юго-восточной Азии (а в плиоцене — и Зап. Европы), где занимают экологическую нишу настоящих белок. Имеющиеся палеонтологические материалы не дают указаний на то, чтобы в фауне Старого Света бурундукообразные формы наземных беличьих образовывали столь многочисленную и разнообразно радиировавшую группу, как некоторые американские суслики из трибы *Otospermophilini* в современной фауне Нового Света. О вероятных причинах этого говорилось выше (стр. 65).

#### Род TAMIAS Illiger, 1811 — БУРУНДУКИ

**Характеристика.** Мелкие представители трибы с кондилобазальной длиной черепа, не превышающей 39 мм, и длиной верхнего ряда коренных — 7.2 мм. В окраске верха — пять продольных темных полос (у некоторых форм отчетливо может быть выражена только центральная, проходящая вдоль хребта). Запечные мешки хорошо развиты, доходят назад до рукоятки грудинной кости; соответственно хорошо развиты и парные резцовые углубления твердого неба.

Осевой череп умеренно вытянутый и сравнительно широкоскулый: наибольшая скуловая ширина составляет не менее 55% его наибольшей длины. Передняя часть носового отдела сверху более или менее уплощенная. Подглазничные отверстия крупные, круглые или овальные, подглазничный канал отсутствует или едва намечается. Углубление массетерной площадки нижней челюсти хорошо выражено, как и ямка на наружной

поверхности сочленовного отростка, где она занимает по крайней мере всю область его основания. Нижняя диастема равна или едва короче длины зубного ряда.

P<sup>3</sup> имеется или отсутствует. P<sup>4</sup> с хорошо выраженным бугорком на передне-наружном углу площадки парастилия. Промежуточный бугорок заднего гребня (метаконуль) на P<sup>4</sup> и M<sup>1</sup> отделен от метакона хорошо заметным перехватом. Передняя поверхность резцов (во всяком случае нижних) с мелкими продольными бороздками или короткими желобками по всей ее ширине.

**Распространение и зональная приуроченность** те же, что и трибы. Западная граница в Евразии совпадает приблизительно с 40° в.д. На севере заходит в подзону лесотундры, а на юге — в область островных смешанных лесов; в горы поднимается до верхней границы леса.

**История и систематический состав.** Ископаемые остатки известны с раннего миоцена в Сев. Америке и с позднего в Азии (Прииртышье) и с среднего (?) плиоцена в Европе (Польша, юго-западная Украина (?)). Родовое название *Tamias* Illiger, 1811 имеет приоритет над более поздним названием *Eutamias* Trouessart, 1830. Включает два современных подрода — *Tamias* и *Eutamias*. Для выделения бурундуков западных частей Сев. Америки в род или подрод *Neotamias* Howell (Howell, 1929; Miller et Kellog, 1955; Hall et Kelson, 1959) нет достаточных оснований. Еще меньше их для того, чтобы считать обе группы относящимися к разным подсемействам беличьих: соответственно к *Marmotinae* и *Sciurinae* (*Callosciurini*) (White, 1953). Здесь, в соответствии со взглядами Эллермана (Ellerman, 1940) и Брианта (Bryant, 1945), азиатские и западные североамериканские бурундуки относятся к одному подроду — *Eutamias*.

Обращает на себя внимание отсутствие ископаемых остатков плейстоценового возраста к западу от современной границы ареала в Евразии и к востоку в Сев. Америке, что вряд ли может быть объяснено только тафономическими причинами (сравнительная редкость захоронения костей лесных видов). Современный видовой состав рода однообразен в Старом Свете (1 вид) и разнообразен в Новом (16 видов).

#### 1. Подрод EUTAMIAS Trouessart, 1880

**Характеристика.** Длина хвоста более 40% длины тела. Срединная черная полоса не отличается по ширине от лежащих по бокам от нее черных полос, а промежутки между ней и этими последними не отличаются по ширине от таковых между обеими боковыми черными полосами.

Носовой отдел черепа относительно короткий. P<sup>3</sup> имеется. Передне-наружный бугор (протоконид) P<sub>4</sub>, как правило, крупнее внутреннего (метаконида), а этот последний обычно значительно сдвинут относительно него назад. Передняя поверхность верхних резцов с хорошо выраженными мелкими продольными бороздками.

**Распространение и зональная приуроченность.** Граница ареала в Старом Свете совпадает с границей рода за исключением ее южной части, в Китае встречается к югу до Сычуани. В Сев. Америке населяет хвойные и смешанные леса всей ее западной части к югу почти до северного тропика; восточная граница проходит к западу от 100° з. д., кроме северо-западного участка границы, где совпадает с этой параллелью, захватывая и северную часть Великих озер.

**История и систематический состав.** Позднемиоценовый калифорнийский *Tamias atheles* Hall предположительно относится к этому подроду (Bryant, 1945). Более вероятно отнесение к нему средне(?)плиоценового

польского *T. orlovi* Salensky и среднеплейстоценового китайского *T. wimani* Joung. Из плейстоцена Сев. Америки известно две формы; остатки этого возраста на территории СССР найдены, но не описаны. Известно 17 современных видов и 71 подвид, из них в Евразии один вид с девятью подвидами. Хотя число форм, описанных из Нового Света, следует считать преувеличенным, все же большее видовое разнообразие представителей подрода в Америке, как и большая внутривидовая изменчивость их здесь, несомненны. Более полные палеонтологические данные должны решить вопрос о том, является ли территория Нового Света центром возникновения подрода (и развития рода вообще). Имеющиеся — не противоречат подобному заключению.

В фауне СССР — один вид: азиатский бурундук *T. (Eutamias) sibiricus* Laxm.

1. **Tamias (Eutamias) sibiricus** Laxmann, 1769 — Азиатский бурундук (рис. 21 и 22).

**Характеристика.** Длина тела до 270 мм, хвоста до 180 мм. От американских видов отличается следующей совокупностью внешних признаков: 1) более длинным хвостом; 2) более короткими, с притупленной вершиной ушами; 3) более отчетливо выраженными темными краевыми полосами на спине, а также передними отделами первой пары темных полос, лежащих по бокам от срединной; 4) более явственным темным окаймлением светлой полосы, идущей над глазом к концу носа; 5) более широкой, особенно в ее заднем отделе темной щечной полосой, образующей хорошо развитое потемнение под ухом и несколько позади него; в направлении назад оно нередко сливается с передними отделами темных краевых полос спины.

В строении черепа наиболее постоянны такие отличия: 1) укороченный и широкий угловой отдел нижней челюсти; 2) положение заднего края скуловой площадки верхнечелюстной кости на уровне заднего края альвеолы  $P^4$  (у большей части американских видов — впереди от этой линии); 3) более крупный  $P^3$ ; 4) сильнее развитая площадка парастилия  $P^4$ , в особенности бугор на ее передне-наружном углу; 5) более сильная разница в величине обоих передних бугров  $P_4$ ; 6) слабее развитый мезоконид этого зуба; 7) не так далеко заходящее к середине  $P_4$  углубление между обоими наружными буграми. Кроме того, А. Уайт (White, 1953) указывает следующие признаки: округлая, а не щелевидная форма подглазничного отверстия, более широкие основания надглазничных отростков, относительно более узкая межглазничная область и некоторые другие более мелкие отличия.

**Распространение.** Лесная зона европейской части СССР (приблизительно в пределах ареала сибирской пихты), а также большей части азиатского материка, по горным лесам которого встречается к югу до южных районов Китая включительно. На западе Сибири распространен в области островных березовых и сосновых лесов; на север особенно далеко проникает по долинам рек на ее северо-востоке (до устья Енисея, Хеты и Индигирки). На водораздельных пространствах граница распространения довольно хорошо совпадает с северной границей лиственницы. В горах — до верхнего предела лесной растительности, в «урожайные» годы — включая и пояс кедрового стланника. В СССР граница ареала на западе и юге проходит приблизительно по линии: Холмогоры, левобережье Сев. Двины, Вологда, Варнавино на Ветлуге, правобережье р. Керженец, левобережье р. Волги, правобережье р. Камы, р. Белая и далее, в обход с юга Уральского хребта, следует на Ялуторовск, Тару, оз. Чаны, Новосибирск и, обогнув Южный и Калбицкий

Алтай, выходит к государственной границе. Отсутствует на Камчатке, но населяет Шантарские острова, Сахалин и южные острова Курильской гряды, северную часть Монголии и п-ов Корею, Японию, значительную часть южных горно-лесных районов Китая.

**История.** Единичные остатки голоценового возраста, известные из южных районов Зап. Сибири и из Алтайских пещер, не обнаруживают отличий от соответствующих костей современного вида.

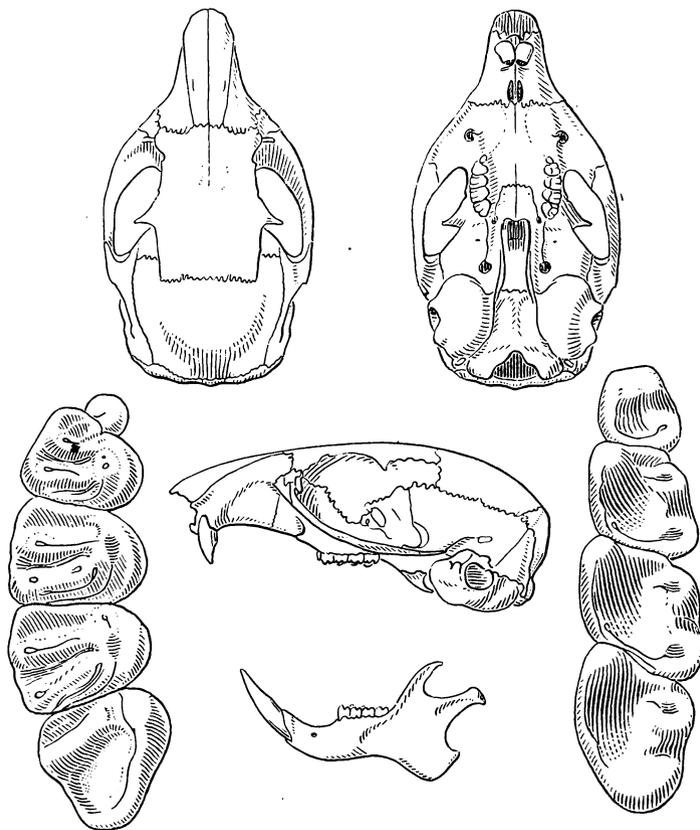


Рис. 21. Череп азиатского бурундука (*Tamias sibiricus* Laxm.).  $\times 1.3$ .

**Географическая изменчивость и подвиды.** Клиальная изменчивость размеров и окраски слабо выражена, а по мнению некоторых авторов и вовсе отсутствует (Зубчанинова, 1962); изменчивость строения черепа не изучена. Окраска несколько темнеет по направлению с севера на юг, а на юге ареала, хотя и в меньшей степени — с запада на восток (на севере соотношение обратное), и в ней усиливаются охристо-рыжеватые тона. Они достигают наибольшей яркости на востоке (Приморье и Курильские острова) и юго-востоке (Южн. Китай) области распространения. Наиболее ярко окрашены верх головы, темная щечная полоса и огузок, откуда рыжеватые тона переходят также на корень хвоста. Одновременно палевый оттенок приобретают и крайние из светлых боковых полос (особенно в их задних отделах), а светлый «ошейник», образованный белыми окончаниями волос в переднем отделе туловища, исчезает. У темноокрашенных особей черные полосы оказываются более разви-

тыми: боковые в их передних отделах приближаются к подглазничным и сливаются с ними, хребтовая далее заходит вперед на затылок и теменную область, а по бокам верхней поверхности головы, над глазами, появляется темное окаймление, развитое, однако, слабее, чем у североамериканских бурундуков. Наиболее тускло окрашены зверьки из северо-восточных районов Якутии. Изменчивость обнаруживается и в строении зубов, заслуживающих в этом плане специального изучения. Так, у восточных форм передняя пара бугров  $P_4$  более обособлена друг от друга, разница в их величине меньше, чем у западных, а на юго-востоке ареала у части особей этот зуб имеет небольшой передний промежуточный бугорок (параконулид), постоянно отсутствующий у западных.

Описано более десяти подвидов, пять из которых с территории СССР. По данным Е. В. Зубчаниновой (1962), по размерам и окраске различаются только два: типичный и приморский (*T. s. orientalis* Bon).

1. *T. s. striatus* Pallas (1778) — преобладают особи со светлым желтоватым общим тоном окраски верха, без красновато-рыжих тонов; черные полосы сравнительно узкие. Распространение: европейская часть ареала (кроме Камского Приуралья), Урал к северу от Свердловска, Сибирь на восток от Тобольска, до среднего течения Подкаменной Тунгуски и низовий Енисея к северу.

2. *T. s. sibiricus* Laxmann (1769) — общий тон окраски верха большинства особей довольно интенсивный, ржаво-желтовато-серый, черные полосы шире, чем у предыдущего. Распространение: от южной Башкирии и Южного Урала до Восточно-Казахстанской обл., Алтая, Красноярского края, Забайкалья и верховьев Амура.

3. *T. s. jacutensis* Ognev (1935) — преобладает общий тон окраски верха европейской формы, но бледнее и без желтых тонов; продольные черные полосы узкие. Распространение: северо-восточная часть ареала.

4. *T. s. orientalis* Bonhote (1899) — крупнее предыдущих подвидов; общий тон окраски верха яркий и насыщенный, с красновато-ржавыми тонами. Распространение: Амурская обл., Приморский край.

5. *T. s. lineatus* Siebold (1826) — близок к предыдущему, но несколько мельче, а общий тон окраски несколько бледнее, особенно в нижней части спины. Распространение: Сахалин, южные Курилы (о-ва Уруп, Итуруп, Кунашир), Шантарские острова и, вероятно, Охотское побережье к северу до Аяна.

**Местообитания и численность.** Типичным местообитанием служат темнохвойные лиственничные леса.

В Воляско-Камском крае наибольшей плотности достигает в пихтовых, елово-пихтовых и лиственничных лесах (Донауров и Теплов, цит. по: Огнев, 1940). В окрестностях Сургуты наиболее многочислен в кедровниках; на втором месте по заселенности стоят еловые леса и пихтарники.

В Нарымском крае обычен в кедрово-еловой тайге, особенно с ягодными кустарниками в нижнем ярусе. В Иркутской обл. населяет главным образом еловую, кедровую и лиственничную тайгу (Бакутин, 1930), а в подзоне смешанных лесов, на междуречье Зеи и Амура — дубово-лиственничные леса (Снигиревская, 1962). В окрестностях Гижиги обычен в лиственничниках, в верховьях рек (Адлерберг и др., 1935).

Судя по данным М. Г. Бакутина (1930) и наблюдениям в Приамурье, наименее охотно заселяет сосновые леса. Однако у южной границы лесной растительности, например в Барабе, наиболее высокая численность характерна именно для сосновых боров, а не для лиственного мелколесья. Среди этого последнего зверьки встречаются в башкирском лесо-

степье, слагающемся из липы, дуба, клена и березы с подлеском из лещины, рябины и ягодных кустарников (Огнев, 1940), в западносибирских островных осиново-березовых лесах (Велижанин, 1931), в забайкальских березовых лесах по Ундинскому хребту и долинам р. Зюльзикан и Зюльза (Кузнецов, 1929). В таежной же зоне лиственный лес не входит в число коренных местообитаний бурундука, а является одной из стадий, которые посещаются осенью, в период запасаения корма на зиму. Сходных взглядов придерживается и М. Г. Бакутин. На Амуро-Зейском междуречье к таким угольям относятся небольшие по площади участки леспедцеиновых дубрав, заболоченные тальниково-ершиковые заросли, заросли лещины и кустарникового дуба, лесные «острова» среди обработанных полей, а также залежи, посеы и огороды.

Вопрос о колебаниях численности у бурундука относится к числу наименее изученных особенностей его биологии. По наблюдениям Е. М. Снигиревской (1962), на Амуро-Зейском плато в 1957—1959 гг. количество бурундуков в сборах составило соответственно 31, 35.6, 33,4%. Такое постоянство численности является, возможно, результатом высокой приспособленности вида к воздействию неблагоприятных внешних условий — климатических и кормовых. Высокая подвижность и способность запасать корм позволяют зверьку легко переживать периоды истощения семенных кормов в собственном лесном биотопах, переходя на питание второстепенными кормами, в частности семенами растений культурного ландшафта — садов, посевов и огородов. Вместе с тем не исключено, что постоянство численности поддерживается и ландшафтными особенностями территории: наличием местообитаний с растительностью двух различных флористических комплексов — дубравного и таежного. При этом неурожай семян северных растений восполняются урожаем их у более южных видов, например, дуба и его спутников, а также у весьма разнообразных видов сельскохозяйственных культур и сорняков.

Сезонные колебания численности бурундука Амуро-Зейского плато весьма значительны. Так, если в мае число добытых зверьков составляло 14% всех сборов этого вида, в июне 15%, то уже в августе, в связи с массовым выходом молодых на поверхность, оно достигает 46%, понижаясь к концу этого месяца до 4.8%.

**Норы.** Располагаются на возвышенных, сухих местах. Случаи поселения в дуплах сравнительно редки; чаще делает летние гнезда в трухлявых пнях и стволах поваленных деревьев. В поясе криволесья может жить в пустотах среди каменных россыпей. Вход в нору обычно один, располагается под прикрытием скал, камней, корней деревьев; на Амуро-Зейском плато, он, как правило, открыт и при отсутствии густого травяного покрова хорошо заметен благодаря его большим размерам, а у свежих нор — и по земляному выбросу. Единственный подземный ход идет вниз под разными углами, иногда винтообразно. Известно два типа нор: одни для жилья и хранения запасов, другие только для запасов. Отличительной особенностью первых является наличие в них двух камер, расширений главного хода или отходящих от него отнорков. В ряде случаев камеры располагаются в одной плоскости с ходом; в норах более сложного устройства камера и ход лежат в разных плоскостях. В верхней камере (диаметром до 35 см), часто находящейся недалеко от входа, помещается гнездо; сходных размеров нижняя служит для складывания зимних запасов. Норы, используемые только для хранения запасов, по нашему мнению, неправильно называемые Б. А. Кузнецовым (1929) «летними» норами, имеют, как правило, более простое устрой-

ство. Они состоят из короткого наклонного хода, ведущего в единственную камеру. На Амуро-Зейском плато она располагается на глубине от 54 до 68 см; наибольший ее размер —  $37 \times 28$  см при длине хода до 345 см. По данным К. А. Плятер-Плохоцкого (1932б), глубина нор на Дальнем Востоке зависит от характера почвы и достигает 2—2.5 м. В Волжско-Камском крае гнездо строится из листьев липы, клена, осины, малины и папоротника; иногда используется также мох и чешуйки сосновой коры. В Иркутской обл. для постройки употребляются листья травянистых растений, осины и березы; на амуро-зейском междуречье — листья осины, березы, дуба, леспедецы, ложной чины, различных злаков и полыней, лиственничная хвоя.

**Питание.** Основным кормом служат семена диких и культурных древесных, кустарниковых и травянистых растений, используемые в пищу круглый год. В Волжско-Камском крае семена составляют 97%; это семена липы, клена, вяза, ильма, жимолости, рябины, черемухи, бересклета, малины, а также некоторых травянистых растений — земляники, черники, костяники, осок, копытеня, кислицы и др. В лесах близ Павлодара основным семенным кормом в весеннее время являются семена лесных осок и кедра, летом — рябины, калины, брусники, черемухи и малины, а из травянистых растений — осок, дикого проса, вьющейся гречихи, гореца, лютика, мышиного горошка и др. (Залесский и Зверев, 1935). В Забайкалье бурундук питается семенами лиственницы, кедра и ряда лесных травянистых растений (Кузнецов, 1929). В Иркутском округе в весеннее время — семенами лиственницы, ели и кедра, начиная с середины июня — семенами шиповника, герани, лютика, осоки, а также зернами культурных злаков, из которых в наибольшем количестве поедаются ржаные и пшеничные и менее охотно зерна овса и конопли. На Амуро-Зейском плато с весны по осень семенная масса содержится в 82% вскрытых желудков. Наибольшее значение в питании играют здесь семена в мае и сентябре, когда встречаются в желудках всех добываемых зверьков; в июне соответствующая цифра составляет 62.1%, в июле — 82.5%, в августе — 83%. В подзоне хвойно-широколиственных лесов Амуро-Зейского плато состав кормов бурундука особенно богат. Далеко неполный список кормовых растений насчитывает 48 видов. Из них — пять древесных пород (лиственница, дуб, осина, черная и белая березы), пять кустарников (маньчжурская лещина, два вида леспедецы, ива и шиповник), два полукустарника (брусника и голубика) и 24 вида травянистых растений дикой и культурной флоры (рожь, пшеница, просо, ячмень, подсолнух, горох, кукуруза и мак). Из состава этой последней К. А. Плятер-Плохоцкий (1936) указывает для Дальнего Востока также гречиху, лен, чумизу, пайзу, яблоню, сливу, грушу и японскую вишню.

Помимо семян, питается и вегетативными частями растений. Так в лесах Павлодара весной поедает почки березы, лиственницы и других деревьев, летом — сочные побеги трав (Залесский и Зверев, 1935). Появление в желудках и защечных мешках зверьков зеленой пищи на Амуро-Зейском плато совпадает с серединой мая. В этот период главным видом зеленого корма здесь также служат почки лиственницы, а во второй половине мая и первой половине июня — и молодая лиственничная хвоя. Во второй половине июня зеленые корма поедаются наиболее интенсивно. В это время они встречаются в 43% всех желудков, тогда как уже в первой половине июля в 20%, а во второй — лишь в 14.2%. В конце июля и в августе бурундуки особенно интенсивно питаются ягодами голубики и брусники.

Из животной пищи наибольшее значение имеют насекомые. В Волжско-Камском крае они составляют 18.2% от общего числа встреч; на Амуру-Зейском плато в июле-августе остатки насекомых содержит 10.6% общего числа желудков и 15.1% защечных мешков. В середине лета особенно большую кормовую роль играют здесь муравьиные «яйца», заполнявшие защечные мешки почти всех добывавшихся зверьков. Роль моллюсков и позвоночных животных в питании незначительна. В Волж-



Рис. 22. Азиатский бурундук (*Tamias sibiricus* Laxm.). По фот. О. В. Егорова.

ско-Камском крае первые составили в кормах бурундука 12.0%, вторые — 1.5%. Из числа этих последних в двух случаях были найдены остатки европейской лесной полевки и прыткой ящерицы, во втором — птенца из семейства вьюрковых (Донауров и Теплов, цит. по: Огнев, 1940). Случаи нападения на ящериц указаны также А. М. Никольским (1889) для Сахалина. Судя по двукратным находкам в подземных кладовых яичной скорлупы, бурундук на Амуру-Зейском плато употребляет в пищу яйца воробьиных птиц.

Основным видом запасаемого на зиму корма служат семена указанных выше диких и культурных растений, которые переносятся зверьком в нору в защечных мешках. На Амуру-Зейском междуречье семена составили в одной из кладовых 86% общего веса запасов, в другой — 98.7%, в третьей — 99.5%. Наибольший вес запасов, наблюдавшийся

в Волжско-Камском крае — 1480 г, на Амуро-Зейском междуречье — 1874 г, в Приморье — до 6 кг, а наибольший вес корма, переносимого в защечных мешках за один раз, — 8 г 140 мг. Кроме семенного корма, в зимние запасы входит незначительное количество листьев древесных, кустарниковых и травянистых растений; на Амуро-Зейском плато были встречены листья дуба, осины, плосколистной березы, леспедецы, ложной чины, а также концевые побеги лиственницы и лиственничная хвоя. Иногда значительную часть запасов составляют зерна хлебных злаков. В окрестностях Иркутска в норах бурундука находили до 1 кг ржи и пшеницы (Бакутин, 1930); в Приморье в одной из кладовых было обнаружено 1 кг ржи, 0,5 кг гречихи, 0,5 кг курурузы и немного подсолнуха, в двух других — 886 г и 1420 г зерен пшеницы (Плятер-Плохоцкий, 1932б).

**Размножение.** На всем пространстве ареала в европейской части Союза, а также на Дальнем Востоке гон начинается с конца апреля. Несколько иные сведения о сроках его в Западной Сибири сообщает В. И. Телегин (1957), по данным которого, на широте Новосибирска течка начинается обычно в первой половине апреля, через 2—4 дня после выхода зверьков из нор. Количество эмбрионов колеблется от 3 до 10 в Волжско-Камском крае, 4—5 в Западной Сибири (Залесский и Зверев, 1935), от 3 до 6 (в среднем 4.6) на Амуро-Зейском плато, 4—6 в Приморском крае. Молодые рождаются в последних числах мая—первой декаде июня, а в конце июня начинают выходить из нор. С конца июля, когда зверьки приступают к заготовке зимних запасов, прибылые животные ведут уже самостоятельную жизнь и к августу достигают веса и размеров взрослых. В связи с тем, что половое созревание наступает у бурундуков на 11-м месяце жизни, наиболее молодые из размножающихся зверьков относятся к помету предыдущего года.

Судя по наблюдениям на Амуро-Зейском плато, у бурундука бывает только один весенний помет. Эти данные подтверждаются и наблюдениями в Волжско-Камском крае (Огнев, 1940), Западной (Телегин, 1957) и Восточной Сибири (Плятер-Плохоцкий, 1932б), но расходятся с указаниями Г. Радде (1862), Б. С. Виноградова и С. И. Оболенского (1927) и Б. А. Кузнецова (1929), по сообщению которых у бурундука бывает два помета в лето: в июне и в августе. Этим данным противоречат, однако, отсутствие в Приамурье в июле и августе беременных самок (последние встречи — 7 июня) и средние размеры семенников самцов, равные в мае 12 мм, а в августе всего лишь 4.7 мм.

**Образ жизни.** Зимняя спячка полная. Зверьки залегают в конце сентября—начале октября, пробуждаются примерно в первой половине марта. По данным одних авторов, в норе зимует по паре зверьков (самец и самка), по данным других (Телегин, 1957) — лишь один.

Судя по наблюдениям на Амуро-Зейском междуречье, характерной особенностью популяции в период размножения является ее слабая подвижность. Зверьки тесно приурочены к лесным биотопам — единственному в это время местообитанию животного. Об этом свидетельствует как отсутствие бурундука весной и ранним летом в безлесных угольях, так и содержимое защечных мешков. Эти последние бывают наполнены исключительно лесными кормами: сохранившимися с прошлого года семенами лиственницы, леспедецы, жолудями и семенами других лесных растений. В середине лета, во второй-третьей декаде июля, когда молодые начинают вести самостоятельный образ жизни, для популяции наступает новый, гораздо менее благоприятный период — период заготовки кормов на зиму; зверьки в это время значительно более подвижны, чем

весной. Поскольку в середине лета лес не может служить местом заготовки кормов — семена нового урожая еще не созрели, прошлогодние же уже почти нацело уничтожены грызунами — местами кормежки и заготовки кормов становятся безлесные угодья, в другое время года бурундуком не заселенные. На Амуро-Зейском междуречье это заболоченные тальниково-ерниковые заросли, низинные и суходольные луга, заросли кустарникового дуба, залежи, заросли лещины. Именно в это время бурундук вместе с остальными грызунами предпринимает нападения на поля, откуда, кроме зерен хлебных злаков, переносятся также семена различных сорняков: лебеды, пикульника, *Eriochloa* и др. Указание К. А. Плятер-Плохоцкого (1936) на то, что на подлесных пашнях бурундуки начинают вредить с момента посева, т. е. в весенне-летний период, наблюдениями в Приамурье не подтверждаются. Если исходить из наибольшего веса одновременно переносимого бурундуком корма (см. выше), легко подсчитать, что для того чтобы собрать запасы весом в 1874 г (фактический вес одного из запасов на Амуро-Зейском плато), зверек должен был сбегать за кормом минимум 199 раз. В действительности же цифра эта, вероятно, сильно преуменьшена, так как обычно вес переносимой зверьком пищи редко превышает 6—6.5 г.

**Враги, паразиты, эпидемиологическое значение.** В Волжско-Камском крае к числу врагов бурундука относятся из хищных птиц — ястреб перепелятник и канюк; из млекопитающих — хомяк, ласка, горностаи, куница, лисица, волк, рысь, черный хорек и барсук (Огнев, 1940). В Горьковской обл. и в Башкирии особенно большое место (до 80% содержимого погадок и остатков пищи) бурундук занимает в питании канюка. Интересно, что в качестве врага его здесь отмечен также обыкновенный хомяк, который не только опустошает кладовые, но поедает и самого хозяина норы. В Иркутском крае за бурундуком охотятся медведи, колонки и горностаи. Медведь, раскапывая норы, поедает как запасы, так и хозяина; два других вида нападают на зверьков в норах и на поверхности, в лесу (Бакутин, 1930). В Амурском крае, кроме указанных К. А. Плятер-Плохоцким для Дальнего Востока волка, медведя, лисицы, колонка и енотовидной собаки, к его врагам может быть причислен солонгой, из птиц — ястреб тетеревиный и пустельга, из пресмыкающихся — амурский полоз.

Из блох на бурундуке наиболее обычна *Ceratophyllus tamias* Wagn. Является также прокормителем семи видов иксодовых клещей и значительного числа низших — гамазид и тромбикулид. Отмечен в качестве природного носителя возбудителей клещевого, а, возможно, и японского энцефалитов, туляремии и одной из форм клещевых сыпнотифозных лихорадок. Установлено, что в связи с посещением бурундуком в осенний период незаселенных им в течение большей части года безлесных и некоторой части лесных угодий он играет важную роль в захвате очагами энцефалитов пространств за пределами леса. Можно считать вероятным, что сходную роль играет этот вид и в отношении обеих других болезней.

**Хозяйственное значение.** Бурундук — один из самых вредных грызунов лесной зоны. Наибольший вред приносит в августе-сентябре, когда популяция достигает наиболее высокой численности и зверьки заняты заготовкой кормов на зиму, в том числе нередко, в значительной мере, за счет культурных растений. Указывается, что в европейской части СССР (среднее течение р. Белой) бурундук вредит посевам проса (Огнев, 1940), в Западной Сибири — посевам овса, ржи, пшеницы, льна и конопли (Залесский и Зверев, 1935). На Дальнем Востоке, в частности на

междуречье Зеи и Амура, бурундук в некоторые годы играет решающую роль в снижении урожая ячменя, овса, гречихи и особенно ржи и пшеницы. По указанию К. А. Плятер-Плохоцкого (1932б, 1936), в Биробиджанском районе осенью 1926 г. бурундуками было уничтожено 70—80%, а местами до 100% урожая. По сообщению автора, зверьки уничтожали хлеб не только на корню, но и хранящийся на поле, в скирдах и суслонах. Нередки случаи, когда на огородах бурундуки «снимают» чуть ли не целиком урожай подсолнечника, гороха, кукурузы, мака, сильно повреждают баклажаны, кабачки, огурцы, тыквы и арбузы (выедают семечки), а в садах в массе повреждают сливу, вишню, смородину и клубнику. Указывается, что в птицеводческих хозяйствах на Дальнем Востоке бурундук вредит тем, что, забираясь в вольеры, растаскивает корм из кормушек.

Являясь одним из основных потребителей семян не только культурных, но и дикорастущих растений, бурундук, с одной стороны, способствует сокращению семенного фонда, оказывая прямое влияние на семенное возобновление ценных видов (кедр, дуб и др.), а с другой — выступает в роли конкурента семейных видов птиц и грызунов. Очень может быть, что в этих конкурентных отношениях кроется причина крайней малочисленности белки на Амуро-Зейском междуречье, которая, судя по опросным данным, никогда не достигает здесь высокой численности. Возможно, что и на численность зерноядных воробьиных птиц бурундук воздействует не только косвенным, но и прямым путем, уничтожая кладки.

В Сибири всюду имеет промысловое значение. Добывается ради шкурки, в основном в весеннее время. Служит пищей ценных пушных зверей. Не исключена возможность, что бурундук в известной мере сдерживает семенное возобновление растений, засоряющих посевы зерновых культур.

## 2. Подрод TAMIAS Illiger, 1811

**Характеристика.** Длина хвоста менее 38% длины тела. Срединная черная полоса уже черных полос соседней пары, а промежутки ее от них отделяющие шире промежутков между этими последними.

Носовой отдел осевого черепа удлинненный.  $P^3$  отсутствует. Передне-наружный бугор (протоконид)  $P_4$  равен или лишь незначительно крупнее внутреннего (метаконида), а этот последний лишь незначительно сдвинут относительно него назад. Продольные бороздки на передней поверхности верхних резцов слабо выражены, образуя беспорядочную тонкую исчерченность.

**Распространение и зональная приуроченность.** Населяет преимущественно область широколиственных и частью смешанных лесов восточной части Сев. Америки; восточная граница проходит приблизительно по  $95-100^\circ$  з. д., северная — несколько южнее  $50^\circ$  с. ш., кроме северо-восточной части ареала, где совпадает с ней. Здесь же, в области смешанных лесов в районе Верхнего озера, ареал подрода совпадает с таковым подрода *Eutamias*.

**История и систематический состав.** Ископаемые остатки известны из плейстоцена Сев. Америки. Включает только один вид с девятью подвидами (Miller et Kellog, 1955), эндемичный для фауны Нового Света. Особенности строения черепа указывают на большую специализацию, чем у представителей подрода *Eutamias*.

## 2. Род SCIUROTAMIAS Miller, 1901 — КИТАЙСКИЕ БЕЛКОБРАЗНЫЕ БУРУНДУКИ

**Характеристика.** Крупные представители трибы с кондилобазальной длиной черепа до 50 мм и длиной верхнего ряда коренных до 10 мм. Окраска верха однотонная или имеется одна пара светлых боковых полос. Защечные мешки и резцовые углубления твердого неба слабо развиты.

Осевой череп вытянутый и сравнительно узкоскулый: наибольшая скуловая ширина составляет менее половины наибольшей длины черепа. Передняя часть носового отдела сверху сводообразно выпуклая. Подглазничные отверстия мелкие, в виде узких и коротких вертикальных щелей, подглазничный канал хорошо развит, но короткий. Углубление массетерной площадки нижней челюсти сравнительно слабо выражено, как и углубление на наружной поверхности сочленовного отростка; здесь оно располагается лишь у верхнего края, в области его основания. Нижняя диастема значительно короче длины зубного ряда. P<sup>3</sup> имеется. Бугорок на передне-наружном углу площадки парастилия P<sup>4</sup> не выражен. Промежуточный бугор заднего гребня (метаконуль) на P<sup>4</sup>—M<sup>1</sup> слабо обособлен от метакона. Передняя поверхность нижних резцов гладкая, или продольные бороздки имеются только вдоль ее наружной половины.

**Распространение и зональная приуроченность.** Широколиственные и жестколистные субтропические леса гор и равнин Юго-Восточного Китая, а также скальные участки в горах Южного (Юньнань), в пределах умеренного пояса и субтропической зоны. Лесные формы занимают экологическую нишу белок.

**История и систематический состав.** Ископаемые остатки известны из позднего плиоцена Азии и со среднего (конец) плиоцена Зап. Европы, откуда описан вымерший подрод *Csakvaromys* Kretzoi. Вместе с двумя современными подкладами *Sciurotamias* Mill. и *Rupestes* Thos. (по некоторым представлениям — лишь с первым из них) он относится некоторыми авторами к подсемейству *Sciurinae*, в частности к трибе восточных белок *Callosciurini* (Simpson, 1945). Однако такой точки зрения придерживается меньшинство. Еще А. Мильн-Эдвардс (Milne-Edwards, 1868) относил один из видов *Sciurotamias* к роду *Tamias*. Еще более определенно высказываются в этом отношении Дж. Эллерман и Т. Моррисон-Скотт (Ellerman, 1940; Ellerman et Morrison-Scott, 1951), относящие *Sciurotamias* к секции *Tamias*. По представлению И. М. Громова, *Sciurotamias* — достаточно древняя ветвь *Tamini*, развившаяся в Старом Свете. Черты ее несомненного родства с типичными представителями трибы замаскированы признаками внешнего строения, свойственными настоящим белкам (*Sciurinae*) в связи с более глубоким, чем у *Tamias*, приспособлением к древесному образу жизни.

## 1. Подрод SCIUROTAMIAS Miller, 1901 (рис. 23)

**Характеристика.** Окраска верха однотонная. Подошва задней конечности покрыта волосами, мозоль в основании ее большого пальца отсутствует. Когти передних конечностей умеренной длины и кривизны.

P<sup>3</sup> имеется. Нижняя вырезка челюсти хорошо выражена. Углубление на внутренней поверхности углового отдела распространяется вверх и назад до его края, явственно отграничивая нижний край сочленовного отростка. Массетерная площадка со слабо выраженным центральным уг-

лублением, закругленно-прямоугольной формы; бугор в ее передне-верхнем углу хорошо развит. Диастема относительно длинная — около 85% длины зубного ряда. Края подбородочного отверстия не возвышаются над поверхностью резцового отдела, а само оно сдвинуто вперед и вверх по

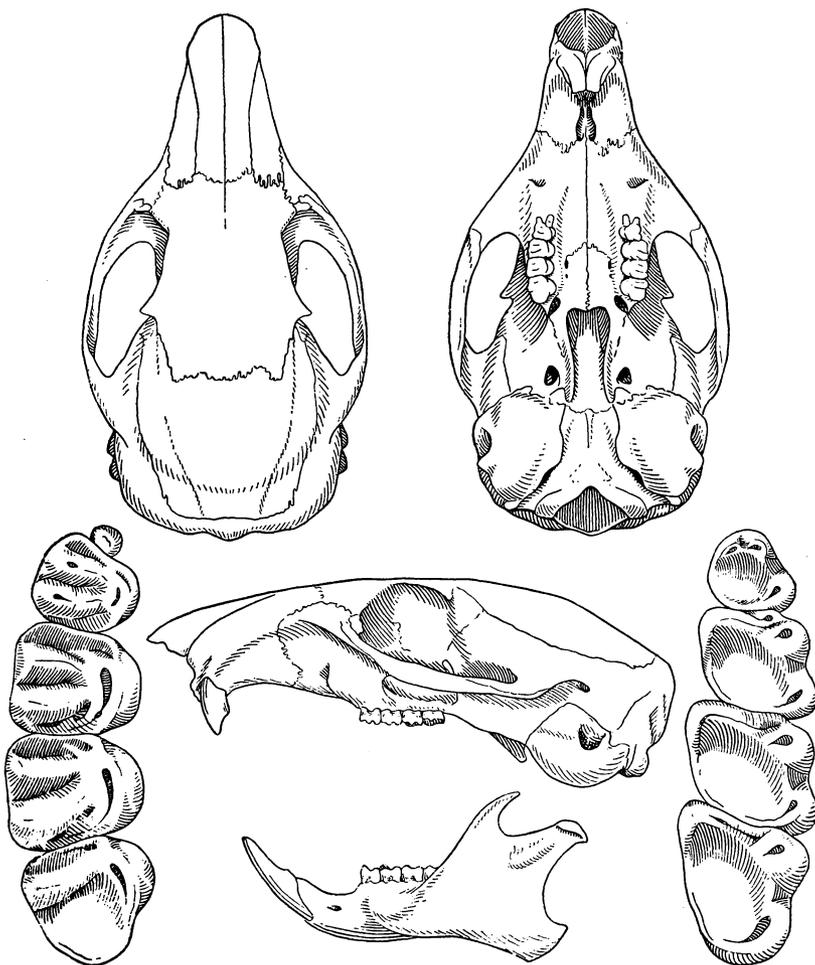


Рис. 23. Череп китайского древесного бурундука (*Sciurotamias davidianus* M. Edv.),  $\times 1.3$ .

отношению к середине последнего. Передняя поверхность нижнего резца гладкая.

**Распространение и зональная приуроченность.** Широко-лиственные и жестколистные субтропические леса Юго-Восточного Китая.

**История и систематический состав.** Ископаемые остатки известны из позднего плиоцена Азии. Описан один современный вид с признаками несколько более высокой специализации в строении нижней челюсти, чем у раннетретичного *Csakvaromys* Зап. Европы (прямоугольная форма массивной площадки, более обособленный угловой отдел, более длинная диастема).

## 2. Подрод RUPESTES Thomas, 1922

**Характеристика.** На боках туловища по одной продольной беловатой полосе. Передняя часть подошвы задней конечности голая, в основании ее большого пальца имеется крупная вытянутая мозоль. Когти передних конечностей длинные, круто изогнутые.

$P^3$  отсутствует. Кроме того, Дж. Моор (Moore, 1959) указывает на следующие отличия в строении черепа от типичного подрода: более узкая чешуйчатая кость, низкое положение массетерной площадки верхнечелюстной кости, хорошо выраженный выступ верхнего края скуловой дуги, расположенной позади середины орбиты, более отчетливые теменные гребни и более слабые надглазничные отростки.

**Распространение и зональная приуроченность.** Горные районы Южного и Юго-Западного Китая (Юньнань, Сиканг); обитает в скалах. Типичный экземпляр добыт на высоте около 3500 м над ур. м.

**История и систематический состав.** Ископаемые остатки неизвестны, систематическое положение требует дальнейшего уточнения. Описан в качестве самостоятельного рода; некоторыми авторами (Simpson, 1945) рассматривается в качестве синонима *Sciurotamias*. Известен один вид.

## 3. Подрод CSAKVAROMYS Kretzoi, 1951 (foss.) (рис. 24)

**Характеристика.** Нижняя вырезка челюсти слабо выражена. Углубление на внутренней поверхности углового отдела не распространяется вверх и назад до его края и не ограничивает нижний край задне-внутренней части сочленовного отростка. Массетерная площадка с относительно слабо выраженным центральным углублением, закругленно-треугольной формы, со слабо развитым бугром в ее передне-верхнем углу. Диастема относительно короткая — 75% длины зубного ряда. Подбородочное отверстие с возвышающимся над поверхностью резцового отдела краями, расположено лишь немного выше середины последнего. На передней поверхности резца три явственные продольные бороздки имеются лишь на наружной ее стороне.

**Возраст и распространение.** Известен только из типичного местонахождения Чааквар (центральная часть западной Венгрии) в составе гиппарионовой фауны времени конца среднего плиоцена.

**Состав рода и дополнительные морфологические данные.** Единственный известный вид — *Csakvaromys sciurinus* Kretzoi был отнесен к самостоятельному роду (Kretzoi, 1951). Описан по правой нижнечелюстной ветви без конца резца и отростков восходящего отдела, но с полностью сохранившимся рядом сильно стертых коренных (рис. 24). Известен также изолированный  $P_4$ . Из указанных в характеристике признаков степень углубления массетерной площадки имеет, возможно, возрастной характер. По сравнению со *Sciurotamias* имеет, видимо, более узкий восходящий отдел и менее загнутую внутрь нижнюю часть углового, а также, по-видимому, относительно несколько более длинный и узкий  $P_4$ . Особенности строения жевательной поверхности коренных не могут быть установлены.

**Положение в системе.** М. Кретцой справедливо указал, что у *Cs. sciurinus* строение коренных, свойственное *Sciurus*, сочетается с пропорциями челюстной ветви, характерными для наземных *Sciuridae*. В другой работе (Kretzoi, 1952) он высказывается за принадлежность *Csakvaromys* к настоящим *Sciuridae*. Дополнительное изучение нами типичного экземпляра с несомненностью показало принадлежность *Csakvaromys* к трибе *Tamiini*, в частности к роду *Sciurotamias* — китайским белкообразным бурундукам.

Имеющиеся отличия не выше подродовых, но вполне вероятно, что новые, более полные материалы подтвердят родовую самостоятельность этого подрода. По положению подбородочного отверстия и строению углубления на внутренней поверхности углового отдела *Csakvaromys* ближе к *Tamias*,

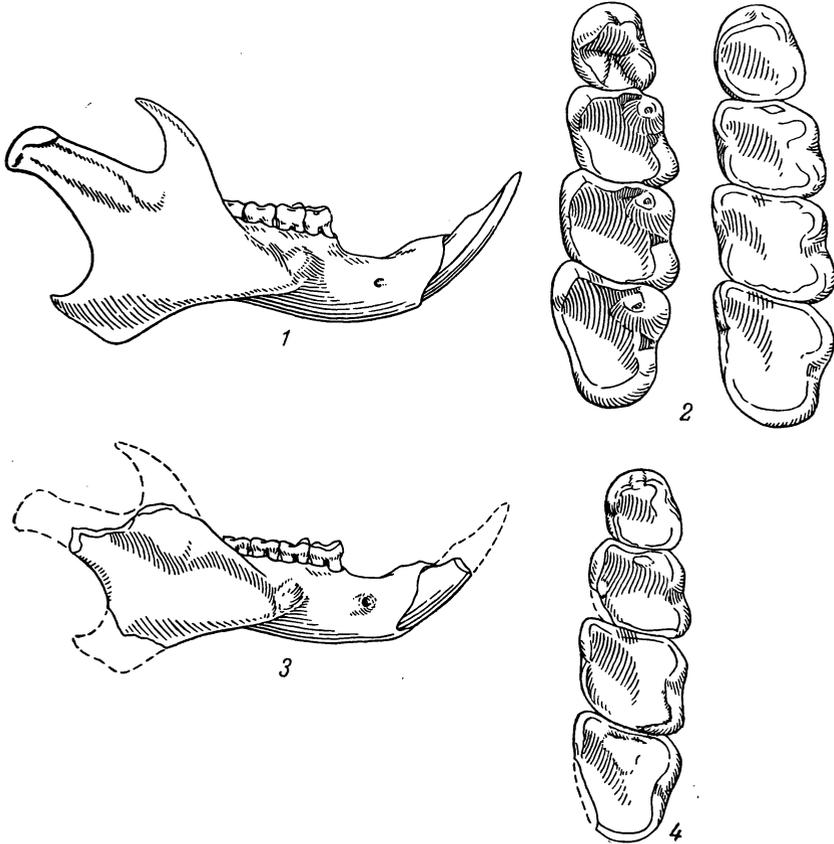


Рис. 24. Нижние челюсти древесных бурундуков (*Sciurotamias*).

1 — *S. (Sciurotamias) davidianus* M.-Edw., снаружи,  $\times 2$ ; 2 — то же, зубные ряды со стороны жевательной поверхности (сильно и слабо стертые),  $\times 6.7$ ; 3 — *S. (Csakvaromys) sciurinus* Kretzoi, снаружи, тип, Чааквар, южн. Венгрия, колл. Геол. инст. в Будапеште,  $\times 2$ ; 4 — то же, зубной ряд типа (сильно стертый),  $\times 6.7$ .

чем к *Sciurotamias*. Сравнение с *Rupestes* при современной изученности обеих групп невозможно.

Нахождение *Csakvaromys* в составе поздней гиппарионовой фауны Зап. Европы явилось первым указанием на обитание представителей *Tamini* в третичной фауне крайнего запада Евразии, что является еще одним свидетельством близости ее к современной фауне юго-восточной Азии.

#### Триба OTOSPERMOPHILINI I. Gromov, nom. nov. — АМЕРИКАНСКИЕ СУСЛИКИ, ИЛИ ЗЕМЛЯНЫЕ БЕЛКИ

**Характеристика.** Размеры от мелких до средних. Вес варьирует от 120 до 680 г, кондилобазальная длина черепа — от 34.5 (у *Ictidomys*) до 67 мм (у *Otospermophilus*), длина верхнего ряда коренных — от 7.0 до

14.2 мм соответственно. Окраска верха однотонная, с развитыми в различной степени пятнами и полосами или комбинацией тех и других (рис. 3). По степени приспособления к норovому образу жизни для представителей трибы характерен так называемый «генерализованный» тип строения; подавляющее число родов объединяет зверьков, сохраняющих отчетливые признаки своих бурундукообразных предков в длине ушей, хвоста, пропорциях конечностей и их отдельных звеньев. В то же время у некоторых форм ряд особенностей строения костей конечностей имеет сходство с таковым у бегающих грызунов, например, таких, как крысы рода *Rattus*. Метатарзальные мозоли отсутствуют, третий палец короче четвертого. Защечные мешки развиты в разной степени: оканчиваются на уровне переднего края глаза (*Xerospermophilus*), середины его (*Ictidomys*) или как у *Tamiiini* до рукоятки грудинной кости. Соответствующие различия наблюдаются и в степени развития парных зарезцовых углублений твердого неба.

Верхняя линия профиля осевого черепа от выпрямленной до выпуклой с сильно опущенными передним и задним отделами. Наибольшая ширина расстановки скуловых дуг, отложенная вперед от  $\text{inion}$ , далеко не достигает задних концов носовых костей. Передне-нижние края скуловых дуг у современных форм расположены против середины  $M^1$ , реже против его переднего или заднего краев. Межглазничное пространство сравнительно длинное и, как правило, узкое, реже устроено, как у *Tamias*, и в различной степени расширяется в направлении назад. Длина его обычно составляет более 30% кондилобазальной длины и превышает ширину за надглазничными отверстиями, а края, если и приподняты, то лишь в редких случаях сильнее, чем у *Tamias*. Надглазничные отростки как у этих последних, но нередко более длинные. Заглазничное сужение широкое, как у *Tamias*. Затылочный гребень слабо или умеренно развит, равно как и гребень вдоль срединного вздутия затылочной площадки. Внутриорбитальная альвеолярная площадка верхнечелюстной кости как у *Tamias*. Нижняя лопасть углового отдела нижней челюсти хорошо развита, слабо или умеренно загнута внутрь.

Коренные зубы низкоронковые или с коронкой средней высоты (мезодонтные). Строение протокона, характер углубления талонида и соотношение передней и задней пары бугров нижних коренных как у *Tamias* или у мезодонтных форм трибы *Marmotini*.  $P^3$  имеется. Направление рядов верхних коренных как у *Tamiiini*. Очертания  $M^1 - M^2$  у брахиодонтных форм как у *Tamiiini*, у мезодонтных верхние несколько сильнее сжаты с боков, а нижние в передне-заднем направлении. Резцы сравнительно низкие и широкие, ширина каждого из верхних составляет 70 и более процентов его передне-заднего поперечника. Нижний нередко несколько короче, чем у *Tamiiini*, но расстояние от заднего края его альвеолы до линии, соединяющей края обеих челюстных вырезов, никогда не бывает более  $\frac{3}{4}$  длины сочленовного отростка. Верхние коренные:  $P^3$  как у *Tamiiini* или несколько крупнее, но не более 50% ширины  $P^4$ , одно-, реже двуворшинный.  $P^4$  крупный, коронарная ширина его не менее 80% ширины  $M^1$ , с площадкой парастилия, развитой в различной степени; промежуточный бугорок заднего гребня (метакокуль) имеется или отсутствует, и метакон хорошо отграничен от протокона. Степень развития и строение гребней коренных как у *Tamiiini*, но у мезодонтных форм они выше и более резко обособлены, расставлены несколько уже, а изгиб заднего гребня верхних коренных заметен только на  $M^2$ . Строение  $M^3$  как в трибе бурундуков; как исключение имеется задний гребень. Разница в величине  $P_4$  и  $M_1$  в большинстве случаев меньше, чем у *Tamiiini*, в редких случаях

как у них; меньше и разница между передней и задней шириной предкоренного. Гипоконид  $P_4$  относительно крупный, в разной степени вынесен вперед, а не находится на линии заднего края зуба. Разница в величине передней пары его бугров также меньше, чем у представителей трибы бурундуков, и оба они расположены примерно на одной линии. Исключения составляют земляные белки рода *Ammospermophilus*, у которых строение их не отличимо от строения, свойственного *Tamias*, и некоторые виды рода *Ictidomys*, у которых оно сходно с таковым у представителей *Citellini*. Передний промежуточный бугор в разной степени развит на  $P_4$ , едва заметен или отсутствует на  $M_1$ — $M_2$ . Разделение площадок тригониды и талониды у современных форм как у *Tamiini*, равно как и строение дна площадки этого последнего.

**Распространение и зональная приуроченность.** Равнинные и предгорные пустыни, полупустыни, степи и лесостепи, а также скальные участки и светлые горные леса центральной и западной частей Сев. Америки до центральной Мексики к югу.

**История и систематический состав.** Ископаемые остатки известны с раннего миоцена Сев. Америки и до голоцена включительно. Строение позднемiocенового *Sciurus tephros* Gazin (= *C. ridgwayi* Gazin) уже довольно типично для одного из характерных современных родов трибы — *Otospermophilus* Br., однако подродовое положение его не ясно. Во всяком случае он достаточно далек от представителей обоих плиоценовых подродов этого рода *Pliocitellus* Hibb. и *Pliocitelloides* I. Grom. subg. nov. Хорошо дифференцирован также миоценовый род *Protospermophilus* Gazin. *Otospermophilini* — достаточно древняя самостоятельная линия развития наземных беличьих Нового Света, связанная своим происхождением с *Tamiini* через миоценовый род *Miospermophilus* и достигшая в лице своих наиболее гипсодонтных представителей значительной степени конвергентного сходства с *Citellini*. Выделение ее наряду с этой последней в самостоятельную трибу представляется вполне оправданным и достаточно обоснованным данными палеонтологии и морфологии современных форм. Как уже упомянуто, имеющиеся в настоящее время палеонтологические материалы говорят против широкого развития группы бурундукообразных наземных беличьих в миоплиоценовой фауне Старого Света. Место американских *Otospermophilini* здесь, по-видимому, занимали представители *Tamiini*, сходные с видами фауны современного азиатского юго-востока.

Разделение *Otospermophilini* на надвидовые категории в значительной мере осложняется различным сочетанием у их представителей древних особенностей строения, свойственных бурундукам и конвергентно развившихся признаков сходства с белками. Среди американских авторов по поводу такого разделения нет единого мнения. В настоящее время большинство признает только подродовой ранг для всех групп американских наземных беличьих (Howell, 1938; Simpson, 1945; Miller et Kellog, 1955). Однако М. Бриант (Bryant, 1945), Дж. Моор (Moore, 1959) и Дж. Блек (Black, 1963) снова возвратились к старому взгляду К. Мерриам (Merriam, 1892) о родовой самостоятельности *Ammospermophilus*; одновременно Бриант, по-видимому, справедливо отрицает подродовую самостоятельность *Notocitellus*, выделенного А. Ховеллом. Если разделять взгляд о целесообразности выделения трибы *Otospermophilini*, то значительную часть подродов американских сусликов следует, естественно, считать родами, что и принято в настоящей работе. Исключения составляют *Callospermophilus* и *Poliocitellus*, которым правильнее придавать подродовой ранг, соответственно в пределах рода *Otospermophilus* и *Ictidomys*. Таким образом, триба оказывается разделенной на семь родов, три из которых

ископаемые. Три из них монотипичны, *Otospermophilus* состоит из двух ископаемых и двух современных подродов, а *Ictidomys* — из двух современных. Наибольшее сходство с *Tamini* обнаруживают из современных *Amnospermophilus*, из ископаемых — *Miospermophilus*; наибольшую конвергентно развившуюся близость к *Citellini* — *Ictidomys*.

1. Род MIOSPERMOPHILUS Black, 1963 (foss.) (рис. 25)

**Характеристика.** Мелкий примитивный представитель трибы (длина нижних коренных 7.4 мм), по строению зубов сходный с современными бурундуками, а по форме и пропорциям нижней челюсти — с американскими сусликами. Строение скуломассетерной части неизвестно. Нижняя диастема относительно длинная; верхний край резцового отдела полого поднимается к краю альвеолы  $P^4$ .

Угловой отдел сравнительно узкий, лишь слабо загнутый внутрь. Массетерная площадка постепенно суживается в направлении вперед, и ее закругленный передний край находится на уровне заднего края  $P_4$ . Коренные лишь немногим более высококоронковые, чем у *Tamini*, верхние — с несколько более сжатыми в передне-заднем направлении протоконом, нижние — ромбовидные, с редуцированным энтоконидом и полого закругленным энтоконидным углом, отчего

с внутренней стороны зубы короче, чем с наружной. Площадки тригониды и талонида лишь едва разделены на  $M_1$ , так как гребень металофа резко понижен посередине; обе они мало рознятся по высоте. Краевые промежуточные бугорки развиты слабо; мезостиль обычно сильнее мезостилида. Строение  $P^3$  неизвестно.  $P^4$  с короткой и узкой площадкой парастилия, без бугровидного разрастания его передне-наружного угла. Метаконуль выражен слабо или умеренно; задний гребень (металоф) может быть заметно изогнут в его внутреннем отделе в направлении вперед (сходство с *Tamias*) и хорошо обособлен от протокона. На  $M^1-M^2$  площадка метастилия часто выражена не слабее площадки парастилия.  $M^3$  с коротким талоном, без следов заднего гребня.  $P_4$  как у современных бурундуков или бурундукообразных американских сусликов; передняя пара его бугров сходной величины, или внутренний заметно крупнее наружного; передний промежуточный бугорок отсутствует на  $P_4$  и слабо намечен на  $M_1-M_2$ , где быстро исчезает при стирании. Нижние резцы (известны для одного вида) с тонкой продольной исчерченностью, сильно сжатые с боков.

**Возраст и распространение.** Известен из поздних отделов раннего и из позднего миоцена Сев. Америки.

**Состав рода.** Описано два вида. Дж. Блек (Black, 1963) полагает, что более древний из них — *M. bryanti* Wilson является предком среднемиоценового *M. wyomingensis* Black.

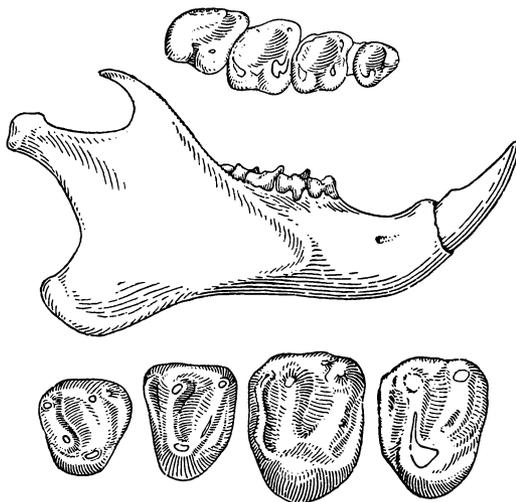


Рис. 25. *Miospermophilus bryanti* Black, ранний миоцен Сев. Америки (из Black, 1963).

**Положение в системе.** Блек справедливо подчеркивает сходство *Miospermophilus* с представителями трибы *Tamiini* по строению коренных. В то же время он указывает на наличие не менее пяти признаков, которые дают ему основание относить этот миоценовый род не к бурундукам, а к сусликам — трибе *Otospermophilini* в принятом здесь понимании, — считая их предковыми также и по отношению к *Citellus*. Он производит *Protospermophilus* и *Miospermophilus* от общего предка и считает вероятным их расхождение в позднем олигоцене.

## 2. Род **PROTOSPERMOPHILUS** Gazin, 1930 (foss.) (рис. 26)

**Характеристика.** Примитивные средней величины наземные белычи с длиной верхних коренных 10—11 мм, нижних 11—12 мм. Череп слабо выпуклый, умеренно широкий, с массивным роострумом и высоко расположенным подбородочным отверстием нижней челюсти. Передне-наружный край скуловых дуг в виде гребня переходит на область альвеолярных вздутых резцов на боковой поверхности лицевого отдела, а их задний край располагается на уровне  $M^1$  или его границы с  $P^4$ . Зарезцовые углубления твердого неба хорошо или умеренно развиты и в виде бороздок продолжают назад, вдоль наружных краев резцовых отверстий. Передний край массивной площадки нижней челюсти на уровне  $M_1$  или позади него.

Коренные низкоронковые, относительно крупные. Верхние прямоугольных очертаний, при этом часть из них (чаще  $M^1$ ) может быть неясно четырехбугорчатой, так как внутренний бугор (протокон) частично раздвоен. Нижние более или менее прямоугольные (кроме  $P_4$ ), возрастают по величине спереди назад. Передне-внутренний бугор (метаконид) лишь немногим выше остальных, примерно равновеликих бугров, не соединен сплошным гребнем (металофидом) с наружным передне-внутренним (протоконидом), и обособленного углубления тригонид не наблюдается. Энтогонид — в виде небольшого бугорка, энтоконидный отдел зуба не бывает полого закругленным. Краевые промежуточные бугорки хорошо выражены, слабее других — наружный на нижних коренных (мезостилид).  $P^3$  (известен для одного вида) сильно редуцирован, приблизительно до степени, свойственной современным родам *Ammospermophilus* и *Xerospermophilus*, одновершинный.  $P^4$  мельче  $M^1$ , с едва намеченной площадкой парастилия, быстро исчезающей при стирании; на  $M^1$ — $M^2$  она равна площадке метастилия. Промежуточный бугорок (метаконуль) заднего гребня (метастилия) слабо обособлен, сам гребень отчетливо отделен от протокона.  $M^3$  с небольшим талоном, хорошо отграниченным по наружному краю зуба; степень развития заднего гребня на нем неясна (зубы стертые или повреждены).  $P_4$  мельче  $M_1$  с примерно равновеликими передними буграми, расставленными значительно уже задних. Наружный из последних (гипоконид) небольшой, несколько повернут кверху. Передний промежуточный бугор отсутствует или едва намечен, на  $M_1$  чаще имеется, но быстро стирается. Промежуточный бугор наружного гребня (мезаконид) хорошо заметен на всех коренных, включая  $M_3$ . Резцы, в особенности нижние, круто изогнутые, выше и сильнее уплощены с боков, чем у современных брахиодонтных форм трибы, но не столь сильно как у *Sciurus*.

**Распространение и возраст.** Известен на протяжении всего миоцена и из раннего плиоцена только из Сев. Америки.

**Состав рода.** Дж. Блек (Black, 1963), недавно ревизовавший третичных *Sciuridae* Сев. Америки, приводит для этого рода 6—7 видов, часть из которых не без некоторого основания была первоначально отнесена

к роду *Sciurus*. Возможно, что этот автор излишне широко понимает объем рода. Во всяком случае позднемиоценовый *P. quatalensis* Gazin, остатки которого найдены еще в раннем плиоцене и являющийся типом рода, отличается от других видов по строению скуломассетерной области и лицевого отдела, а также по такому существенному признаку, как частично разделенный протокон. Еще М. Бриант (Bryant, 1945) справедливо отметил, что признаки, указанные Л. Гациным (Gazin, 1932b) для описанного им *Citellus* (*Protospermophilus*) *quatalensis*, достаточны для

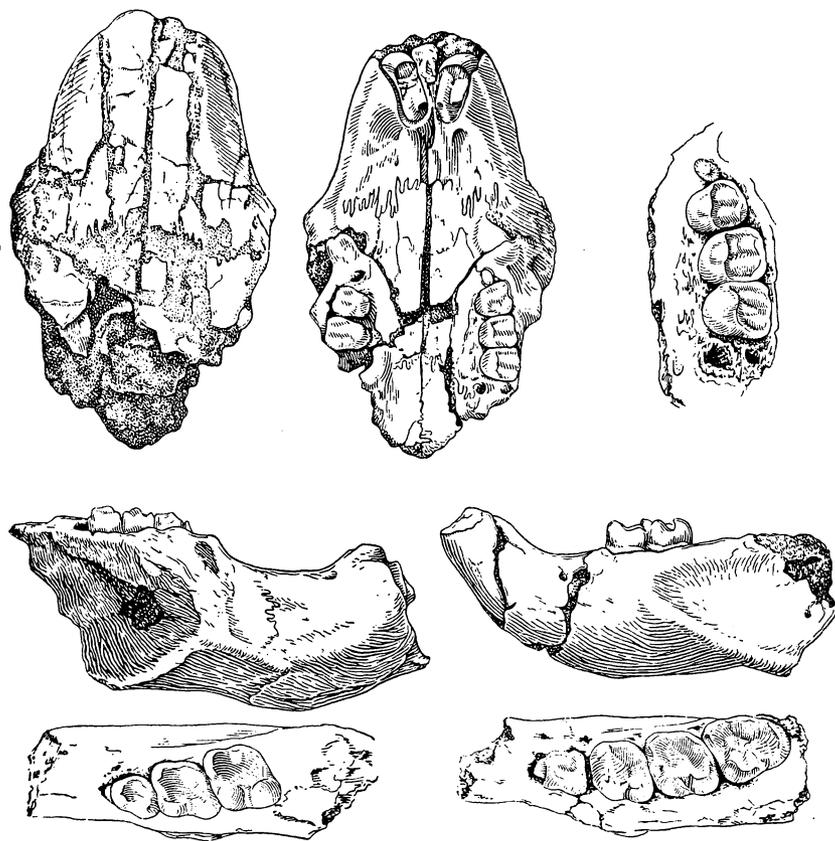


Рис. 26. *Protospermophilus quatalensis* Gazin ранний плиоцен Сев. Америки (из Gazin, 1932в).

того чтобы считать этот вид представителем самостоятельного рода. Следует согласиться с мнением Л. Гацина о том, что *Protospermophilus* находится где-то в основании филогенетической линии развития американских брахиодонтных сусликов (род *Otospermophilus* и близкие к нему). Ряд признаков ископаемого рода, свойственных современным *Sciuridae* (например, несоединенные мета- и протоконид, малая высота последнего, короткий высокий с закругленным верхним краем резцовый отдел челюсти), наряду с сохранением такого глубоко примитивного признака, как частично разделенный протокона, указывают на раннее (олигоценовое) ответвление *Protospermophilus* от общего ствола *Otospermophilini*. Дж. Блек считает, что мелкий раннемиоценовый *P. vortmani* Соре ближе других к *Miospermophilus*, а *P. oregonensis* Downs — к наиболее древним из известных американских *Marmotini* (*M. vetus* Marsh.).

3. Род *PAENEMARMOTA* Hibbard et Schultz, 1948 (foss.) (рис. 27)

**Характеристика.** Крупный ископаемый представитель трибы с длинной нижней ряда коренных 29.2—32.7—34.4 мм ( $n = 5$ ), т. е. по крайней мере на половину более крупный, чем современные сурки. Осевой череп полностью неизвестен и представлен отдельными фрагментами. Задний край скуловой дуги на уровне края  $M^1$ , твердое небо относительно длинное, подглазничные отверстия узкотреугольные, подглазничный бугор обособлен от их нижней стенки. Небольшие резцовые углубления твердого неба расположены по бокам от резцовых отверстий (как у некоторых видов сурков). Надглазничные отростки хорошо развиты, заглазничное сужение относительно широкое. Внутриорбитальная площадка над корнями верхних коренных имеется, но над задними коренными, по-видимому, развита слабо (сходство с *Cynomys*). Зубы низкоронковые; нижние — ромбовидные ( $P_4$  — прямоугольный), с редуцированным энтоконидным отделом; верхние — широкотреугольные с хорошо развитыми площадками переднего и заднего воротничков. Задние переднекоренные моляризованы сильнее, чем у других представителей трибы:  $P_4$  крупнее  $M_1$ ,  $P_4$  равен или крупнее  $M^1$ . Передние бугры нижних коренных равной величины и лишь немногим выше задних. Углубление тригонида мелкое, неполностью замкнутое, так как внутренняя ветвь металофида редуцирована. На дне углубления талонида имеются увеличивающиеся в количестве и сложности в направлении назад бугорки и гребешки, а также простая или слабовеяющаяся складка, отходящая от середины внутреннего края в направлении наружу (сходство с *Cynomys*).  $P^3$  относительно крупный, слабо двуворшинный, с хорошо развитыми воротничками, особенно задним.  $P^4$  со слабо обособленным метакоулем (на  $M^1$ — $M^2$  отсутствует),  $M^3$  с полным задним гребнем, отделенным от протокона небольшой ложбинкой; талон этого зуба не развит.  $P_4$  с передним промежуточным бугорком или без него, с широко расставленной передней парой бугров и углублением тригонида, которое лишь немногим меньше углубления талонида. Мезостилид имеется на  $M_3$ , иногда небольшой на  $P_4$ . Резцы, как верхние, так и нижние, с продольными желобками, развитыми слабее, чем у *Palaearctomys*, но сильнее, чем у современных сурков; нижние сравнительно полого изогнутые, их задний конец заходит за задний край  $M_3$  приблизительно на длину его альвеолы. Резцовый отдел нижней челюсти короткий и высокий, верхний гребень массетерной площадки слабо выражен, передний — на уровне переднего отдела  $M_1$ .

**Возраст и распространение.** Остатки известны из позднего плиоцена (Blancan age) и раннего плейстоцена (Aftonian) юго-запада Сев. Америки.

**Состав рода и дополнительные морфологические данные.** Известен один вид *P. barbouri* Hibb. et Schultz. Однако ревизовавший род Ч. Репеннинг (Repenning, 1962) указывает на некоторое отличие в строении зубов и нижнечелюстных ветвей у более древних и более поздних остатков.

**Положение в системе.** К. Гиббард и В. Шульц (Hibbard a. Schultz, 1948), описавшие род, указывают на близость его, с одной стороны, к *Marmota*, с другой — к *Cynomys*. Однако, по-видимому, значительно ближе к истине Ч. Репеннинг, считающий *Paenemarmota* крупным сусликом. Действительно, такие признаки, как наличие двух параллельных гребней на  $M^3$  и внутриорбитальной площадки над корнями верхних коренных (последняя отсутствует у всех представителей трибы *Marmotini*, включая и миоценового *Palaearctomys*), исключают возможность отнесения *Paenemarmota* к суркам. Сходство с *Cynomys*, в частности складчатость

поверхности дна талонида, правильнее считать признаком сходной специализации; ею объясняется и далеко зашедший процесс моляризации  $P_4^4$  и некоторые другие. Здесь можно указать, что среди современных видов в пределах триб *Marmotini* и *Citellini* известны также такие, у которых  $P_4^4$  крупнее или равны  $M_1^1$ . Среди первых к ним относится *M. flaviventris* Aud. et Bachm., среди вторых — *C. relictus* Kaschk. Если отвлечься от этих признаков, то *Paenemarmota* может быть характеризован как

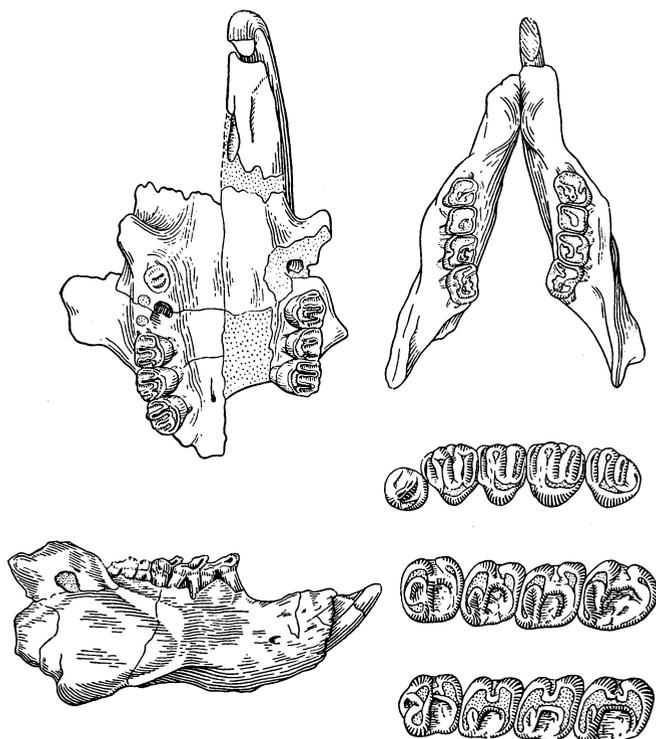


Рис. 27. *Paenemarmota barbouri* Hibb., поздний плиоцен—ранний плейстоцен Сев. Америки (из Repenning, 1962).

своеобразный, сравнительно недавно вымерший, представитель трибы, сохранивший примитивные признаки в строении зигомассетерной области и представляющий собой ее слепую боковую ветвь.

#### 4. Род OTOSPERMOPHILUS Brandt, 1843

**Характеристика.** Крупные и средней величины представители трибы, белкообразной внешности, со сравнительно хорошо развитым, опушенным наружных ухом и густо и равномерно опушенным хвостом не менее половины и до  $\frac{3}{4}$  длины туловища. Задние ступни покрыты волосами или голые. По бокам туловища или в задней части спины часто имеются крупные пятна или полосы, отчетливые мелкие пятна или неясная светлая пестристь. Защечные мешки и соответственно парные резцовые углубления твердого нёба хорошо развиты.

Череп удлиненно-яйцевидных очертаний (узкоскульный и длиннорылый), со сравнительно низкой и широкой, равномерно округлой мозговой капсулой и узколировидной или остроугольной формой теменных гребней. Основание носового отдела сверху широкое; верхние края верхнечелюстных костей постепенно суживаются вперед или параллельны, а ширина каждого из их задних концов превышает двойную ширину носовых на том же уровне. Длина зубного ряда составляет около 60% длины диастемы. Задние концы скуловых дуг сравнительно слабо расставлены в стороны. Сочленовное углубление относительно узкое и глубокое. Заглазничное пространство широкое. Межглазничное — более короткое и широкое, чем у других представителей трибы, сравнительно слабо суживается в направлении вперед; длина его обычно менее, реже равна ширине за надглазничными вырезками, а если и превышает ее, то не более чем на  $\frac{1}{4}$  этой ширины. То же и заглазничная ширина. Надглазничные отростки длинные, тонкие, сравнительно сильно расходятся в стороны. Слуховые барабаны умеренной величины, равномерно округлые; длина их приблизительно равна длине зубного ряда. Наименьшая ширина восходящего отдела нижней челюсти не меньше ширины основания ее углового отдела. Нижняя лопасть последнего хорошо развита, но слабо загнута внутрь. Верхний край челюсти впереди  $P_4$  полого опускается вниз.

Зубы низкоротковые. Верхние — широкотреугольных очертаний:  $M^1-M^2$  в форме равностороннего,  $P^4$  — равнобедренного треугольников, нижние ( $M_1-M_2$ ) близки по форме к ромбу. Протокон широкий и низкий, площадка метастиля, а на  $P^4$  и парастили редуцированы, на остальных коренных каждая из них не уже центрального углубления. Параконид заметно выше протокониды, а этот последний лишь немногим выше гипокониды. Гребни пара- и метастиля слабо сходятся к протокону; только внутренняя часть второго из них изгибается вперед, на соединение с этим бугром. Слабое разделение площадки тригониды и талониды имеется только на  $M_1$ . Наибольший поперечник  $P^3$  составляет около половины ширины коронки  $P^4$ ; он одновершинный, со слабо развитыми венчиками, передний из которых может быть едва намечен.  $P^4$  меньше, главным образом уже (особенно нижний)  $M_1^1$ . Метаконкуль имеется, равен или (на  $P^4$ ) крупнее метакона, от протокона отделен сильнее, чем от него. Гипоконид  $P_4$  хорошо или умеренно развит, не заходит за уровень протокониды  $M_1$ . Передняя ширина  $P_4$  заметно меньше задней. Задний гребень на  $M^3$  отсутствует. Резец нижней челюсти различной длины, у современных форм сравнительно широкий относительно высоты зуба.

**Распространение и зональная приуроченность.** Населяет сравнительно узкую полосу запада Сев. Америки от крайнего юго-запада Канады до центральной Мексики включительно. Среди других представителей трибы ареал характеризуется наибольшей меридиональной протяженностью, а центрально-мексиканская кольцевостая земляная белка (*O. annulatus* And. et Bachm.) — наиболее южная форма среди наземных белчих вообще. Обитает в равнинных и предгорных степях и лесостепях. Охотно селится среди скальных участков в разреженных горных лесах. Густых лесов и зарослей кустарников избегает.

**История и систематический состав.** Известен с раннего миоцена. Включает два современных подрода: *Otospermophilus* и *Callospermophilus* (вслед за М. Бриантом мы не считаем *Notocitellus* самостоятельным подродом) и по крайней мере два ископаемых: *Pliocitellus* и *Pliocitelloides* subg. nov. У значительного числа остатков из различных районов Сев. Америки, точное систематическое положение которых в пределах трибы

установить не удается из-за их фрагментарности, строение зубов очень близкое к таковому у *Otospermophilus*. Вполне вероятно, что для некоторых из них более полные материалы позволят установить не менее, чем подроковые отличия описанных видов, например, для позднемiocенового «*Citellus*» *primitivus* Bryant.

1. Подрод *PLIOCITELLUS* Hibbard, 1942 (foss.) (рис. 28)

**Характеристика.** Крупный, но относительно мелкозубый ископаемый представитель рода с наибольшей длиной черепа 57.6 мм, верхнего ряда коренных 10.7 мм, нижнего — 13.3 мм. Близок к представителям типичного подрода.

Основное бросающееся в глаза отличие от *Otospermophilus* заключается в пропорциях и очертаниях тех частей осевого черепа, для ко-

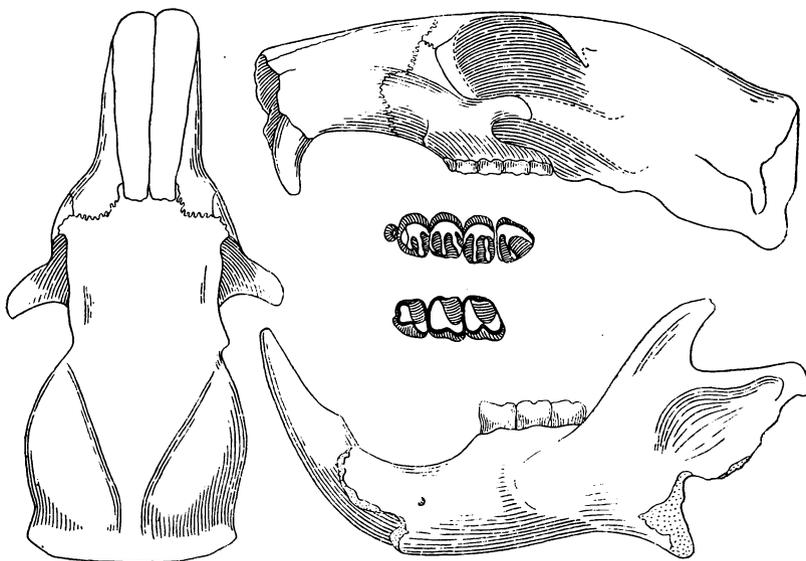


Рис. 28. *Otospermophilus (Pliocitellus) fricki* Hibb., средний плиоцен Сев. Америки (из Hibbard, 1942a).

торых возможно сопоставление, — сжатое основание носового отдела — может по крайней мере частично объясняться деформацией черепа во время захоронения. Более существенными представляются следующие особенности: 1) шов между верхнечелюстной и межчелюстной костями на боковой поверхности рострума образует направленный вперед угол; 2) гребень верхнего края скуловой дуги переходит на боковую стенку резцовой альвеолы; 3) носовые кости не столь сильно и более постепенно расширяются в направлении назад. По строению коренных отличается: 1) более мелким  $P^3$  (не более  $\frac{1}{4} P^4$  против примерно  $\frac{1}{2}$  у *Otospermophilus*); 2) более мелким метаконулем; 3) сильнее развитой площадкой метастилия; 4) более квадратными очертаниями коренных нижнего ряда; 5) слабее развитым гипоконидом в особенности на  $P_4$ ; 6) меньшей разницей в величине передней пары бугров этого зуба; 7) более сильно редуцированной энтоконидной частью  $M_2$ . Резцы значительно более мощные, чем у *Otospermophilus*, круче изогнуты, с сильнее выражен-

ными «беличьими» пропорциями. Соответственно диастема нижней челюсти укорочена, а резцовый отдел высокий и круто изогнутый. Венечный отросток шире, его передний край более выпрямленный.

**Возраст и распространение.** Известен только из среднего плиоцена Сев. Америки (штат Канзас).

**Состав подрода и дополнительные морфологические данные.** Известен один вид — *O. (Pliocitellus) fricki* Hibbard. Вполне вероятно, что часть из приведенных выше признаков, так же как и некоторые другие, например несхождение теменных гребней даже в самой задней части черепной коробки, окажется впоследствии не выше видовых. Однако их примитивный характер в сочетании со значительной степенью различия достаточны, как это указывает и К. Гиббард (Hibbard, 1942a), для выделения подрода. Этот автор обращает также внимание на то, что строение некоторых костей дистального отдела передней конечности, в том числе и метакарпальных, имеет у *Pliocitellus* уже не «беличий», а «сусличий» характер. В то же время, судя по приведенным в работе рисункам плечевой и локтевой костей, они имеют отчетливые признаки отличия от тех же костей современного *O. (O.) variegatus* Erxl.

**Положение в системе.** *Pliocitellus* характеризуется рядом примитивных черт строения, сближающих его, как справедливо указывает К. Гиббард, со среднеплиоценовым родом *Protospermophilus* (пропорции резцов, наличие гребня вдоль альвеолярного выступа верхнего из них, редукция энтоконидного отдела  $M_2$ ), хотя наличие неразделенного протокона с несомненностью свидетельствует о большей примитивности второго. Принадлежность *Pliocitellus* к роду *Otospermophilus*, в нашем более широком понимании его объема, представляется достаточно вероятной.

## 2. Подрод PLIOCITELLOIDES I. Gromov subgen. nov. (foss.) (рис. 29)

**Характеристика.** Средней величины представитель рода с наибольшей длиной черепа 47.6 мм, длиной верхнего ряда коренных 10.85 мм, нижнего — 10.65 мм.

По строению коренных зубов, заглазничной ширине, пропорциям и форме межглазничной области, мозговой коробки, длине слуховых барабанов близок к современным представителям рода *Otospermophilus*. Очертания черепа как у некоторых видов рода *Citellus*: скуловые дуги широко расставлены в их заднем отделе и наибольшая их ширина, отложенная от середины ламбдоидного гребня, лишь немного не доходит до задних краев носовых костей; задние концы скуловых дуг сравнительно слабо опущены вниз и сочленовное углубление шире, чем у *Otospermophilus*. Строение носового отдела сходно с таковым у *Xerospermophilus*: длина диастемы лишь незначительно превышает длину зубного ряда, основание рыла сверху с явственным перехватом, носовые отростки межчелюстных костей лишь немного шире каждой из носовых в их заднем отделе. Боковые птеригонидные пластинки шире, чем у современных представителей трибы. В строении горизонтальной ветви нижней челюсти совмещены некоторые особенности *Pliocitellus* и современных *Otospermophilus*: резцовый отдел более высокий, чем у последнего, так как резец имеет значительно больший передне-задний поперечник, хотя и меньший, чем у *Pliocitellus*; подбородочное отверстие расположено ближе к резцу, чем к краю массетерной площадки (ближе, чем у упомянутого ископаемого подрода). Особенности восходящего отдела — короткие, с широкими основаниями сочленовный и венечный отростки, слабо выраженная нижняя вырезка

более напоминают челюсть сурков, чем известных представителей триб *Citellini* или *Tamiini*.

**Возраст и распространение.** Плиоценовые отложения местности Арройо де лос Пинос (Arroyo de los Pinos) в Мексике (западнее Чихиауа (Chihahua)).

**Состав подрода.** Известен один вид — *O. (Pliocitelloides) matachicensis* Wilson (Wilson, 1949), описанный по хорошей сохранности черепу с нижней челюстью (без углового отдела), с зубами в средней стадии стирания.

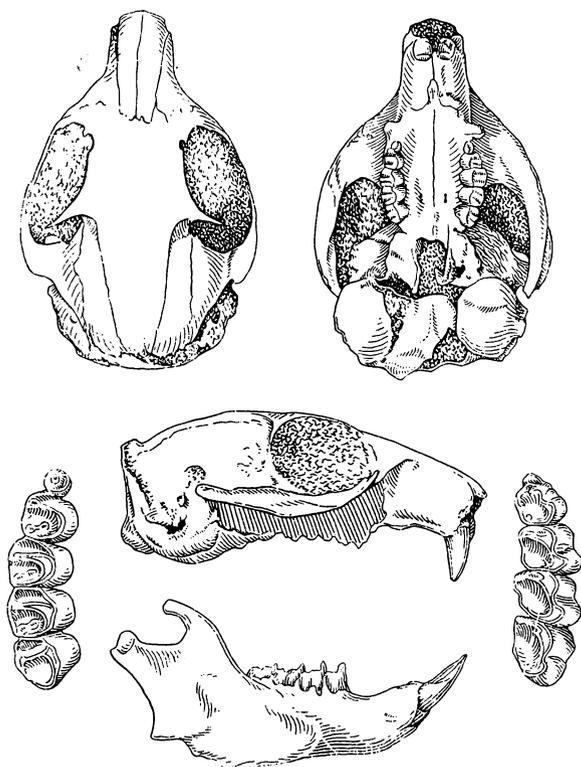


Рис. 29. *Otospermophilus (Pliocitelloides) matachicensis* Wilson, средний плиоцен Сев. Америки (из Wilson, 1949).

**Положение в системе.** Р. Вильсон приводит отличия «*C.*» *matachicensis* от всех современных родов и подродов американских сусликов, а также от *Pliocitellus*, указывая, что он не может быть отнесен ни к одному из них. В то же время этот автор не сомневается в наибольшей систематической близости его к *Otospermophilus* и лишь поверхностном сходстве с *Citellus*; на это же указывает и Дж. Блек (Black, 1963). Наличие комбинации признаков различных подродов рода *Otospermophilus* одновременно с рядом специфических особенностей строения, по нашему мнению, достаточны для выделения «*C.*» *matachicensis* в особый подрод этого рода. Он уже не сохранил примитивных признаков *Pliocitellus*, таких, как гребень вдоль наружной стенки альвеолы верхнего резца или небольшая величина  $P^3$ , равно как не имеет и свойственных ему признаков специализации. *O. (P.) matachicensis* можно считать более близким к предковым формам рода *Otospermophilus*, чем *O. (P.) fricki*.

## 3. Подрод OTOSPERMOPHILUS Brandt, 1843

**Характеристика.** Крупные белкообразного облика представители рода с длиной тела до 500 мм, черепа до 67 мм и хвостом в  $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$  длины туловища. Окраска темная, буровато-серых тонов. В передней части туловища имеются темные (в межлопаточной области) или светлые (на лопатках) участки, иногда и те и другие. В задней части туловища может быть в различной степени выраженная светлая пестристь.

Зубы более низкоронковые, чем у любого из других представителей трибы. Верхние округлотреугольных очертаний с относительно крупным, низким протоконом, низкими и притупленными прочими буграми как верхних, так и нижних коренных. Площадка парастилия  $P^4$  слабо развита, наружная длина зуба меньше его ширины, реже равна ей. Метаконуль хорошо отграничен от протокона и во всяком случае сильнее, чем от метакона.  $P_4$  относительно короткий, с широко расставленной передней парой бугров. М. Бриант (Bryant, 1945) указывает также на то, что верхние резцы по сравнению с таковыми у представителей второго современного подрода — *Callospermophilus* — более мощные, межглазничный промежуток относительно шире, а угловой отдел длиннее. Задняя вырезка нижней челюсти широкая.

**Распространение и зональная приуроченность.** Совпадают с характеристикой, приведенной в описании рода.

**История и систематический состав.** Известен со среднего плиоцена. Включает три современных вида (Howell, 1938) и не менее трех ископаемых. Кроме того, некоторые из числа американских сусликов (см. список, стр. 58—59), более точное определение которых затруднено фрагментарностью материала, также, возможно, окажутся принадлежащими к этому подроду.

Блек (Black, 1963) полагает, что уже в плиоцене среди ископаемых форм наметились линии, давшие оба современных вида: *O. shotwelli* Black → *O. (O.) beechyi* Rich. и *O. wilsoni* Shotw. → *O. (O.) variegatus* Erxl.

## 4. Подрод CALLOSPERMOPHILUS Merriam, 1897

**Характеристика.** Зверьки средних размеров с длиной тела до 300 мм, черепа — до 48 мм, длина хвоста около  $\frac{1}{2}$  длины туловища. Окраска буровато-серая с мелкой темной штриховатостью; на более светло- и желтоокрашенных боках — по светлой полосе, ограниченной сверху и снизу черной полоской, все три около 10 мм шириной. Зубы несколько более высококоронковые, чем у предыдущего подрода. Протокон мельче, выше и сильнее сжат в передне-заднем направлении, равно как и остальные бугры. Площадка парастилия  $P^4$  хорошо развита, наружная длина его больше ширины. Метаконуль слабее обособлен от протокона и на  $M^1$ — $M^2$  не сильнее, чем от метакона.  $P_4$  относительно длинный со сравнительно узко расставленной передней парой бугров. По данным М. Брианта (Bryant, 1945), характеризуется также сравнительно слабыми резцами, более узким межглазничным промежуток и коротким угловым отделом. Задняя вырезка нижней челюсти сравнительно узкая.

**Распространение и зональная приуроченность.** Занимает центральные и северные части ареала рода. В отличие от *Otospermophilus* в составе подрода имеется форма, занимающая небольшой изолированный от основной области его распространения участок в горах северной Мексики, что свидетельствует о недавних изменениях границ южной части ареала подрода.

**История и систематический состав.** С позднего миоцена (?) до современности. Включает (Howell, 1938) три современных вида; к нему же тяготеют два ископаемых: позднемиоценовый *Citellus ridgwayi* Gazin (= *tephrus* Gazin) и позднеплиоценовый *C. howelli* Hibbard (Gazin, 1932a; Hibbard, 1941b). Первый из них представлен менее фрагментарными остатками, в том числе передним отделом осевого черепа. Форма и пропорции носового отдела, строение скуломассетерной области, а также степень гипсодонтизма близки к таковым у современного *O. (C.) lateralis* Say. В строении коренных зубов имеются следующие отличия: относительно мелкий P<sup>3</sup> (как у *Protospermophilus* или у *Ammospermophilus* из современных); наличие редуцированного гребня металофа на M<sub>3</sub>; метаконуль более мелкий, чем у современного *Callospermophilus*, но сильнее, чем у него (как у *Otospermophilus*), отграниченный от протокона; слабозавитая площадка парастилиа на P<sup>4</sup>. Кроме того, как и у других древних представителей трибы, у него имеется гребешок вдоль паружной стенки альвеолы верхнего резца, соединяющийся с верхним гребнем скуловой дуги. Возможно, что дальнейшее изучение покажет, что *C. ridgwayi* должен быть отнесен к подроду *Pliocitellus* в качестве формы более близкой к предковой для обоих современных подродов, чем *O. (P.) fricki*.

#### 5. Род. XEROSPERMOPHILUS Merriam, 1892

**Характеристика.** Мелкие бурундукообразные представители трибы; наружное ухо редуцировано до величины кожного валика, хвост равномерно, но слабо опущенный, от  $\frac{1}{3}$  до  $\frac{1}{2}$  длины туловища. Задние ступни покрыты волосами. Окраска одноцветная, темно-песчаная. Защечные мешки сравнительно слабо развиты, не заходят назад за середину глаза; соответственно едва обозначены и парные резцовые углубления твердого нёба.

Осевой череп уплощен сверху меньше, чем у *Otospermophilus*, лицевой и затылочный отделы верхней линии профиля сильнее опущены вниз; мозговая капсула более широкая. Форма носового отдела как у *Otospermophilus*, но он заметно короче, и длина зубного ряда составляет более 80% длины диастемы.

Относительная ширина и строение задних отделов скуловых дуг как у *Otospermophilus*. Заглазничная ширина значительная; межглазничное пространство узкое, слабо суживается в направлении вперед; длина его превышает ширину за надглазничными отверстиями более чем на  $\frac{1}{2}$  этой величины и равна или несколько больше заглазничной ширины. Надглазничные отростки длинные, сильнее, чем у *Otospermophilus*, направлены назад и вниз. Слуховые барабаны крупные, равномерно вздутые, мастоидные кости увеличенные; длина слуховых пузырей заметно превышает длину зубного ряда и, отложенная вперед, доходит до подглазничных отверстий или несколько заходит за них. Наименьшая ширина восходящего отдела нижней челюсти приблизительно равна ширине основания ее углового отдела. Угловой отросток его сильно развит, нижняя лопасть как у *Otospermophilus*; венечный отросток укороченный. Верхний край резцового отдела челюсти сравнительно круто опускается вниз впереди P<sub>4</sub>, однако явственного уступа не образует.

Зубы, сходные с зубами *Otospermophilus*, от которых отличаются отсутствием метаконуля на P<sup>4</sup>, относительно более мелким P<sub>4</sub> с выпрямленным задним краем и слабо вынесенным вперед гипоконидом; разница в передней и задней ширине этого зуба меньше, чем у видов этого рода, оба передние бугра примерно равновелики.

**Распространение и зональная приуроченность.** Занимает небольшую область распространения, охватывающую песчаные и глинисто-песчаные пустыни юго-запада Сев. Америки.

**История и систематический состав.** Достоверные ископаемые остатки неизвестны. Однако значительное сходство в строении зубов с *Otospermophilus* не позволяет решительно утверждать, что предковых форм этого подрода (равно как и следующего) нет среди ископаемых остатков (фрагментов нижнечелюстных ветвей) мелких американских сусликов с длинной нижней ряда коренных около 7 мм. Возможно, что род *Pliospermophilus* имеет родственные связи с этим и со следующим родами. Включает два современных вида (Howell, 1938). Несмотря на явные и глубокие черты приспособления к пустынному образу жизни, сохранил бурундукообразные внешний облик и ряд отчетливо выраженных признаков строения черепа.

#### 6. Род AMMOSPERMOPHILUS Merriam, 1892

**Характеристика.** Мелкие представители *Citellini*; наружное ухо короткое и широкое, не опушенное; хвост хорошо опушенный с несильно выраженным «расчесом» на две стороны, около  $\frac{1}{2}$  длины тела. Задние ступни покрыты волосами. Окраска одноцветная, серовато-коричневая с мелкой темной штриховатостью, по бокам туловища по светлой полосе. Защечные мешки умеренной величины; соответственно выражены и парные зарезцовые углубления твердого неба.

Верхняя поверхность осевого черепа еще более выпуклая, чем у *Xerospermophilus*, а мозговая капсула более округлая. Носовой отдел сравнительно длинный, форма и пропорции его как у *Otospermophilus*. Не отличимы от свойственных этому роду, также форма и строение задних отделов скуловых дуг. Заглазничная ширина значительная, межглазничное пространство сильнее, чем у *Xerospermophilus* суживается вперед, но сравнительно широкое; длина межглазничного промежутка приблизительно на  $\frac{1}{3}$  превосходит его ширину за надглазничными отверстиями и значительно меньше заглазничного сужения. Надглазничные отростки тоньше и сильнее направлены назад. Слуховые барабаны крупные, явственно уплощенные с боков, длиннее зубного ряда: длина их, отложенная вперед, значительно заходит за уровень подглазничного отверстия; мастоидная кость не увеличенная. Наименьшая ширина восходящего отдела челюсти превышает ширину основания углового отдела. Величина углового и венечного отростков как у *Xerospermophilus*; задняя вырезка челюсти узкая.

Зубы низкоронковые, сходные с зубами *Xerospermophilus*. Отличия: маленький  $P^3$  мельче, чем у любого из других современных представителей трибы, и лишь немногим крупнее, чем у бурундуков подрода *Eutamias*;  $P_4$  также относительно мелок, с еще более мелкими, чем у *Xerospermophilus*, гипоконидом и соответственно меньшей разницей между передней и задней шириной зуба; из бугров его передней пары наружный значительно меньше внутреннего.

**Распространение и зональная приуроченность.** Ареал, как и у предыдущего рода, ограниченный, охватывает равнинные и предгорные пустыни юго-запада Сев. Америки.

**История и систематический состав.** Ископаемые остатки, предположительно относимые к этому роду (Black, 1963), известны с раннего плиоцена. Включает 5 современных форм. Приспособления к обитанию в пустынных условиях менее глубоки, чем у *Xerospermophilus*, и особен-

ности строения, свойственные бурундукам, выражены сильнее, чем у других представителей трибы. М. Бриант (Bryant, 1945) восстановил для *Atmospermophilus* родовой ранг, признававшийся до ревизии А. Ховелла (Howell, 1938) большинством американских систематиков. Он отмечает также своеобразное строение *os penis* и относительно более длинные, чем у других американских наземных белых, конечности.

#### 7. Род ICTIDOMYS Allen, 1877

**Характеристика.** Большая часть относящихся сюда наземных белых имеет небольшие размеры и в значительной мере утратила бурундукообразные черты в строении черепа. Наружное ухо короткое и широкое, слабо выступающее над поверхностью головы. Хвост умеренно или густо опушенный, не менее  $1/2$  длины туловища. Задняя ступня в разной степени покрыта волосами. На спине имеется рисунок из черных полос, распадающихся на пятна, или в разной степени развитый пятнистый рисунок (рис. 3). Защечные мешки и соответственно парные зарезцовые углубления твердого неба умеренно или хорошо развиты.

Осевой череп умеренно и равномерно выпуклый сверху, реже уплощенный, яйцевидных очертаний. Основание носового отдела сверху широкое и выпуклое, сам он почти не суживается в направлении вперед. Ширина каждого из носовых отростков межчелюстных костей различная, от превышающих двойную ширину носовых в их заднем отделе до ширины, равной таковой одной из них. Длина верхнего зубного ряда по отношению к длине диастемы сильно варьирует. Строение задних отделов скуловых дуг большей частью как у *Otospermophilus*, реже ближе к строению их у *Citellus*. Мозговая капсула сравнительно узкая и высокая, угловатых очертаний вследствие широколировидного расхождения теменных гребней, образующих как бы подобие ее боковых граней. Заглазничный промешток сравнительно узкий, межглазничное пространство узкое и длинное: длина его более чем на половину превышает ширину за надглазничными отверстиями и более чем на  $1/4$  заглазничную ширину. Надглазничные отростки короткие и тонкие, направленные назад и вниз. Слуховые барабаны различной величины и формы, длина их чаще несколько превышает длину зубного ряда. Строение восходящего отдела нижней челюсти как у *Otospermophilus*. Верхний край ее впереди  $P_4$  образует явственный уступ вниз, иногда выраженный не слабее, чем у *Citellus*.

Зубы с коронками средней высоты (мезодонтные), представляющие переход к зубам настоящих *Citellus*. Верхние более угловатых очертаний, чем у *Otospermophilus*, нижние в форме вытянутых поперек зубного ряда параллелограммов. Протокон сравнительно узкий и высокий; площадка парастилия, в том числе и на  $P^4$ , хорошо развита, метастилия — редуцирована. Разница в высоте бугров тригониды и талониды, в том числе метагониды, по сравнению с протогонидом больше, чем у *Otospermophilus* и других низкоронковых форм. Гребни прото- и метагофа явственно сходятся к протокону, и внутренняя часть последнего не образует направленного вперед изгиба. Степень разделения площадок тригониды и талониды варьирует от полного (на  $M_1-M_2$ ) разделения до полного отсутствия такового, в том числе и на  $M_1$ . Относительные размеры  $P^3$  как у представителей современных родов *Otospermophilus*, но зуб неясно или явственно двухвершинный.  $P^4$  часто почти равен  $M_1^1$ . Метаконуль на  $M^1-M^2$  имеется, на  $P^4$  может отсутствовать, слабо или умеренно отделен от протокона и слит с метаконом. Гипоконид  $P_4$  умеренно развит, не вы-

несен вперед и не заходит за уровень протокониды  $M_1$ . Передняя ширина этого зуба значительная, иногда лишь немногим меньше задней. Гребень мезостилиа на  $M^3$  отсутствует. Резец нижней челюсти различных пропорций, от свойственных *Otospermophilus* до приближающихся к таковым у *Citellus*, длинный, и задний конец его нередко доходит или почти доходит до линии, соединяющей передние края обеих вырезов челюсти.

**Распространение и зональная приуроченность.** Ареал охватывает значительную часть степных и пустынно-степных ландшафтов равнин и предгорий центральных частей Сев. Америки, от южной Канады на севере до северной Мексики на юге. Ряд видов не избегает каменистых участков и светлых сосновых лесов.

**История и систематический состав.** Сходные по строению коренных зубов остатки известны из позднего плиоцена Сев. Америки. В ее современной фауне, помимо типичного подрода, сюда может быть также отнесен подрод *Poliocitellus* Hibb. Род *Ictidomys* значительно более разнороден в отношении своего современного систематического состава, чем *Otospermophilus*. Он включает наиболее гипсодонтные формы американских наземных беличьих, далее других эволюционировавших в направлении рода *Citellus*. Для нижнечелюстных ветвей эта близость особенно велика у *Poliocitellus*, у которого они уже не отличимы (в том числе и по строению зубов) от челюстей видов подрода *Urocitellus*. Однако вопрос о характере и причинах этого сходства может быть решен лишь после изучения новых материалов лучшей сохранности как из Старого, так и из Нового Света. В настоящее время представляется более вероятным, что представители трибы *Citellini* являются позднейшим «наслоением» в американской фауне наземных беличьих, а *Ictidomys* (по крайней мере типичный подрод) автохтонной для нее группой *Otospermophilini*, с конвергентно возникшими чертами сходства с настоящими сусликами.

#### 1. Подрод ICTIDOMYS Allen, 1877

**Характеристика.** Мелкие, реже средней величины представители рода с длиной тела до 380 мм, черепа до 53.5 мм, хорошо или умеренно опушенным хвостом и хорошо выраженным пятнистым или пятнисто-полосатым рисунком в окраске верха тела.

Осевой череп сверху равномерно выпуклый. Носовой отдел не удлиненный, верхний зубной ряд равен или немного короче диастемы. Строение задних отделов скуловых дуг как у *Otospermophilus*. Длина слуховых барабанов превышает длину зубного ряда. Уступ верхнего края резцового отдела нижней челюсти впереди  $P_4$  умеренно выражен.

Зубы сравнительно низкоронковые; у некоторых видов наблюдается разделение площадок тригониды и талониды на  $M_1$ .  $P^3$  менее  $\frac{1}{3}$  величины  $P^4$ , одно- или неясно двухвершинный. Метаконуль на  $P^4$  отсутствует. Передняя ширина  $P_4$  заметно меньше задней.

**Распространение и зональная приуроченность.** Те же, что и рода.

**История и систематический состав.** Формы более крупные, чем современные представители подрода («*Citellus*» *rexroadensis* Hibbard, с длиной нижнего ряда коренных 11.0 мм, «*C.*» *tuitus* Hay — 10.0 мм и «*C.*» *meadensis* Hibbard), со сходным строением нижних коренных известны с позднего плиоцена (рис. 30). До получения более полных материалов они могут быть ориентировочно отнесены к подроду *Ictidomys* (см. список стр. 59). Из четырех современных видов (Howell, 1938), два — типичный вид рода *I. tridecemlineatus* Mitch., а также *I. mexicanus* Erxl. —

заметно отличаются от двух других (*I. pilosoma* Benn. и *I. perotensis* Merr.) большей близостью к *Otospermophilus*; возможно, что отличия эти окажутся достаточными для выделения подрода.

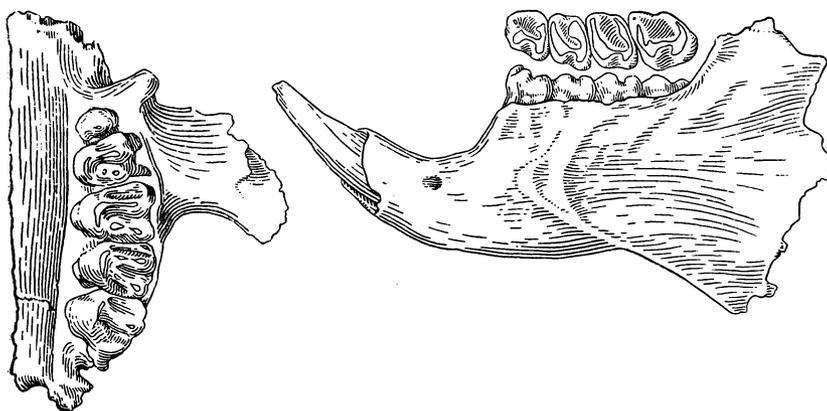


Рис. 30. *Ictidomys* (conf. *Ictidomys*) *rezroadensis* Hibb., поздний плиоцен Сев. Америки (из Hazard, 1961).

## 2. Подрод POLIOCITELLUS Howell, 1938

**Характеристика.** Крупные формы с длиной тела до 400 мм, черепа — 55 мм, с хорошо и равномерно опушенным хвостом длиннее  $\frac{1}{2}$  тела. На одноцветной, рыжевато-охристой окраске верха хорошо заметна мелкая темная рябь.

Осевой череп сверху уплощенный, носовой отдел длинный, верхний зубной ряд значительно короче диастемы (около 70% ее длины). Задние отделы скуловых дуг сравнительно широко расставлены и мало опущены вниз, сочленовные углубления относительно широкие. Длина слуховых барабанов равна или меньше длины зубного ряда. Уступ верхнего края резцового отдела нижней челюсти впереди  $P_4$  хорошо выражен.

Зубы более высококоронковые, чем у любого другого представителя *Otospermophilini*. Площадка талонида не отделена от площадки тригониды.  $P^3$  от  $\frac{1}{3}$  до  $\frac{1}{4}$  величины  $P^4$ , явственно двухвершинный, наружная лопасть несколько меньше внутренней. Метаконуль на  $P^4$  имеется, слит с протоконом. Передняя ширина  $P_4$  лишь едва меньше задней.

**Распространение и зональная приуроченность.** Занимает северо-восточную часть ареала рода. Характерный обитатель прерий южной Канады и центральных штатов США.

**История и систематический состав.** Достоверные ископаемые остатки не известны. Возможно, однако, что они имеются среди крупных ископаемых форм, предположительно отнесенных к *Ictidomys* (например, среднечетвертичный «*Citellus*» *cragini* Hibbard с длиной  $M^1-M^3$  равной 9.1 мм). В современной фауне представлен одним видом.

## Триба CITELLINI I. Gromov, nom. nov. — НАСТОЯЩИЕ СУСЛИКИ

**Характеристика.** Наземные беличьи от мелких до средних размеров. Вес варьирует от 225 до 1700 г, кондилобазальная длина черепа от 34.5 (наименьшая у *C. mollis* Vachm.) до 65 мм (наибольшая у *C. fulvus* Licht.), длина верхнего ряда коренных соответственно от 8.5 до 16.0 мм.

Окраска верха однотонная, штриховатая или пятнистая. Специализация к норovому образу жизни хорошо выражена, и степень ее не уступает таковой у сурков или луговых собачек (редуцированное наружное ухо, короткий хвост, укороченные конечности преимущественно за счет их проксимальных звеньев, четвертый палец, превышающий по длине третий и др.). Метатарзальные мозоли отсутствуют. Защечные мешки небольшие или умеренной величины, простираются назад не далее середины шейного отдела.

Верхняя линия профиля выпуклая, с умеренно, реже сильно опущенными передним и задним отделами. Наибольшая ширина в скуловых дугах, отложенная вперед от  $inion$ , лишь в редких случаях не доходит до задних краев носовых костей (не более чем на их двойную ширину), обычно же далеко за них заходит. Передне-нижний край скуловых дуг расположен у современных форм против середины, реже заднего края  $M^1$ . Межглазничное пространство различной длины, чаще менее 30% кондиллобазальной, всегда больше ширины за надглазничными отверстиями. Края его в большинстве случаев явственно приподняты по всей их длине над поверхностью межглазничного промежутка, реже (у некоторых американских видов) слабо приподняты. Надглазничные отростки относительно широкие в основании, направлены в стороны и слабо опущены вниз. Заглазничное сужение узкое, как правило, менее 60% ширины черепа на уровне слуховых отверстий. Затылочный гребень умеренно или хорошо развит, как и гребешок вдоль срединного вздутия затылочной площадки. Внутриорбитальная альвеолярная площадка верхнечелюстной кости развита не слабее, чем у *Tamini* или *Otospermophilini*. Нижняя лопасть углового отдела нижней челюсти хорошо, реже умеренно развита и сильно загнута внутрь.

Коренные зубы высококоронковые, реже с коронкой средней высоты (мезодонтные). У большинства современных форм протокол высокий, сжат в передне-заднем направлении (сильнее только у *Cynomysini*), углубление талонида узкое, хорошо выраженное, разница в высоте передней и задней пары бугров нижних коренных значительная.  $P^3$  имеется. Верхние зубные ряды расходятся в направлении вперед несколько сильнее, чем у представителей обеих предыдущих триб, но ширина твердого неба на уровне внутренних краев альвеол  $M^3$  не менее 60% ширины его на уровне  $P^4$ . Очертания  $M^1-M^2$  узкотреугольные, близкие по форме к равнобедренному треугольнику,  $M_1-M_2$  — к вытянутому поперек зубного ряда параллелограмму. Пропорции верхних резцов как у *Otospermophilini*; нижний резец различной длины; нередко задний конец его доходит до линии, соединяющей внутренние края обеих задних вырезок, располагаясь ближе к краю вечноной.  $P^3$  сравнительно крупный; ширина его двухвершинной или одновершинной (у ископаемых форм) коронки, как правило, более 50% ширины коронки  $P^4$ . Этот последний всегда крупнее, чем у *Otospermophilini*, не менее 85% ширины  $M^1$ , а у некоторых видов равен ему по величине. Площадка парастилия развита на нем не слабее, чем на  $M^1-M^2$ . Метаконкуль лишь слабо обозначен на непрерывном гребне метастилия, иногда не выражен. Гребни пара- и метастилия хорошо развиты, высокие, сравнительно узко расставленные, более или менее параллельные или равномерно сходятся к протокону, и внутренняя часть гребня метастилия находится на одной линии с наружной.  $M^3$  с тремя наружными корнями и в различной степени развитым гребнем метастилия. Последний никогда не бывает направлен к заднему краю зуба. Сравнительная величина  $P_4$  и  $M_1$  как у *Otospermophilini*. Гипоконид предкоренного или небольшой, несколько вынесенный вперед или редуциро-

ванных до величины небольшого бугорка или складочки на задне-наружном углу зуба. В первом случае передняя ширина зуба больше задней, во втором несколько меньше. Разница в величине пара- и протокониды может быть довольно значительной, но оба они расположены на одном уровне. Передний промежуточный бугорок в разной степени развит на  $P_4$  (как правило, в меньшей, чем у *Otospermophilini*), и у современных форм не выражен на заднекоренных. Разделение площадок тригониды и талопада у мезодонтных форм как у *Otospermophilini*, у высококоронковых хорошо выражено, хотя и несколько слабее, чем у *Synomyini*.

**Распространение и зональная приуроченность.** Большинство видов населяет степные, лесостепные и лугостепные пространства умеренных районов Евразии, запада и северо-запада Сев. Америки, а также частично и субтропической Азии. По луговым участкам речных долин и горным лугам распространяются за полярный круг на северо-востоке Сибири и северо-западе Сев. Америки и до высот в 1000 м над ур. м. в горах Аляски. Вместе с опустыненными горными степями поднимаются до высот в 3000 м над ур. м. в центральной части азиатского материка. Один вид заходит также в область эфемеровых пустынь Средней Азии и Ирана (рис. 31). Судя по составу сопутствующей фауны, миоценовые *Paracitellus* были лугово-лесными формами.

**История и систематический состав.** Известны со среднего миоцена в Зап. Европе, со среднего плиоцена в европейской части СССР, в Азии и Сев. Америке. В Старом Свете плейстоценового возраста остатки известны почти для всех современных видов, в Новом — для меньшинства (к 1958 г. — только для *C. richardsonii* Sab. (Hibbard, 1958)). Как указывалось выше, можно предполагать, что представители рода *Citellus* в северо-американской фауне — это позднейшее наслоение (плиоценовое), возникшее за счет обмена фаунами со Старым Светом, и что наиболее гипсодонтные наземные белички рода *Ictidomys* представляют собой конвергентную настоящим сусликам линию развития американских сусликов из трибы *Otospermophilini*. Единственный род *Citellus* в составе своих трех современных подродов, возможно, восходит к миоценовому *Paracitellus* Dehm и возник и достиг наибольшего разнообразия на евразийском континенте.

#### 1.? Род PARACITELLUS Dehm, 1950, (foss.) (рис. 32)

**Характеристика.** В составе рода известны виды средних и крупных размеров с длиной нижнего ряда коренных от 11.7 до 18.8 мм (у типичного вида — 12.3 — 13.0 — 13.8 мм;  $n = 21$ ).

Строение осевого черепа неизвестно. Зубы умеренно высококоронковые (мезодонтные). Верхние коренные как и у *Protospermophilus*, четырехугольных очертаний вследствие частично разделенного протокона. Нижние, включая и  $P_4$ , имеют форму вытянутых вдоль зубного ряда прямоугольников. Длина их не менее ширины, иногда и значительно ее превосходит, а размеры незначительно возрастают в направлении назад. Энтоконид слабо развит и обычно не обособлен в виде отдельного бугорка; соотношение в величине остальных бугров и характер связи передних сходны с таковыми у большинства современных *Citellus* s. str. Это же сходство наблюдается и в пропорциях помолого изогнутого нижнего резца. Однако он много короче, и его задний конец не заходит за уровень середины альвеолы  $M_3$ , а у некоторых видов доходит лишь до переднего края  $M_2$ . Прото- и металоф слабо сходятся к протокону; внутренняя часть последнего иногда образует избиг, направленный вперед на соединение

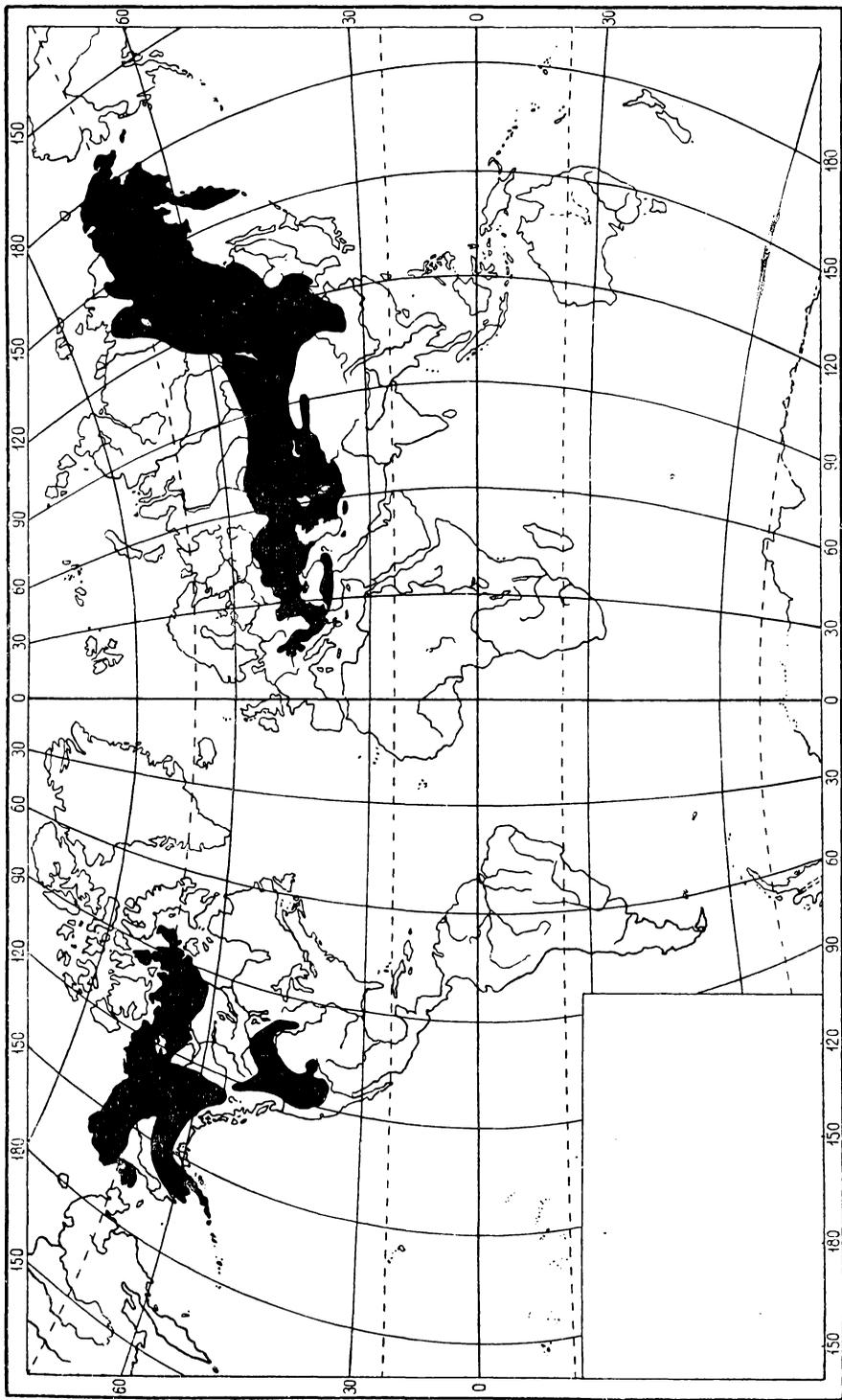


Рис. 31. Распространение наземных белых грибов *Cittellini*.

с задним бугром протокона. Углубление между ними, как и углубление талонида, мелкое. На дне последнего имеется усложняющийся в направлении назад рельеф из эмалевых гребешков и бугорков. Углубление тригониды неполностью отделено от углубления талонида: на  $M_1$  соединение гребешков (ветвей металофида), отходящих от задних отделов пара- и протокониды, неполное, на  $M_2$  и  $M_3$  наружный из них редуцируется. У зубов нижнего ряда противолежащие корни частично (на  $M_1$  и  $M_2$ ) или полностью (на  $P_4$ ) слиты, за исключением  $M_3$ , где передние корни разделены.  $P^3$  относительно крупный, наибольший поперечник его коронки составляет более 70% наружной длины  $P^4$ , одновершинный, с хорошо развитым задним воротничком.  $P^4$  равен или немного меньше  $M^1$ , треугольных очертаний, так как сильно развитая площадка парастилия быстро суживается в направлении внутрь. Кроме метаконуля, на  $P^4-M^2$  имеется в различной степени развитый промежуточный бугорок переднего гребня (протоконуль). Оба промежуточных бугорка хорошо обособлены как от протокона, так и от наружных бугров: метаконуль сливается с метаконом только на поздних стадиях стирания. Площадка метастилия хорошо развита; на  $M^1-M^2$  как она, так и площадка парастилия не уступают по ширине центральной долинке, внутренние их части постепенно переходят в протокон.

От заднего бугра протокона на  $P^4-M^2$  в центральное углубление спускается небольшой гребешок; навстречу ему может направляться вырост наружного промежуточного бугорка (мезостилия), а иногда и метаконуля. Гребень металофа на  $M^3$  отсутствует, на его талоне развит сложный рисунок из эмалевых бугорков и углублений между ними.  $P_4$  равен или несколько крупнее (длиннее)  $M_1$ , гипоконид его крупный, но слабо обособленный, незначительно или вовсе не выдается за уровень протокониды последнего, передняя ширина зуба незначительно отличается от задней.

**Геологический возраст и распространение.** Известен только из среднего миоцена Зап. Европы (ФРГ (Бавария), Франция).

**Состав рода и дополнительные морфологические данные.** Р. Деэм (Dehm, 1950) выделяет (но не называет), кроме типичного для рода *Paracitellus eminens* Dehm, еще два вида — более крупный (*Paracitellus* sp. «А») и более мелкий (*P.* sp. «В»). Оба они, как и типичный, представлены остатками нижнечелюстных ветвей и изолированными зубами, сохраняющими все основные признаки рода, указанные выше. Кроме них, могут быть отмечены следующие: задний край скуловой дуги находится на уровне  $P^3$ ; нижняя челюсть, как по форме, так и по пропорциям очень близка к таковой современных *Citellus*, отличаясь от них (кроме строения зубов): 1) короткой массивной площадкой, хорошо выраженные, прямые гребни которой сходятся под острым углом (60—75°) на

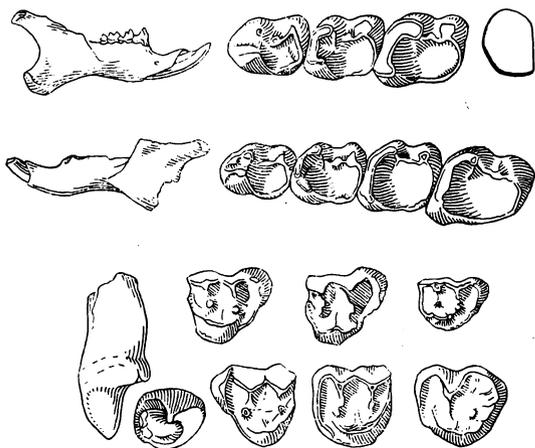


Рис. 32. *Paracitellus eminens* Dehm., средний миоцен Зап. Европы (из Dehm, 1950).

уровне границы  $M_2$ — $M_3$ ; 2) строением углового отдела, который, по-видимому, не образует загнутой внутрь лопасти или же она слабо развита.

**Положение в системе.** Сочетание весьма примитивного строения скуло-массетерной области с разделенным протоконом, одновершинным  $P^3$  и хорошо развитым мезоконидом указывают на стадию эволюции черепа, в известной мере аналогичную той, на которой находится миоценовый американский *Protospermophilus*. В то же время наличие сросшихся корней нижних коренных, складчатость эмали на дне углублений заднекоренных, наличие дополнительного гребешка, отходящего от заднего бугра протокона при совершенно «цителлидной» форме нижней челюсти, свидетельствуют о своеобразном отклонении от предполагаемой общей линии развития трибы *Citellini*. Нельзя полностью исключить возможность того, что *Paracitellus* является еще своеобразным представителем предкового для всех беличьих семейства *Paramyidae* в Старом Свете. Впрочем, Р. Деем (Dehm, 1950), а вслед за ним Г. Штелин и С. Шауб (Stehlin u. Schaub, 1951) подчеркивают, что *Paracitellus* не родственни *Plesispermophilus*, ни другим сусликообразным родам этого, олигоценового по преимуществу семейства, хотя внешнее сходство в строении коренных у обоих упомянутых родов больше, чем у *Paracitellus* и современных *Citellus*. Существенными отличиями от *Paramyidae* эти авторы считают: отсутствие сильно развитого энтоконида и мезоконида, относительно длинную нижнюю диастему (более половины длины зубного ряда против 30—36% у парамиид) и длинный  $P_4$  (длина значительно больше ширины).

## 2. Род CITELLUS Oken 1816

**Характеристика**, особенности распространения и зональной приуроченности те же, что и трибы.

**История и систематический состав.** Достоверные остатки ранее начала второй половины плиоцена пока не найдены. Включает три современных подрода, из которых *Urocitellus* сохранил больше примитивных черт в строении черепа, более белкообразный внешний облик; последний свойствен и видам некоторых родов американских *Otospermophilini*. В фауне Сев. Америки имеются виды этого подрода, как близкие восточно-палеарктическим (результат сравнительно позднего обмена фаунами), так и указывающие на более древнюю общность фаун Старого и Нового Света, в том числе и виды, связывающие подроды *Urocitellus* и *Citellus*. Последние имеются также и в современной палеарктической фауне, где виды подрода *Citellus* наиболее многочисленны; первые его представители появились здесь сравнительно поздно, на границе плиоцена и плейстоцена. Наконец, подрод *Colobotis* эндемичен для Палеарктики, причем в современную геологическую эпоху лишь для степей и пустынь центральной части евразийского материка. Однако еще в позднем плейстоцене, возможно вместе с представителями обоих других подродов, занимал и его западную часть, от Волжского правобережья до равнин центральной Франции.

### 1. Подрод UROCITELLUS Obolensky ex Brandt, 1827 — ДЛИННОХВОСТЫЕ СУСЛИКИ

**Характеристика.** Зверьки крупных, реже средних размеров, длинноухие, длиннохвостые, с относительно длинной ступней, покрытой волосами на ее подошвенной стороне. Ушная раковина едва опущенная, выдается над поверхностью меха головы, хотя и не более чем на длину его волос. Длина хвоста до  $\frac{3}{4}$  длины тела. Крапчатый рисунок в окраске хорошо выражен, темных пятен под глазами и над ними нет. Защечные

мешки и соответственно парные резцовые углубления твердого нёба хорошо развиты.

По форме и пропорциям осевого черепа сходны с представителями подрода *Citellus* (стр. 197), но он несколько сильнее уплощен сверху, скуловые дуги в их передних отделах чаще несколько круче расходятся в стороны, основание носового отдела сверху шире, а ширина каждого из носовых отростков межчелюстных костей превышает ширину каждой из носовых на том же уровне и может достигать ее двойной ширины. Теменные гребни лировидных или остроугольных очертаний; у взрослых животных они сходятся в сагиттальный по крайней мере на протяжении задней четверти (обычно на  $\frac{1}{3}$  и более) мозговой коробки. Межглазничная область относительно широкая; края ее приподняты незначительно, но чаще сильнее, чем у *Citellus*, надглазничные отростки более мощные и, как и у большинства представителей этого последнего, сравнительно слабо опущены вниз. Передняя стенка слухового прохода относительно длинная, не короче, чем у *Colobotis*; сосцевидные отростки не выступают за уровень нижней поверхности слуховых пузырей.

Коренные зубы более низкоронковые, чем у представителей обоих других подродов (приблизительно, как у некоторых американских земляных белок рода *Ictidomys*). Промежуточный бугорок заднего гребня верхних коренных (метакокуль) хорошо выражен, как правило, округлоконической формы (слабо сжат в передне-заднем направлении) и отчетливо обособлен по крайней мере на  $M^1-M^2$ , причем обычно сильнее от протокона, чем от метакона. Площадка мезостилиа больше, чем у *Citellus* и *Colobotis*. Задний гребень  $M^3$  полный или прерванный посередине. Краевой внутренний промежуточный бугорок (мезостилид) имеется по крайней мере на  $M_1-M_2$ ; часто наблюдается и наружный (метастилд) на дне входящей долилки. Гипоконид  $P_4$  у палеарктических форм крупнее, чем у видов других подродов, хорошо обособлен, нередко повернут вверх и вперед; передняя ширина зуба постоянно меньше задней. Задний гребень между прото- и метаконом (металофид) полный обычно только на  $M_1$ , иногда с понижением в его средней части и несколько редуцированной внутренней ветвью.

**Распространение и зональная приуроченность.** Луга (в том числе и горные) лесной зоны, лесостепной и лесотундровой подзон северной и северо-восточной Азии и Сев. Америки. Далее других видов распространены к северу, проникая по луговым участкам в горную и равнинную тундры. В позднем плиоцене, по-видимому, населяли лесостепи юго-восточной Европы, а в плейстоцене вместе с «лемминговой фауной» спускались далеко к югу в Приленской Якутии, обитая на территории современной лесной зоны.

**История и систематический состав.** Ископаемые остатки ранее плиоцена неизвестны. Описано четыре вымерших вида из Евразии; возможно, что к этому же подроду относятся и некоторые (по крайней мере два) ископаемых *Citellus* Сев. Америки. Впрочем, для всех плиоценовых видов их подродовую принадлежность правильнее обозначать как conf. *Urocitellus*. Так или иначе сравнительно недавнее происхождение сусликов подрода *Citellus* от этого последнего бесспорно. О том, как могли выглядеть подобные переходные формы, можно, помимо ископаемых, судить и по некоторым современным, в частности американским, видам, которые, за исключением *C. parryi* Rich. и мелких видов, обнаруживают различные комбинации внешних и черепных признаков обоих этих подродов. Так, *C. columbianus* Ord., по внешности мало отличимый от *C. undulatus* Pall., по строению коренных близок к *C. relictus* Kaschk. С другой

стороны, подродовая принадлежность сусликов группы *richardsonii*, а также такого палеарктического вида, как алашанский (*C. alaschanicus* Büchn.) суслик, должна уже быть обозначена как *conf. Citellus*, поскольку совокупность признаков, характерных для этого последнего, у него преобладает.

К подроду *Urocitellus* может быть отнесено три современных вида: описанные американскими териологами самостоятельные виды из группы *parryi* вряд ли являются таковыми.

**1. *Citellus (Urocitellus) undulatus* Pallas (1778) — Азиатский длиннохвостый суслик, или суслик Эверсмanna (рис. 33 и 34).**

**Характеристика.** Длина тела до 315 мм, хвоста до 163 мм (как правило, больше 40% длины тела, а с концевыми волосами около половины). Подошвы задних лап голые или покрыты волосами лишь в области пятки. Сезонный диморфизм меха хорошо выражен. Окраска верха туловища буровато-охристая, головы — незначительно темнее. Светлый пятнистый рисунок расплывчатый, пятна частые и мелкие, нередко вместо них развита густая светлая штриховатость. Окраска низа иногда довольно яркая, охристо-ржавая, может высоко заходить на бока тела. Хвост сверху темный, буровато-черный, особенно в его концевой половине; светлая краевая оторочка хорошо выражена.

Кондилобазальная длина черепа — 44.9—52.6—59.4 мм (у восточных форм в среднем более 50 мм, у западных — меньше этой величины); длина верхних коренных — 10.6—11.7—14.2 мм, нижних — 9.6—10.6—12.6 мм. Скуловые дуги сравнительно полого расходятся в направлении назад в их переднем отделе и нешироко расставлены в заднем. Наибольшая ширина их расстановки меньше, реже равна, и лишь в редких случаях превышает расстояние от середины затылочного гребня до заднего края носовых костей. Лицевой отдел умеренной длины; лобный неширокий, незначительно расширяющийся в направлении назад. Надглазничные отверстия в виде неглубоких вырезок. Лировидный рисунок гребней характерен для западных форм; у восточных он с возрастом быстро принимает остроугольные очертания. Ширина каждого из лобных отростков межчелюстных костей в их заднем отделе не менее чем на одну треть превышает ширину соседней носовой кости на том же уровне. Нижняя стенка подглазничного отверстия укорочена, и при взгляде на череп снизу обычно видна часть верхней стенки подглазничного канала. Слезное и предкрыловое отверстия крупные, приблизительно равной величины, и наименьшее расстояние между ними обычно равно наименьшей высоте слезной кости над первым из них.

Коренные зубы низкоронковые,  $M^1—M^2$  менее укорочены в передне-заднем направлении, чем у американского длиннохвостого суслика (*C. (U.) parryi*), гребни и бугры, особенно на задних коренных, ниже, чем у этого вида.  $P^3$  относительно мал, с тенденцией к одновышинности и недоразвитию передне-наружной площадки воротничка. Продольное углубление от срастания на его корневом отделе слабо выражено.  $P^4$  со сравнительно небольшим бугровидным возвышением на переднем углу площадки парастилиа.  $M^3$  укороченный, передняя ширина его в среднем превышает длину, с низким, разделенным в его средней части задним гребнем.  $P_4$  с одним уплощенным в передне-заднем направлении задним корнем, слабо изогнутым наружу; реже, на востоке ареала, имеется маленький остаточный внутренний корешок. Передняя пара бугров этого зуба расставлена сравнительно широко; гипоконид заметно сжат в пе-

редне-заднем направлении, нерезко обособлен от заднего края (сужение, заметное на нестертых зубах, быстро исчезает уже на начальных стадиях стирания) и сравнительно мало повернут вперед, отчего задний край зуба слабо закругленный. Передний промежуточный бугорок мелкий, в виде слабо или умеренно обособленной выпуклости, расположенной сравнительно высоко на внутреннем крае переднего наружного бугра; этот последний крупнее внутреннего. М<sub>3</sub> с относительно коротким талонидом; гипоконид незначительно повернут вперед и слабо отделен углублением от нерезко обособленного энтоконидного отдела. Резцы с уме-

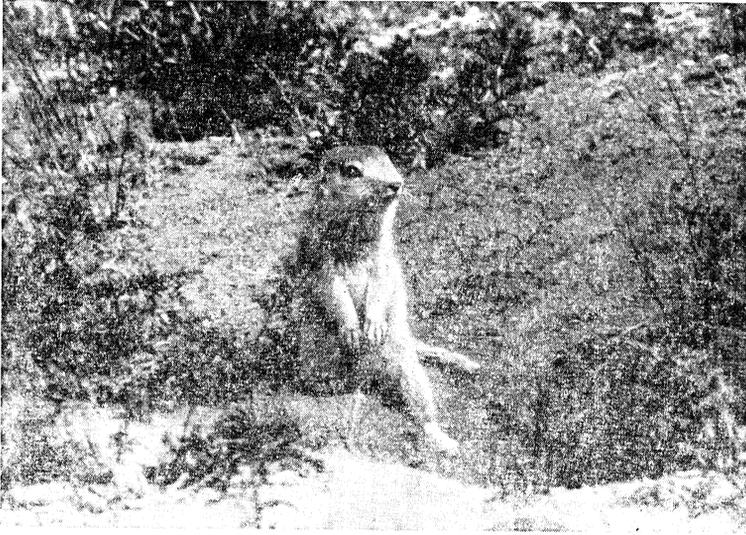


Рис. 33. Азиатский длиннохвостый суслик (*Citellus undulatus* Pall.).  
Фото М. Н. Мейер.

ренно выпуклой передней поверхностью, сравнительно слабо сжаты с боков.

**Распространение.** Лугостепи и степи горных (в Монголии — до высот, превышающих 3000 м над ур. м.) и предгорных районов, а также склонов речных долин в прилежащих равнинах, от северных хребтов Тянь-Шаня и гор южной Сибири до Приамурья, Монголии, Северного и Северо-Восточного Китая.

В СССР, на юго-западе ареала, населяет высокогорье Джунгарского Алатау, а также южный и юго-западный Алтай, приблизительно до линии Алексеевка, Горное, р. Курчум, Калбинский Алтай — к западу, и до Усть-Каменогорска и Лениногорска к северу. Восточнее северную границу образуют отдельные участки ареала, связанные со степными «островами» в тайге, а в горах — с безлесными горными и предгорными склонами, к северу приблизительно до Бийска, Красноярска, Канска, района Усть-Уды на Ангаре, Качуга на Лене. Севернее, для Прибайкалья и Ленского левобережья — данных нет. В Забайкалье — к югу до государственной границы, кроме его восточных частей, где до границы с Китаем не доходит. По-видимому, изолированный участок ареала лежит в южной части Амурской обл., между р. Амуром на юге, р. Буреей

на востоке (лишь в нижнем ее течении суслик переходит на левый берег), а на севере ограниченный линией, идущей от ст. Уруша на правом берегу р. Гимая до ее устья и по р. Зее до устья р. Глирмы. Отсутствует в Витимо-Олекминской горной стране, но местами встречается по оstepенным участкам долины р. Витим и некоторых ее притоков. Изолированный участок ареала лежит также и в юго-западной Якутии, ограниченной с севера р. Вилюем, с востока Леной, а с юга ее притоком р. Синей.

**История и систематическое положение.** Ископаемые остатки известны в плейстоцене с территории современного ареала: из алтайских пещер, западного Забайкалья и района среднего течения р. Ангары, где встречены в составе «смешанной фауны» вместе с остатками копытного лемминга (*Dicrostonyx*) и принадлежат особому вымершему подвиду — *C. (U.) undulatus brevisrostris* I. Grom. subsp. nov.

Азиатский длиннохвостый суслик нерезко обособлен от близкого к нему американского длиннохвостого суслика (*C. (U.) parryi* Rich.). Однако совокупность различающих их признаков достаточно отчетлива, а вероятная область обитания популяции со смешанными признаками по Ленскому левобережью и, возможно, Охотскому побережью, вряд ли широка. Существовало, что в отношении строения зубов отличительные признаки улавливаются уже для позднеплейстоценовых форм: приангарского *C. u. brevisrostris* subsp. nov. и *C. u. aldanensis* subsp. nov. с Алдана. Виды, подобные азиатскому и американскому длиннохвостым сусликам с незавершившейся дивергенцией морфологических признаков, известны и в составе подрода *Citellus*. Выше указано, что это явление может считаться характерной чертой формообразовательного процесса в пределах рода в целом. При принятом здесь объеме вида западная форма подрода должна называться *C. (U.) undulatus* Pallas, а восточная — *C. (U.) parryi* Richardson, как это было справедливо указано С. И. Огневым (1947), признававшим, однако, вслед за В. Г. Гептнером (1939) в составе подрода лишь один вид с двумя подвидами. Этому же взгляду продолжает пока придерживаться и большинство современных териологов.

**Географическая изменчивость и подвиды.** Размеры увеличиваются в направлении с запада на восток и в меньшей степени с юга на север. В восточном направлении уменьшается относительная длина хвоста, основной тон окраски верха теряет серые тона и приобретает буровато-охристые, крапчатый рисунок делается более отчетливым (особенно в зимнем меху), рыжие тона в окраске брюшной стороны бледнеют и она не так высоко заходит на бока тела. В строении черепа, помимо увеличения его размеров по направлению к востоку, наблюдается: более пологое расхождение скуловых дуг в направлении назад; удлинение лицевого отдела (соответственно длина как верхней, так и нижней диастемы у восточных форм более превышает длину зубных рядов, чем у западных); уменьшение ширины лобного в его средней части и одновременно возрастание размеров надглазничных отростков, располагающихся более горизонтально; лировидный рисунок теменных гребней исчезает в более раннем возрасте, превращаясь в остроугольный. Зубы у западных форм более высококоронковые, чем у восточных, и менее сжаты в передне-заднем направлении; то же наблюдается у южных форм по сравнению с северными. Соответственно степени высоты коронки на востоке ареала чаще встречаются и сильнее развиты дополнительные бугорки на краях коренных, промежуточные бугры на задних гребнях верхних коренных крупнее, а у части особей на  $P_4$  сохраняется добавочный задне-внутренний корешок. Нижний резец у восточных форм относи-

тельно более высокий, отчего выше также и резцовый отдел челюсти в его средней части.

Примечательно, что обратное изменение степени высококоронковости и части связанных с ней признаков прослеживается по направлению

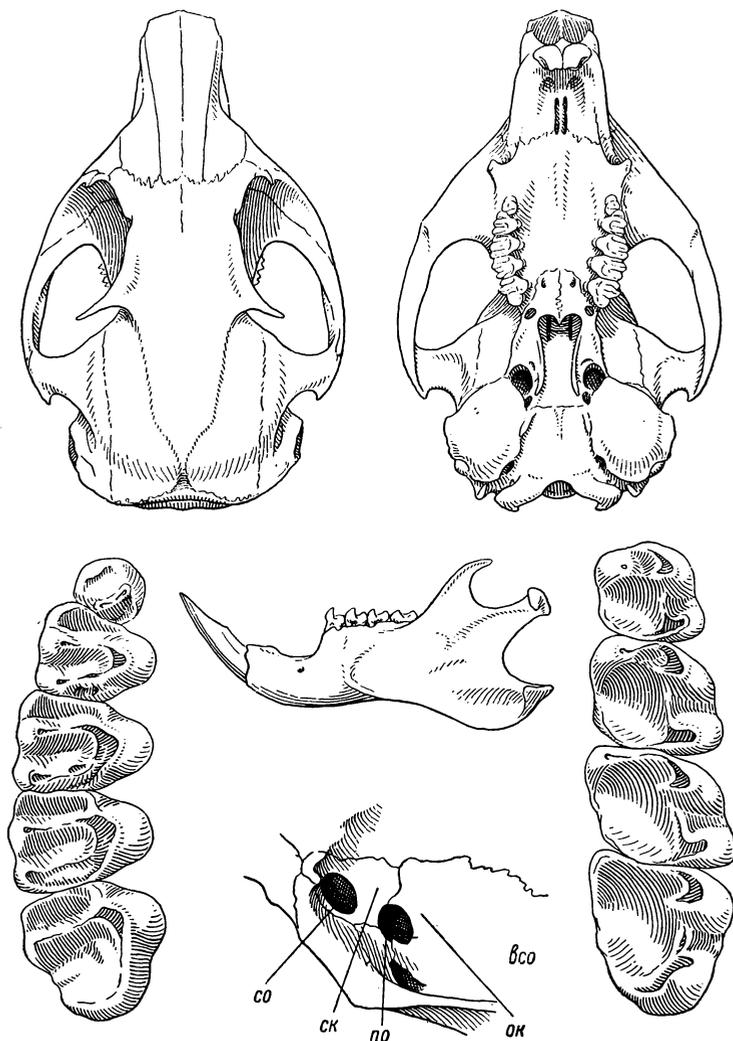


Рис. 34. Череп азиатского длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus* Pall.).

всо — внутренняя стенка орбиты; со — слезное отверстие; ск — слезная кость; ок — орбитальные крылья верхнечелюстной кости; по — предкрыловое отверстие.  $\times 1.4$ .

к современности у предковых форм подрода на материале из юго-западной Европы.

По-видимому, наиболее резкий «перелом» в ряду изменчивости упомянутых признаков приходится у современного вида на территорию Забайкалья. Существенно также, что некоторая часть из них при продвижении к востоку изменяется как бы в направлении следующего вида:

в этом отношении представляет специальный интерес изучение популяции с Ленского правобережья — *C. u. jacutensis* Brandt. Степень различий между крайней западной формой азиатского длиннохвостого суслика с Тянь-Шаня (*C. u. stramineus* Obol.) и крайней восточной из Приамурья (*C. u. menzbieri* Ogn.) не меньше, чем между азиатским и американским длиннохвостыми сусликами; в то же время по совокупности признаков любой экземпляр крупного амурского подвида легко может быть отличен от представителей любого из подвидов *C. parryi*.

Известно шесть современных подвидов; здесь описываются также два ископаемых.

1. *C. u. stramineus* Obolensky (1927) — мелкая, светлая, сравнительно бледно окрашенная форма; в окраске верха в летнем меху развиты сравнительно тусклые, буровато-серые или (у монгольских зверьков) палево-серые тона. Рыжевато-бурая окраска низа сравнительно невысоко заходит на бока. Пятнистый рисунок в передней части спины не развит. Зимний мех с довольно ярким соломенно-желтым оттенком, пятнистый рисунок слабо выражен. Распространение: Джунгарский Алатау, Чуйская степь на Алтае, центральная Монголия.

2. *C. u. evermanni* Brandt (1841) — несколько крупнее предыдущего; в окраске верха в летнем меху развиты сравнительно темные, яркие, красновато-бурые тона; рыжая окраска низа сравнительно высоко заходит на бока. Пятнистый рисунок далеко заходит на переднюю часть спины. Зимний мех с пятнистостью более отчетливо выраженной, чем у предыдущего подвида. В строении черепа характерны сравнительно небольшие, но сильно вздутые слуховые барабаны; задние края носовых костей заходят за задние края носовых отростков верхнечелюстных (оба признака у равнинных зверьков выражены сильнее, чем у горных). Распространение: от Алтая до Красноярска и Канска на севере и западных частей Иркутской обл. — на востоке.

3. *C. u. undulatus* Pallas (1778) — размеры сравнительно крупные; окраска — светлая, с более отчетливой, чем у обеих предыдущих форм пятнистостью; зимний мех белесый. Распространение: Иркутская обл., кроме ее западных районов, западное и юго-западное Забайкалье к востоку до Читы, северная Монголия.

4. *C. u. intercedens* Ognev (1937) — близок к типичному подвиду, но размеры заметно больше; остальные признаки изучены недостаточно. Распространение: Сретенский и Нерчинский районы Забайкалья.

5. *C. u. jacutensis* Brandt (1843) — малоизученная, крупная, светлоокрашенная форма. Распространение: Якутия к западу от Лены.

6. *C. u. menzbieri* Ognev (1937) — наиболее крупная и короткохвостая форма; характер окраски как у *C. u. undulatus*, но в передней части спины сероватые тона не развиты и заменены буроватыми. В строении черепа характерны относительно мелкий  $P^3$  со слабо развитыми или отсутствующими передне-наружной площадкой воротничка и передне-внутренним бугорком его поперечного гребня, а также наличие у большинства особей бугорка на дне наружной долилки  $M_3$ . Распространение: Амурская обл.

7. *C. u. brevirostris* I. Gromov subsp. nov. Диагноз: размеры черепа как у *C. u. evermanni* из центральной части ареала (Красноярск — Канск), но зубы относительно крупнее (длина верхних коренных как у *C. u. intercedens* из Восточного Забайкалья), верхняя диастема короче, а хаональная вырезка шире, чем у представителей любого из современных подвидов. Тип: череп взрослой особи (зубы на средней стадии стирания) без носовых костей, скуловых дуг и  $P^3$ , нижнечелюстные ветви

без углового и венечного отростков и часть трубчатых костей конечностей; № 50987 в колл. ЗИН АН СССР, сборы Н. А. Логачева, 1959 г. Размеры: кондилобазальная длина черепа 49.5 мм, альвеолярная длина верхних коренных — 12.1 мм, нижних — 11.1 мм, высота горизонтальной ветви нижней челюсти на уровне заднего края альвеолы  $M_1$  — 7.85 мм,  $P_4$  —  $2.7 \times 2.4$  мм. Тафономические данные: остатки происходят, по-видимому, из древних сусликовин и моложе возраста окружающих слоев; голотип черноокрашенный, эмаль зубов окрашена несколько светлее дентина. Местонахождение и возраст: тип — из точнее не обозначенных отложений высокой (65—70-метровой) террасы р. Ангара против ст. Красный Яр. Кроме того, остатки черепа из района между Братском и Заярском. Возраст упомянутой террасы определяется как эоплейстоценовый (Вангенгейм, 1961). Исходя из характера сохранности костей и степени морфологических различий, вероятный возраст подвида — средний—поздний плейстоцен. Систематические замечания: строение черепа более всего сходно с таковым у *C. u. eversmanni* из канских степей, в том числе и по таким деталям, как укороченный  $P_4$  с небольшим, сжатым в передне-заднем направлении и сравнительно слабо отделенным от протокона промежуточным бугром заднего гребня, широкий в его заднем отделе  $P_4$ , относительно низкая горизонтальная ветвь челюсти и ее резцовый отдел и другими. От *C. u. brevirostris* subsp. nov. (foss.) хорошо отличается следующая форма, существовавшая приблизительно одновременно, но значительно северо-восточнее. Палеобиологические данные: остатков сопутствующих видов вместе с голотипом не найдено. Из второго местонахождения на Ангаре известны кости копытного лемминга, что указывает на существование описываемого подвида в период наибольшего похолодания.

8. *C. u. aldanensis* I. Gromov subsp. nov. (foss.) (рис. 42). Диагноз: близок к предыдущему подвиду, от которого отличается большей величиной (как у современных *C. u. jacutensis*), более мощной нижней челюстью с относительно более высокой горизонтальной ветвью и резцовым отделом, более крупным  $P_4$  и укороченным  $M_1$  с более высоким в его средней части задним гребнем, соединяющим передние бугры зуба. Тип: фрагмент левой нижнечелюстной ветви с полным зубным рядом взрослой особи (зубы на средней стадии стирания), № 50986 в колл. ЗИН АН СССР, сборы Э. А. Вангенгейм, 1958 г. Размеры: длина коренных 12.1 мм, высота горизонтальной ветви на уровне заднего края альвеолы  $M_1$  около 9.15 мм,  $P_4$  —  $3.1 \times 2.8$  мм. Паратипы: девять фрагментов нижнечелюстных ветвей и четыре — верхнечелюстных костей. Размеры: длина нижних коренных — 12.1—12.4—12.65 мм ( $n = 5$ ). Тафономические данные: сохранность остатков типичная для «пляжного» материала. Кости сильно разрушены, хотя и не окатаны. Цвет их темно-коричневый, дентин зубов окрашен заметно темнее эмали. Местонахождение и возраст: аллювий второй надпойменной террасы р. Алдан в 40 км выше устья. Отложения 40—65-метровой террасы Алдана Э. А. Вангенгейм (1961) относит к верхам нижнего плейстоцена, т. е. возраст остатков, в соответствии с принятым здесь делением, поздне-среднеплейстоценовый. Систематические замечания: несмотря на свои значительные размеры алданская форма хорошо отличается от распространенных по соседству к северу (Верхоянье) *C. parryi*, в частности, строением заднего гребня  $M^3$ , разделенного по середине на две части, и наличием одного заднего корня  $P_4$ . В то же время отличия обеих описанных здесь ископаемых форм друг от друга не больше, чем у современных подвигов с тех же территорий. К сожалению, отсутствие в алданском материале

остатков осевого черепа не позволяет выявить их с достаточной полнотой. Палеоэкологические данные: в составе сопутствующей фауны грызунов Э. А. Вангенгейм (1961) указывает такие виды «лемминговой фауны», как копытный и бурый лемминги, узкочерепная полевка и полевка-экономка и др., свидетельствующие об обитании здесь в ее составе и алданского суслика в период наибольшего похолодания.

**Местообитания и численность.** Населяют равнинную и горную степи до высот 3100 м над ур. м., в том числе и на каменистых склонах, светлые боры, окраины березовых колков, горные и заливные луга, склоны террас в речных долинах, острова крупных рек, пашни.

В горах Джунгарского Алатау А. С. Строганова наблюдала сусликов по пологим склонам с хорошо развитой луговой растительностью или с редкими зарослями можжевельника и шиповника, а кое-где и по голым каменистым склонам ущелий.

На Алтае суслики наиболее многочисленны в степных районах. По пологим степным участкам предгорий поднимаются до 2500 м над ур. м.; населяют щебнистые участки с редкими кустиками полыни и типца, луговины у рек и озер, реже участки с песчаным грунтом с зарослями чия и кустов караганы. В Чуйских Альпах селятся по пологим склонам, занятым нагорной степью, постепенно переходящей в каменисто-лишайниковую тундру. Единичные норы отмечались здесь и в светлых лиственничных рощах (Жолосов, 1939). В альпийском поясе поселения сусликов приурочены к холмам древних морен, участкам ледниковых долин с пологими склонами и к пологим вершинам хребтов. Наименьшая численность наблюдается на этих последних, где зверьки изредка встречаются в каменистой и луговой тундрах. Отсутствуют в кустарниковой тундре и на увлажненных лугах (Тушикова, Неронов и Лукьянова, 1962).

На юге Красноярского края М. Д. Зверев (1929) наблюдал сусликов в степи, березовых колках и сосновых борах на склонах гор. Зверьки селятся здесь также по окраинам селений, устраивая норы под жилыми постройками.

В Тувинской АССР суслики встречаются повсеместно, от лугов и пахотных земель в речных долинах, до высокогорных степей на высоте 2500 м над ур. м. и окраин горных лесов (Мокеева и Мейер, 1963).

В Прибайкалье излюбленные станции этого суслика — выгоны и степное низогорье. Селятся они и здесь по опушкам сосновых боров, на старых вырубках и полянах среди леса, а также на речных островах (Устьянцев, 1937).

В Бурятской АССР основными местообитаниями являются остепненные луга, поля и разнотравные степи (Казанский, 1932; Леонтьев, 1958). В южном Забайкалье А. Н. Формозов находил сусликов в горах, как в лощинах, так и на склонах, где меньше выгорают растительность. Б. А. Кузнецов (1929) встречал их на заливных лугах по долинам рек, среди песчаных грив надпойменной террасы, не заливаемых в паводки, а в лесостепе — по падам.

В Монголии этот вид характерен для горной степи, до высот в 3000 м над ур. м. (Банников, 1954). По данным П. П. Тарасова (1959), в Монгольском Алтае поселения сусликов приурочены к отрицательным элементам рельефа — долинам рек и межгорным понижениям.

На Дальнем Востоке типичными местообитаниями являются склоны увалов, нередко довольно густо поросшие различными кустарниками и деревьями с песчаными или глинистыми почвами (Верещагин и Плятер-Плохоцкий, 1930; Плятер-Плохоцкий, 1934). Характерной чертой поселений является здесь прерывистость распространения. Селятся также на

больших массивах возделываемых земель, избегая небольших полей, где живут лишь по их окраинам; таким образом, сплошная распашка не является средством борьбы с этим видом или снижения его численности.

Для азиатского длиннохвостого суслика, как и для многих других видов, характерна сезонная смена местообитаний. Так, в Алтайском крае в весенний период сильнее заселены возвышенные участки степи, а по мере выгорания растительности суслик переселяется в низины (Устьянцев, 1937). Численность менее колеблется по годам, чем у других видов. За последние годы в связи с сельскохозяйственным освоением таежных районов и рубками леса суслики значительно расширили свой ареал. В частности, К. А. Плятер-Плохоцким (1934) было установлено продвижение этого вида на северо-восток от прежней границы области распространения.

**Норы.** Вертикальные норы наблюдаются довольно редко. По данным К. А. Казанского (1932) и М. М. Устьянцева (1937), в Забайкалье они составляют лишь 9—12% от общего числа нор. А. Н. Формозов (1929) и А. Г. Банников (1954) находили их у монгольских сусликов также в небольшом числе. Б. С. Виноградов и С. И. Оболенский (1927) отрицают наличие типичных вертикальных нор у этого вида, указывая, что лишь изредка у него встречаются подобие этих нор, т. е. норы с коротким вертикальным ходом (но без привходного земляного выброса), который затем переходит в наклонный. На песчаных почвах глубина нор достигает 3 м и протяженности до 15 м; входных отверстий чаще всего одно. На глинистых почвах глубина, как правило, не превышает 2 м, протяженность ходов — 5—7 м, число входных отверстий обычно 2—3. Иногда наблюдаются кольцевые ходы, отходящие от главного (Плятер-Плохоцкий, 1934). Количество колен различно, от 2 до 25; преобладают норы с 3—7 коленами. Тропинки, соединяющие входные отверстия, имеют ширину 12—15 см. Интересно сравнительно редко встречающаяся у сусликов рода *Citellus* способность делать «пробки», чаще всего песчаные, обычно плотно спрессованные, которыми зверьки затыкают входные отверстия перед спячкой и в плохую погоду. Длина их различна, в среднем 20—30 см, иногда до 70—100 см. Гнездовая камера выстлана травой, общий вес которой в зимовочных норах может достигать 800 г.

**Питание.** Поедаются почти все виды степных и луговых растений; животная пища употребляется в значительно меньшем количестве, чем у американского длиннохвостого суслика (*C. (U.) parryi*). Ранней весной в пищу особенно часто встречаются луковицы и корни, в осенний — семена. Последние, как и подземные части растений, играют в питании азиатского длиннохвостого суслика большую роль, чем у других видов. Ранней весной в Джунгарском Алатау А. С. Строганова повсеместно наблюдала гусиный лук с объединенными цветами и «копанки» у оснований стеблей этого растения, а в защечных мешках находила до 50 лукович различных размеров. В земледельческих районах Сибири массовое повреждение зерновых приходится на вторую половину лета — время колошения и созревания хлебов. Всходы повреждаются меньше, и весной зверьки наносят вред главным образом во время сева, выбирая высеянные семена (Зверев, 1929; Казанский, 1932). Для Восточной Сибири предпочитаемыми кормовыми растениями являются гусытник (*Gagea pusilla*) и лук лилейный (*Allium lineare*), в весенний период — осока (*Carex stenophylla*), овсяница и пырей, летом — костер, мятлик и один из видов астрагалов. Оба последних растения сохраняют свое преобладающее значение и в сентябрьском рационе (Устьянцев, 1937). В Джунгарском Алатау А. С. Строгановой были проведены наблюдения над пита-

нием молодых зверьков. Новорожденные суслики первое время питаются только молоком матери. Однако еще до прозревания, самка дает им, по-видимому, свою отрыжку, состоящую из растительного корма. В желудках еще слепых зверьков, но уже с хорошо развитым волосным покровом, взятых из норы, было обнаружено много перетертой зелени. На питание растительной пищей молодых, еще не вышедших из нор, указывает и М. М. Устьянцев (1937). Таким образом, к моменту прозревания молодые суслики оказываются уже физиологически подготовленными к самостоятельному питанию вегетативными частями растений. Для этого вида известно и запасание кормов на зиму. Наибольший вес запасов (семена хлебных злаков) достигает 6 кг (Дальний Восток).

**Размножение.** Период размножения, как и пробуждения, сильно растянут. Течка начинается с середины апреля и заканчивается в первой декаде мая, спаривание в зависимости от характера погодных условий происходит либо в норах (Казанский, 1932; Леонтьев, 1958), либо на поверхности (Зверев, 1929; Плятер-Плохоцкий, 1934). В период гона самцы очень активны, совершают перебежки иногда на сотни метров и посещают большое количество нор. Гон продолжается 10—15 дней (Леонтьев, 1958). В размножении принимает участие лишь часть перезимовавших самцов. По данным П. П. Тарасова (1959а), в Монгольском Алтае сперматогенез был отмечен у 84,3% самцов от числа добытых, причем как у старых, так и у перезимовавших особей предыдущего года рождения. У самок плодовитость (процент участвующих в размножении особей и величина помета) в большей степени зависит от возраста: первородки и старые самки оказываются наименее плодовитыми. Засуха оказывает существенное влияние на интенсивность размножения. Так, в районе Гобийского Алтая сильная засуха 1957 г. привела к прекращению вегетации растений и пересыханию мелких речек, берега которых обычно являются «станциями переживания» сусликов. Последнее, по-видимому, явилось причиной снижения интенсивности гона, повышения числа случаев резорбции эмбрионов и частичной гибели беременных самок (Тарасов, 1959а). На интенсивность размножения влияет также степень осенней упитанности зверьков и характер пробуждения их из спячки. Чем дружнее проходит последнее, тем больший процент особей участвует в размножении. По сравнению с другими видами сусликов процент яловых самок не высок. Возможно, что это объясняется поздним залеганием в спячку прибывших зверьков, которые успевают вырасти и нажироваться еще в год своего появления на свет. Беременность длится около одного месяца. Наибольшее число беременных самок наблюдается в первой декаде мая. Среднее количество эмбрионов 6—7, число детенышей в помете 5—6. В конце первой или в начале второй декады июня суслята появляются на поверхности (Плятер-Плохоцкий, 1934, 1936; Устьянцев, 1937, и др.). П. П. Тарасов (1959а) приводит данные, характеризующие интенсивность и фенологию размножения азиатского длиннохвостого суслика для разных географических районов, из которых следует, что существенные различия наблюдаются лишь в сроках появления на поверхности молодняка у сусликов Монгольского Алтая и Дальнего Востока. Однако возможно, что и в этом случае они объясняются особыми погодными условиями в год наблюдения.

По данным К. А. Плятер-Плохоцкого (1934) и А. Н. Леонтьева (1958), только что родившиеся суслята мало чем отличаются от крупных эмбрионов. Они слепые и голые, средний вес их составляет 6—7 г, длина тела — 55 мм, хвоста — 18 мм, задней ступни — 8,5. Ушные раковины имеют вид едва заметных складок кожи. Зубов нет. Растут суслята очень быстро;

через 5 дней они весят уже 12—15 г, у них появляются когти, кожа на спине темнеет, сильно увеличивается голова. В возрасте 15 дней зверьки покрываются шерстью, на 20-й день появляются нижние резцы, суслията бойко ползают. На 25-й день зверьки весят уже 37 г, у них открываются глаза, «отлипают» уши, появляются верхние резцы и коренные. В месячном возрасте зверьки выходят из нор и начинают кормиться самостоятельно. Первое время молодые держатся вместе с матерью у норы, через 2—3 недели начинается их расселение.

К началу осени численность популяции возрастает за счет молодых зверьков в 3.5—4.5 раза. Смертность их, однако, как и у других видов, очень высока. По данным А. Н. Леонтьева и Л. М. Воротникова (1957), в составе позднеосенней популяции наблюдается только 25% молодых зверьков (в том числе 13% прибылых), а остальная часть приходится на взрослых сусликов в возрасте от одного до четырех лет.

**Образ жизни.** Начало пробуждения приходится на первые числа апреля, заканчивается в начале мая. В разных частях ареала сроки пробуждения отличаются лишь незначительно и в Забайкалье, например, совпадают с таковым в Хангае. Залегание в спячку также происходит примерно в одно время (Плятер-Плохоцкий, 1936; Устьянцев, 1937; Банников, 1954; Леонтьев, 1958, и др.). В первой декаде сентября уходят в спячку старые самцы, к концу второй — старые самки (в первую очередь яловые) и в начале октября молодые текущего года рождения. Отмечено, что засуха способствует более раннему уходу зверьков на зимовку (Тарасов, 1959а). Таким образом, продолжительность спячки составляет у этого вида 6.5—7 месяцев.

Двухфазная суточная активность выглядит у этого вида следующим образом (Устьянцев, 1937; Леонтьев, цит. по: Некипелов, 1959а). Сразу после пробуждения из спячки суслики выходят из нор в 11—12 час. С установлением более теплой погоды встречаются на поверхности с 8—9 до 16—17 час., причем около полудня наступает заметный спад активности с последующим подъемом ее во вторую половину дня; в это время суслики находятся на поверхности 7.5—8 час. В мае они появляются из нор около 7 час., а исчезают около 18; снижение активности имеет место между 14 и 15 час., продолжительность пребывания на поверхности составляет 9—10 час. В июне зверьки выходят из нор около 7 час. утра, но уже с 10—14 час. активность их резко понижается; на ночевку уходят около 19 час., таким образом, вне норы проводят 8—9 час. В июле выход наблюдается уже в 5—6 утра, с 14 до 16 зверьки находятся в норе, после чего появляются снова и находятся на поверхности примерно до 19 с половиной часов; общая продолжительность пребывания на поверхности составляет в июле 8—9 час. В августе появляются на поверхности около 7 утра, уходят в норы к полудню, а затем снова активны с 15.5 примерно до 19 час.; активный период на поверхности равен в это время 8—8.5 час. Молодые выходят на поверхность раньше взрослых и проводят здесь почти весь день. В сентябре активность сусликов резко падает: они выходят из нор около 12 и уходят около 17, пробыв на поверхности всего 4.5—5 час. В этом месяце все взрослые зверьки успевают в основном нажироваться.

Данных о передвижениях сусликов очень немного. Н. В. Некипелов (1959а) приводит следующие показатели динамики сезонной активности: в апреле количество сусликов, посещающих каждую нежилую нору, близко к двум, в июне за счет повышения активности самок этот показатель увеличивается вдвое, в июле в период расселения молодняка возрастает до 7, в августе и сентябре с началом залегания сусликов в спячку

уменьшается до 4.8. При кормовых передвижениях суслики редко отходят от норы далее 200—300 м. П. П. Тарасов (1959б) сообщает, что в Гобийском Алтае зверьки ходили кормиться со склонов гор на расположенные в долинах лужайки на расстояние до 400 м. Методом кольцевания была установлена дальность перекочевок сусликов в 20 и более километров за сезон; при этом зверьки могут переплывать большие реки. Так известно, что некоторые острова на таких крупных реках, как Енисей, Абакан, Тура, ежегодно по окончании заливающего их паводка вновь заселяются сусликами, преодолевающими для этого вплавь до 90 м водного пространства (Зверев, 1929).

**Враги, паразиты, эпидемиологическое значение.** Среди пернатых хищников основными врагами являются беркут, орлан белоплечий и степной орел; кобчик и пустельга преследуют только молодых зверьков (Плятер-Плохоцкий, 1934, 1936). Из млекопитающих наиболее активно истребляют сусликов колонок и солонгой, причем как в норе, так и на поверхности и во все времена года; ласка и горностаи нападают, по-видимому, только на молодых зверьков.

Азиатский длиннохвостый суслик играет важную роль в эпидемиологии чумы, в особенности в Монголии, где вместе с тарбаганом является основным природным носителем ее возбудителя. Впервые культура чумного микроба была выделена у сусликов в 1943 г. Число эпизоотий с участием этого вида особенно велико в горном Хангае (Некипелов, 1959а, 1959б). На территории Забайкальско-Монгольского очага возбудитель был выделен из 7 видов блох, паразитирующих на суслике; основным из них является *Ceratophyllus tesquorum sungaris* Jord., составляющая более 50% всех экземпляров этих паразитов. Возможный природный носитель бруцеллеза в Восточной Сибири (Зверев, 1929).

**Хозяйственное значение.** В земледельческих районах Сибири и Дальнего Востока являются серьезными вредителями сельского хозяйства. Весной суслики вырывают и поедают посеянное зерно, с появлением всходов питаются и ими. Осенью поедают зрелое зерно и делают из него запасы. Охотно едят молодые всходы подсолнечника и кукурузы, а также огородные культуры — картофель, огурцы, морковь, лук и др., местами повреждая в той или иной степени до  $\frac{1}{5}$  всей площади посевов. По данным М. Д. Зверева (1936), в засушливые 1926—1927 гг. только в Минусинском районе Красноярского края сусликами было уничтожено 675 га зерновых культур, а в Хакасии повреждено 3100 га. В Тувинской АССР в 1960 г. суслики нанесли значительный урон сельскому хозяйству. Так, в одном только колхозе «Искра» Пий-Хемского района, при общей площади посевов пшеницы немногим более 7 тыс. га, на 2 тыс. га зверьки полностью уничтожили урожай (Мокеева и Мейер, 1963). В Алтайском крае в 1961 г. они уничтожили 150 га и повредили 250 га подсолнечника. В 1960 г. эти грызуны причинили убыток сельскому хозяйству на сумму в 10 млн рублей. В последнее время масштабы истребительных мероприятий в Сибири увеличиваются из года в год. Так, в 1961 г. борьба производилась на площади 352 тыс. га, т. е. в 2.5 раза большей, чем в предшествующем (Гладкина и др., 1962).

Азиатский длиннохвостый суслик относится к числу второстепенных промысловых видов. Жир, приближающийся по своим физико-химическим свойствам к тюленьему (ворвани), может быть использован для технических целей (Плятер-Плохоцкий, 1934).

2. *Citellus* (conf. *Urocitellus*) *primigenius* Kormos (1934) (foss.) — Вилланский длиннохвостый суслик (рис. 35, табл. 4).

Средней величины позднеплиоценовый суслик, сочетающий признаки строения зубов, свойственные представителям подрода *Urocitellus*, со

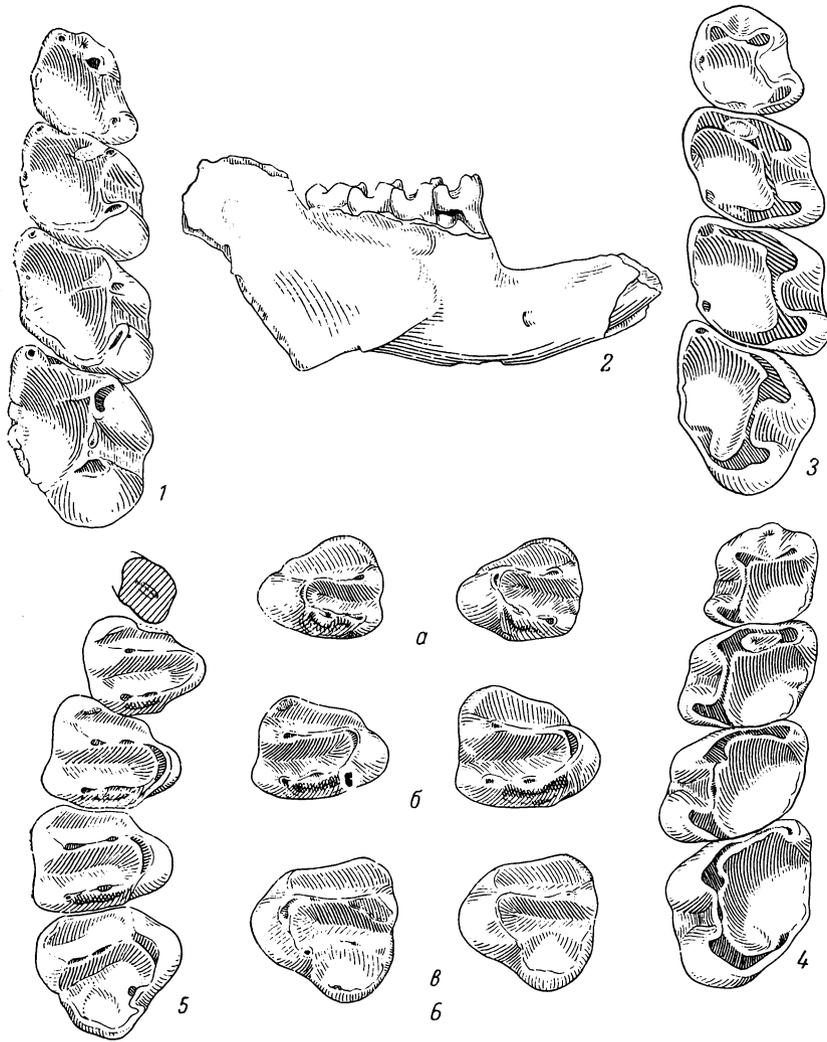


Рис. 35. Череп вилланьского длиннохвостого суслика (*Citellus primigenius* Korm.), поздний плиоцен—ранний антропоген Венгрии, колл. Геол. инст. в Будапеште.

1 — правый зубной ряд нижней челюсти с  $dP_4$ , Виллань-3, тип; 2 — правая нижнечелюстная ветвь снаружи, Виллань-Калькберг, № 9695; 3 — зубной ряд того же экземпляра; 4 — нижние коренные, Виллань-8; 5 — верхние коренные, Виллань-8; 6 — вариации в строении верхних коренных; а —  $P^4$ , б —  $M^1-M^2$ , в —  $M^3$ .

значительным числом признаков в строении собственно осевого черепа, свойственных современным представителям подрода *Citellus*.

**Тип.** Частично деформированный и дефектный фрагмент правой нижнечелюстной ветви молодого животного на стадии смены  $P_4$ , без восходящего отдела (частью не отпрепарирован) и с поврежденным резцовым,

Примеры и индексы черепа современных и ископаемых сусликов подрода *Urocitellus*

Примеры и индексы	<i>C. (U.) undulatus</i> Pall.		<i>C. (U.) parryi</i> Rich.		<i>C. (U.) glacialis</i> VInogr. (foss.)	
	n		n		n	
Альвеолярная длина верхних коренных (абс.)	27	10.6—11.6—14.2	14	11.8—12.8—13.6	1	12.6
То же нижних . . . . .	27	9.6—10.5—12.6	14	11.0—11.7—12.4	7	12.1—12.4—12.65
Индексы						
Отношение коронарной длины P <sup>4</sup> к его ширине . . . . .	27	71.4—84.3—89.4	14	77.4—85.0—90.0	4	65.6, 78.5, 81.0, 83.3
То же для M <sup>1</sup> . . . . .	27	68.1—75.0—83.3	14	68.4—73.9—82.3	3	66.7, 68.2, 70.2
То же для M <sup>2</sup> . . . . .	27	69.4—77.0—83.8	14	70.7—75.4—83.3	3	73.0, 73.8, 75.0
Отношение коронарной ширины M <sup>3</sup> к его длине . . . . .	27	90.9—102.1—110.3	14	94.4—101.3—111.7	3	105.5, 105.4, 97.2
Длина нижней диастемы к длине зубного ряда . . . . .	27	63.7—76.7—96.5	14	68.2—76.0—79.1	2	78.2, 82.5
Высота резцового отдела к длине диастемы . . . . .	27	51.6—59.7—69.5	14	50.0—59.8—68.4	3	60.4, 62.2, 62.5
Высота горизонтальной ветви нижней челюсти на уровне заднего края альвеолы M <sub>1</sub> (снаружи) к длине зубного ряда . . . . .	27	66.0—71.9—81.3	14	61.7—68.0—78.7	4	74.0, 75.2, 75.6, 88.2
Отношение задней коронарной ширины P <sup>4</sup> к его длине . . . . .	27	90.9—105.2—119.5	14	100.0—108.2—123.0	4	86.6, 90.2, 100.0, 106.9
Отношение передней коронарной ширины P <sup>4</sup> к задней . . . . .	27	78.5—89.1—102.2	14	70.0—83.2—92.8	4	80.6, 83.3, 84.3, 91.1
Отношение коронарной длины M <sub>1</sub> к его ширине . . . . .	27	60.0—71.0—81.6	14	62.1—71.4—81.2	5	72.2—75.7—78.8
То же для M <sub>2</sub> . . . . .	27	62.5—72.7—84.3	14	65.7—74.3—81.5	6	74.1—78.9—83.7
То же для M <sub>3</sub> . . . . .	27	91.4—102.8—108.6	14	92.5—108.9—126.4	3	97.3, 102.6, 105.5

Таблица 4 (продолжение)

Промеры и индексы	C. (U.) polonicus I. Grom. sp. nov. (foss.)		C. (conf. Urocitellus) primigenius Korm. (foss.)		C. (conf. Urocitellus) pogaiici Top. (foss.)	
	п	вс	п	вс	п	вс
Альвеолярная длина верхних коренных (абс.)						
То же нижних . . . . .		11.5—12.5—13.5			8.8—10.0—11.0	10.8—11.0—12.5
Индексы						
Отношение коронарной длины R <sup>4</sup> к его ширине . . . . .	16	78.1—87.5—98.0	6	6	85.1—87.6—92.8	77.8—85.2—89.2
То же для M <sup>1</sup> . . . . .	11	76.4—83.6—96.3	1	1	81.8	72.3—77.0—88.8
То же для M <sup>2</sup> . . . . .	20	72.2—80.5—86.7	3	3	72.2, 81.2, 89.7	70.5—75.8—83.3
Отношение коронарной ширины M <sup>3</sup> к его длине . . . . .	13	88.2—97.5—110.0	6	6	96.7—102.5—108.1	93.5—100.8—115.4
Длина нижней диастемы к длине зубного ряда . . . . .	—	—	—	—	—	64.4, 68.6
Высота рецезового отдела к длине диастемы . . . . .	—	—	—	—	—	66.9
Высота горизонтальной ветви нижней челюсти на уровне заднего края альвеолы M <sub>1</sub> (снаружки) к длине зубного ряда . . . . .	—	—	2	2	70.7, 77.8	75.2
Отношение задней коронарной ширины R <sub>4</sub> к его длине . . . . .	11	100.7—107.8—116.6	4	4	97.6, 97.9, 102.3, 104.5	92.0—107.2—134.0
Отношение передней коронарной ширины R <sub>4</sub> к задней . . . . .	11	68.0—79.8—91.6	4	4	75.0, 95.6, 100.0, 100.0	80.0—93.4—104.5
Отношение коронарной длины M <sub>1</sub> к его ширине . . . . .	9	73.5—78.6—87.1	9	9	65.6—73.4—77.4	66.7—70.8—78.5
То же для M <sub>2</sub> . . . . .	7	73.0—78.5—85.3	6	6	60.6—70.8—80.0	66.7—70.7—80.0
То же для M <sub>3</sub> . . . . .	12	100.5—107.3—118.7	9	9	90.9—98.6—106.7	96.7—104.0—120.0

1 вс — восстановленный промер.

№  $\frac{OB}{3694}$  в коллекциях Геологического института в Будапеште, Вилланьские горы, южная Венгрия (местонахождение Виллань-3). Кроме того, известны: значительно деформированный и поврежденный осевой череп старого экземпляра с сильно стертymi зубами, один фрагмент верхнечелюстной кости, семь — нижнечелюстных ветвей (все без восходящего отдела и большая часть с поврежденным резцовым), а также более 40 изолированных коренных. Материал хранится в коллекциях Геологического института и Национального естественно-исторического музея в Будапеште, просмотрен и обработан И. М. Громовым.

**Размеры.** Тип: коронарная длина коренных — 10.65 мм, длина диастемы — 8.0 мм, высота на уровне заднего края альвеолы  $M_2$  с внутренней стороны — 6.65 мм. Паратипы: расстояние от gnathion до середины лямбдовидного шва — 54 мм, длина верхних коренных — 12.2 мм, нижних — 10.7, 10.7, 10.9 мм (восстановленная — 8.8—10.0—11.0 мм).

**Тафономические данные.** Остатки происходят из отложений, выполняющих тектонические трещины в палеозойских известняках. Они отвечают двум циклам осадконакопления, каждый из которых начинается вишнево-красными (террароссовыми) глинами и оканчивается бурыми глинами и лессовидными суглинками. Костные остатки происходят из погадок хищных птиц, судя по сохранности, преимущественно сов: в трещинах скал находились места их гнездовья. В большинстве местонахождений они незначительно переотложены и имеют хорошую «погадочную» сохранность: нередко фрагменты передних отделов черепов и мало поврежденные нижнечелюстные ветви. Костное вещество не окрашено или слабо окрашено в желтоватые тона, зубы — тоже.

**Возраст и местонахождение.** Поздний плиоцен (вилланьские = виллафранкские слои) и ранний антропоген (бихарские = гюнцские и гюнцминдельские слои) Вилланьских гор (южная Венгрия); встречаются в небольшом количестве во всех слоях, в верхних более многочисленны.

**Характеристика.** Теменные гребни лировидной формы, не соприкасаются в их заднем отделе даже у старого животного; носовые кости и носовые отростки верхнечелюстных в их заднем отделе приблизительно равной ширины; края глазниц слабо приподняты, слуховые барабаны округлые, сильно вздутые; задний край скуловой дуги — на уровне границы между  $P^4$ — $M^1$ ; парные зарезцовые углубления твердого неба слабо развиты; нижний гребень массивной площадки нижней челюсти в его переднем отделе выпрямленный или лишь слабо изогнут выпуклостью вниз, верхний развит слабо. Коренные зубы с коронкой средней высоты, сравнительно мало (как у *C. undulatus* Pall. из центральной части области распространения) укороченные в передне-заднем направлении.  $P^3$  (известен один экземпляр) одновершинный, с едва намеченной передне-наружной площадкой воротничка.  $P^4$  (6 экз.) с хорошо развитыми площадками пара- и мезостилиа, задний край зуба изогнут в направлении назад. Промежуточный бугор заднего гребня (метакокуль) не крупнее наружного и, как у западных рас современного *C. undulatus*, сравнительно слабо отграничен от протокона.  $M^3$  с полным задним гребнем, низким в его средней части; иногда здесь имеется узкая сквозная долька, разделяющая его на два. Наружный краевой бугор этого гребня крупный, хорошо обособленный как от протокона, так и от талона зуба.  $P_4$  (5 экз.) с одним уплощенным в передне-заднем направлении задним корнем, незначительно углообразно изогнутым наружу. Наибольшая (задняя) ширина зуба в среднем лишь немного превышает его длину, а передняя ширина составляет 90% задней. Гипоконид небольшой, как пра-

вило, мало выступает за уровень передне-наружного бугра, расположен горизонтально или под широким тупым углом к заднему краю зуба; от остальной части этого последнего отделен перехватом, заметным еще на начальных стадиях стирания. Передняя пара бугров с уплощенной передней поверхностью; краевой бугорок в основании внутреннего из них маленький, слабо от него обособлен или отсутствует.  $M_1$  с полным и хорошо развитым задним гребнем между передней парой бугров (металлофидом) и небольшим передним промежуточным бугорком, заметным еще в начале средней стадии стирания. Гипоконид крупнее, чем на  $P_4$ , повернут вперед и сужен в основании.  $M_3$  со слабо вытянутой назад и незначительно обособленной гипоконидной частью; углубление на жевательной поверхности, отделяющее его от энтоконидного отдела, мелкое. Нижние резцы относительно высокие и уплощенные в боковом направлении значительно сильнее, чем у современных представителей подрода *Urocitellus*.

**Систематические замечания.** Остатки *C. primigenius* известны начиная с нижних горизонтов вилланьских отложений (Виллань-3 = Villan-Kalkberg), откуда происходит и типовой экземпляр, и кончая верхними (Виллань-5 и 8; поздневиллафранкское или бихарское время по схеме венгерских палеонтологов), а также из вилланьских местонахождений неизвестного возраста (Виллань-2). Можно считать вероятным, что на протяжении всей виллафранкской эпохи этот вид не оставался неизменным в отношении изученных признаков. Однако материал недостаточен для обнаружения соответствующих различий. По-видимому, более древние остатки принадлежат более крупной и брахиодонтной (типичной) форме с несколько более примитивными особенностями строения жевательной поверхности коренных, низким резцовым отделом и не сдвинутым кверху подбородочным отверстием. Т. Кормош (Kormos, 1934) в описании *C. primigenius* приводит ряд признаков, которые, по его мнению, отличают этот вид от всех известных современных и ископаемых. Те из них, которые подтвердились при переисследовании материала, с несомненностью указывают на близость к представителям подрода *Urocitellus*, что и было отмечено более поздними исследователями (Топачевский, 1957; Громов и Гуреев, 1962). Однако такое отнесение не может считаться окончательным ввиду наличия признаков строения осевого черепа, свойственных современным сусликам подрода *Citellus*.

В западноевропейской палеонтологической литературе позднеплиоценовые и раннеантропогеновые остатки крупных сусликов часто определяют как *C. conf. rufescens* или в более поздних работах — *conf. major*, т. е. относят уже к подроду *Colobotis*. В коллекции Т. Кормоша, хранящейся в Естественно-историческом музее в Будапеште, имелась возможность осмотреть обломок верхнечелюстной кости с  $P^3-M^2$  и правой нижней челюстной ветви (без  $P_4$ ) из известного местонахождения поздневиллафранкского возраста Сакдильинген в Центральной Европе (Heller, 1930; Brunner, 1933). Они действительно принадлежат суслику, отличному от *C. primigenius* из Виллани. Однако отнесение их к подроду *Colobotis* сомнительно и требует обоснования на более полном материале.

Как указано выше, из современных видов *C. primigenius* ближе всего по строению зубов к *C. undulatus*: к южносибирским — по степени гипсодонтизма, к западным — по деталям строения жевательной поверхности; по изолированным зубам часто практически от них неотличим. Из ископаемых форм вилланьский длиннохвостый суслик ближе всего к следующему виду.

**Палеоэкологические данные.** Остатки *C. primigenius* найдены как в составе позднеплиоценовых «мимомисных» фаун, в которых среди *Mimomys*

преобладают уже цементные формы (Виллань-3), так и в более поздних, раннеантропогенных, с преобладанием некорнезубых микротин: примитивных лагурид (*Lagurodon*) и серых полевок подродов *Pitymys* и *Microtus* (Виллань-6 и 8). На протяжении этого времени состав и изменение фауны полевок и сопутствующих им видов грызунов свидетельствует о том, что вилланьский суслик жил в условиях предгорного и низкогогорного лесостепного ландшафта с преобладанием в более позднее время степных условий.

3. *Citellus* (conf. *Urocitellus*) *nogaici* Topatschewsky (1957) (foss.) — Ногайский длиннохвостый суслик (рис. 36, табл. 4).

Средней величины позднеплиоценовый суслик, близкий к *C. primigenius*, но в среднем несколько более мелкий и с иными особенностями строения жевательной поверхности коренных, в особенности P<sup>3</sup> и M<sub>3</sub>.

**Тип.** Правая нижнечелюстная ветвь старого зверька, с поврежденным в его передней и нижней частях резцовым отделом, без резца и M<sub>3</sub>, № 27—189, в колл. Отдела палеозоологии Института зоологии АН УССР, южная Украина, г. Ногайск Запорожской обл. Кроме того, автор имел следующие материалы из типичного местонахождения: 12 фрагментов верхнечелюстных костей, частью поврежденных, без зубов или с 1—2; 25 нижнечелюстных ветвей сходной сохранности (все без восходящего отдела и большая часть с поврежденным резцовым), а также более 370 изолированных коренных. Хранятся в коллекциях Института зоологии АН УССР и ЗИН АН СССР.

**Размеры.** Тип: длина коренных — 10.35 мм, длина диастемы — 7.1 мм, наименьшее расстояние от подбородочного отверстия до края заднечелюстной вырезки — 20.75 мм, то же до вершины сочленовного отростка — 26.6 мм. Паратипы: длина верхнего ряда коренных — 10.75 мм (восстановленная — 10.8—11.0—12.5 мм), нижнего — 9.3—10.1—10.6 мм (n = 8) (восстановленная — 9.1—9.9—10.9 мм).

**Тафономические данные.** Остатки из типового местонахождения происходят из песков (руслевой и прируслевой аллювий); кости имеют характерную «пляжную» сохранность, большая часть их черноокрашенная — от блестяще-черной до матово-черной («шлаковой»); реже косточки и зубы темно-коричневые. Большинство остатков, по-видимому, испытало неоднократное переотложение, так как среди них преобладают изолированные зубы. Такого же характера сохранность остатков из юго-западной Молдавии, однако здесь они значительно менее повреждены. В Одесском Причерноморье кости включены в песчаные и глинисто-песчаные отложения лиманного типа; здесь же многочисленны остатки моллюсков; как и в Ногайске, преобладают изолированные зубы, окраска от светло-до темно-коричневой, черная редка. Наконец, косточки с Тарханкута замыты в щели коренных пород, выполненные красноземом; окраска костей и зубов близка к естественной, поврежденность сравнительно невелика.

**Возраст и местонахождение.** Поздний плиоцен южной Украины и Молдавии: ногайские древнеаллювиальные отложения (береговой обрыв Азовского моря несколько восточнее г. Ногайска), верхнекуяльницкие аллювиально-лиманские отложения (местонахождения в районе с. Крыжановка и курорт Куяльник к востоку от Одессы), краснобурые суглинки из пустот и трещин в известняках Тарханкутского полуострова в Крыму; древнеаллювиальные отложения у с. Котловина, западная часть Одесской области.

**Характеристика.** Большая часть особенностей строения осевого че-

репа неизвестна. Задний край скуловой дуги — на уровне переднего отдела  $M^1$ ; шов между межчелюстной и верхнечелюстной костями приближен к подглазничному отверстию. Нижняя диастема относительно длинная, как у *C. undulatus* (строение ее у *C. primigenius* неизвестно). Нижний гребень массивной площадки нижней челюсти в его переднем

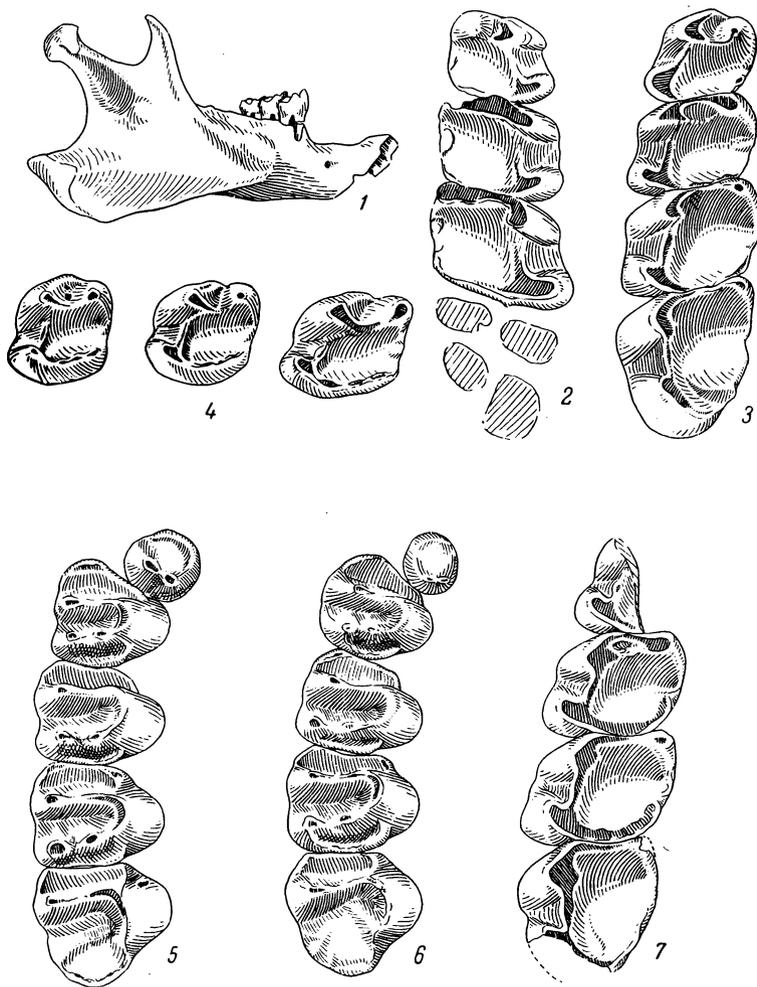


Рис. 36. Череп ногойского длиннохвостого суслика (*Citellus nogaici* Tor.), поздний плиоцен южн. Украины, колл. Инст. зоологии АН УССР.

1 — правая нижнечелюстная ветвь снаружи, тип,  $\times 1.7$ ; 2 — зубной ряд типового экземпляра; 3 — левый зубной ряд нижней челюсти; 4 — вариации в строении  $P_4$ ; 5—6 — восстановленные правые зубные ряды верхней челюсти двух гипотетических форм из Ногойска; 7 — левый зубной ряд нижней челюсти *C. conf. nogaici*,  $\times 6.7$ , с. Котловина Измаильской обл., колл. Геол. инст. АН СССР.

отделе выпрямленный или слегка изогнутый выпуклостью вниз, верхний слабо выражен; очертания переднего края площадки прямоугольные с умеренно закругленными углами, реже широкотреугольные.

$P^3$  (6 экз.) у половины исследованных зубов явственно двуворшинный, с небольшой передне-наружной площадкой воротничка или она от-

сутствует, как и у одновершинных зубов. В средней части корневого отдела зуба имеется бороздка — след от неполностью сросшихся корней, а на внутренней стенке его альвеолы — соответствующий гребешок.  $P^4$  (11 экз.) тех же пропорций, что и у *C. primigenius*, но площадка парастилия крупнее, промежуточный бугор заднего гребня слабее отграничен от протокона, а задний край зуба несколько более выпрямлен.  $M^3$  в среднем несколько короче, чем у *C. primigenius*, с прерванным, реже сплошным задним гребнем и слабее выраженным внутренним его бугром.  $P_4$  (29 экз.) с одним задним корнем, но иногда примерно на половине его высоты имеется маленький остаточный внутренний корешок. Пропорции зуба изменчивы, но в среднем он короче, а передняя пара бугров расставлена заметно шире, чем у предыдущего вида. Строение гипоконида как у этого последнего; перехват, отделяющий его от заднего края, выражен слабее. Внутренний краевой бугорок имеется примерно у половины всех экземпляров, сравнительно хорошо обособлен от протокониды.  $M_1$  с более слабым, чем у *C. primigenius*, задним гребнем, соединяющим передние бугры: у части особей гребешок металофида низкий в его средней части, быстро стачивается при стирании, и тогда строение этого отдела не отличается от такового у  $M_2$ , где имеется только его короткая наружная ветвь. Гипоконид, как и у  $P_4$ , сравнительно слабо отделен от заднего края зуба.  $M_3$  относительно длинный и узкий в его переднем отделе (как у современного *C. undulatus*), с крупным, сильно вытянутым назад, хорошо обособленным и повернутым кверху гипоконидным отделом, высоким энтоконидным и желобообразным углублением между ними на дне жевательной поверхности, сохраняющимся и на сравнительно поздних стадиях стирания (сходное строение характерно также для *C. parryi*). Наружный промежуточный гребень  $M_3$  (эктолофид) в его средней части нередко с бугровидным утолщением (мезоконид). Нижние резцы как у *C. primigenius*, или, возможно, даже еще несколько уже и выше.

**Систематические замечания.** Окончательное определение подродовой принадлежности *C. nogaici* зависит от результатов будущих исследований остатков осевого черепа в еще большей степени, чем для *C. primigenius*. Следует также указать, что недостаток материала по второму виду затрудняет и сопоставление с ним значительно более многочисленных остатков *C. nogaici*; вполне возможно, что многие из указанных выше признаков окажутся у обоих видов совпадающими, и *C. nogaici* нужно будет считать тождественным в видовом отношении с одной из форм (скорее всего поздневилланьской) *C. primigenius*. Пока же погайский суслик может быть характеризован как вид, хотя и близкий к *C. primigenius*, но с далее зашедшей эволюцией коренных, менее обособленным промежуточным бугорком заднего гребня  $P^4$ , более моляризованным  $P_4$ , более длинным и дифференцированным задним отделом  $M_3$ , однако с ослабленной «двойной связью»  $M_1$ . Обращает на себя внимание значительная изменчивость в строении зубов у *C. nogaici* из типового местонахождения, и не исключено, что, несмотря на однородную сохранность, мы все же имеем здесь тафономическую смесь остатков двух форм: одной — с мелким, одновершинным или слабо двувершинным  $P^3$ ,  $P^4$  с не большой площадкой парастилия (длина зуба заметно меньше его ширины),  $P_4$  близким по форме к квадрату,  $M_1$  с высоким задним гребнем между передними буграми и с укороченным  $M^3$  с полным задним гребнем; второй с отчетливо двувершинным  $P^3$ ,  $P_4$ , имеющим форму вытянутого поперек зубного ряда прямоугольника,  $M_1$  с ослабленной «двойной связью» и относительно длинным  $M^3$  с задним гребнем, разделенным на две части.

Если это так, то первая из этих гипотетических форм окажется более древней и близкой к *C. primigenius* (возможный восстановленный верхний зубной ряд изображен на рис. 36, 6), вторая же — к собственно *C. nogaici* (рис. 36, 5).

*C. nogaici* из террасовых отложений, выполняющих пустоты и трещины в известняках п-ова Тарханкут в Крыму (более 20 изолированных зубов и фрагменты верхней и нижней челюсти), а также из куяльникских отложений Одесского Причерноморья (встречены во всей их толще, более многочисленны в верхних горизонтах), заметно отличается от типичного и за исключением размеров (последний несколько мельче) очень сходны между собой. Коренные этой формы более укорочены в передне-заднем направлении: промежуточные бугры на задних гребнях верхних коренных (метаконулы) сильнее обособлены, особенно на  $P_4$ ; этот последний короче, за исключением зуба из нижнего горизонта, имеющего пропорции, сходные с таковыми у *C. primigenius*; обращает на себя внимание также отсутствие на этом зубе внутреннего краевого промежуточного бугорка (мезостилия), имеющегося у половины всех экземпляров *C. primigenius* и *C. nogaici*. Передняя пара промежуточных бугров  $P_4$  (исследованно восемь зубов) расставлена узко, в среднем, по-видимому, уже, чем у *C. primigenius* и *C. nogaici*, хотя и не так узко, как у следующего вида.  $M_3$  относительно короткий (как у *C. primigenius*), причем у обоих зубов из нижних горизонтов куяльникских отложений со слабо разделенными гипо- и энтоконидным отделами, у четырех из верхних это разделение лишь немногим слабее, чем у *C. nogaici*. Большинство этих отличий указывает на более значительную близость куяльникских и тарханкутских *C. nogaici* и *C. primigenius*, чем типичной формы из Ногайска, и на вполне вероятную подвидовую самостоятельность первых.

В каком направлении шла эволюция сусликов *primigenius—nogaici* на протяжении нижних отделов плейстоцена, неясно. В настоящее время известно лишь небольшое число остатков ниже — среднеплейстоценового возраста и сравнительно более полные материалы имеются лишь из отложений верхней части этого последнего. Остатки из нижнечетвертичной (древнеэвксинской?) террасы Хаджибейского лимана в Одесском Причерноморье (материалы Геологического института АН УССР, сборы А. И. Шевченко) и из близких по возрасту (возможно, несколько более древних) отложений в районе с. Семибалки на южном берегу Таганрогского залива (материалы ЗИН АН СССР, сборы И. М. Громова) представлены лишь небольшим числом изолированных коренных, частью сильно стертых и непригодных для сравнительной обработки. Можно лишь заметить, что и те и другие принадлежат уже сусликам с относительно высокой коронкой коренных и более моляризованным  $P_4$ , чем у позднвиллафранкских (верхнекуяльникских), со слабее развитым промежуточным бугорком заднего гребня  $P_4$  и редуцированным гипоконидом  $P_4$  — совокупностью признаков, характерных для видов подрода *Citellus*.

**Палеоэкологические данные.** Остатки ногайского длиннохвостого суслика найдены в составе ископаемого фаунистического комплекса с преобладанием среди грызунов лагурид (*Lagurus (Lagurodon) arankae* Korm. и *L. (L.) praerannonicus* Tor.), некорнезубых полевок *Allophaiomys*, а также тушканчиков рода *Allactaga* и слепышей (Топачевский, 1957). В более глубоких слоях куяльникских отложений этот степной облик выражен слабее. Состав сопутствующей фауны тарханкутских грызунов не опубликован.

4. *Citellus (Urocitellus) polonicus* I. Gromov. sp. nov. (foss.) — Польский длиннохвостый суслик (рис. 37, табл. 4).

**Диагноз.** Размеры как у крупных восточных представителей современных *C. undulatus* восстановленная длина верхнего ряда коренных — 11.5—12.5—13.5 мм, нижних — 10.2—11.7—12.0 мм. P<sup>3</sup> с неполностью сросшимися корнями: кроме глубокой продольной бороздки, вдоль всей внутренней поверхности корневого отдела неглубокая бороздка имеется и вдоль нижней трети наружной, а нередко корень и раздвоен на конце. Оба передние бугра P<sub>4</sub> примерно равновелики, с выпуклой передней поверхностью. Ширина их расстановки в подавляющем числе случаев составляет менее 90% задней (в среднем около 80%).

Тип: правый P<sup>3</sup>, в коллекции Института зоологической систематики Польской академии наук, сборы К. Ковальского, 1961 г. Размеры коронки: 1.7 × 2.0 мм.

Паратипы: 110 изолированных коренных, три обломка альвеолярных частей нижнечелюстных ветвей и один верхнечелюстной кости. Размеры: длина P<sub>4</sub> — 2.2—2.32—2.6 мм, задняя ширина — 2.3—2.5—2.9 мм (n = 11); длина P<sup>4</sup> — 2.25—2.42—2.75 мм, ширина — 2.5—2.77—3.2 мм (n = 16).

**Тафономические данные.** Остатки происходят из заполненных брекчиевидными террароссовыми отложениями карстовых щелей в юрском известняке и имеют, по-видимому, «погадочное» происхождение.

**Возраст и местонахождение:** поздневиллафранкские (раннеантропогеновые?) отложения из окр. сел. Камик в западной части Краково-Вилоньской (Малопольской) возвышенности, центральная часть южной Польши.

**Характеристика.** Сравнительно крупный суслик с низкоронковыми и слабо укороченными в передне-заднем направлении коренными; у большинства экземпляров хорошо выражены дополнительные краевые бугорки, равно как и бугровидные утолщения (мезокониды) в средней части наружных промежуточных гребней нижних коренных. Строение осевого черепа неизвестно, за исключением вероятного положения заднего края скуловой дуги на уровне переднего отдела M<sup>1</sup>. P<sup>3</sup> (5 экз.) мелкий, одновершинный или слабо двувершинный, без передне-наружной площадки воротничка, нередко с коронкой овальных очертаний. P<sup>4</sup> (16 экз.) со сравнительно небольшой площадкой парастилия, округло-коническим промежуточным бугорком (метаконулем) заднего гребня, в одинаковой степени слабо отделенным от обоих основных бугров. Краевой наружный промежуточный бугорок имеется приблизительно у половины исследованных экземпляров. M<sup>3</sup> укороченный, со слабо развитыми бугорками и задним гребнем; этот последний, как правило, прерванный в середине, а обе половинки его у части экземпляров направлены под острым углом друг к другу. P<sub>4</sub> (11 экз.) с одним широким уплощенным в передне-заднем направлении задним корнем, у части зубов с небольшим добавочным внутренним корешком. Передний промежуточный бугорок маленький, наружный краевой отсутствует или едва намечен. Строение гипокониды на P<sub>4</sub>—M<sub>2</sub> как у *C. nogaici*. «Двойная связь» M<sub>1</sub> как и у этого вида ослабленная; M<sub>3</sub> несколько более вытянут в длину, чем у ногайского суслика, но гипоконид слабее обособлен и не так сильно повернут вперед, у части экземпляров имеется маленький промежуточный бугорок на дне наружной входящей долилки.

**Систематические замечания.** В конце 1959 г. К. Ковальский прислал И. М. Громову один M<sub>3</sub> описываемого вида, который был определен как принадлежащий *C. conf. nogaici* Top. (Kowalski, 1960). В настоящее

время при просмотре всей серии зубов (12 экз.) обнаружилось, что отличия в его строении от этого вида, указанные ранее, не являются постоянными. С другой стороны, достаточно отчетливые особенности строения коренных в целом, приведенные выше в диагнозе и характеристике, достаточны для выделения особого вида из группы *undulatus—primigenius*. Сочетание таких примитивных признаков, как низкая коронка коренных и соответствующие особенности строения их жевательной поверхности с рядом архаичных признаков, характеризующих строение  $P^3$  и  $P_4$ , ставит *C. polonicus* sp. nov. несколько особняком в ряду как современных,

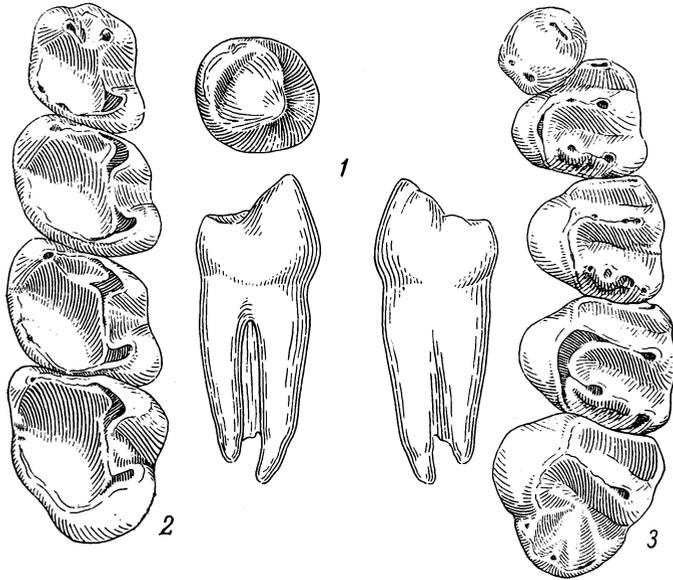


Рис. 37. Зубы польского длиннохвостого суслика (*Citellus polonicus* I. Grom., sp. nov.), ранний плейстоцен Польши.

1 —  $P^3$ , тип,  $\times 20$ ; 2 — восстановленный правый зубной ряд нижней челюсти; 3 — то же левой верхней,  $\times 6.7$ , колл. Института зоологической систематики Польской академии наук.

так и ископаемых форм подрода. Из числа первых он ближе всего к крупному дальневосточному *C. u. menzbieri* Ogn., сохраняющему наибольшее число примитивных признаков в пределах вида, в том числе и в строении  $P_4$ . Из ископаемых наиболее близким можно считать *C. nogaici* Top., в особенности его более крупную гипотетическую форму. Что же касается поздневиллафранкского *C. primigenius* из близких по возрасту местонахождений Виллань-5 и 8 в южной Венгрии, то различия здесь достаточно отчетливы даже на имеющемся небольшом материале.

11 изолированных зубов довольно крупного суслика из позднеплиоценовых отложений Кадельни (северная часть Краково-Вилюньской возвышенности) принадлежат, по-видимому, отличной от *C. polonicus* форме, более гипсодонтой, с  $P^4$  (один зуб), близким по очертаниям к равно-стороннему треугольнику (длина зуба равна его ширине), и с передней парой бугров  $P_4$ , расставленной в среднем, по-видимому, шире, чем у этого вида. Своеобразное строение имеет и единственный  $M^3$ : наружный бугор его заднего гребня хорошо выражен, изолирован от протокона и слияние с ним произойдет лишь на поздних стадиях стирания. Подобное строение

встречается в виде исключения у *C. nogaici* и не свойственно *C. polonicus*. Систематическое положение кадельнинского суслика может быть выяснено лишь при изучении дополнительных материалов.

**Палеоэкологические данные.** *C. polonicus* sp. nov. — наиболее северная форма среди ископаемых сусликов подрода *Urocitellus* на западе Евразии. В составе сопутствующей фауны грызунов в Камике не указано (Kowalski, 1960) степных видов, свойственных фауне Ногайска или найденных в верхневилланьских отложениях южной Венгрии вместе с *C. primigenius*. Это скорее лугово-лесная фауна с отдельными степными элементами в ее составе (*Allocricetus*, *Ungaromys* (?) и др.). Морфологические особенности *C. polonicus* sp. nov., сближающие его с *C. u. menzbieri*, позволяют считать вероятным, что этот суслик населял луговые пространства на склонах речных долин и на водоразделах.

5. *Citellus (Urocitellus) parryi* Richardson (1827) — Американский длиннохвостый суслик (рис. 39—40).

**Характеристика.** Длина тела до 330 мм, хвоста до 132 мм (у американских форм соответственно до 405 и 153 мм). Длина хвоста, как правило, менее 40% длины тела. По размерам, характеру опушенности подошв задних лап, окраске и сезонным различиям в характере мехового покрова близок в восточным формам *C. undulatus*, от которых отличается: темным, коричневато-ржавчатым цветом верха головы, резко контрастирующим с основным более светлым буровато-охристым тоном окраски спины, а также отчетливым крупным пятнистым рисунком (рис. 38).

Кондилобазальная длина черепа 53.7—55.1—58.8 мм, у американских форм — до 63 мм, длина верхних коренных — 12.3—13.2—13.7 мм, нижних — 11.0—11.7—12.4 мм. По строению сходен с черепом *C. undulatus*, от которого отличается следующими основными признаками: 1) скуловые дуги более широко расходятся и шире расставлены в их передних отделах; 2) лобный отдел шире в области надглазничных отверстий; 3) лировидный рисунок теменных гребней сохраняется на более поздних возрастных стадиях; 4) нижняя стенка подглазничного отверстия короче, и при взгляде на череп снизу видна не только часть верхней, но и часть его наружной стенки; 5) слезная кость по форме приближается к квадратной, и наименьшее расстояние между краем слезного отверстия и задним краем кости по крайней мере вдвое больше ее наибольшей высоты над слезным отверстием; 6) резцовые отверстия меньше, а парные резцовые углубления твердого неба слабее выражены; 7) угловой отдел нижней челюсти сильнее загнут внутрь; 8) нижняя диастема в среднем относительно длиннее, резцовый отдел выше в его средней части.

Зубы низкоронковые, как у восточных форм *C. undulatus*. Соответственно промежуточные бугры задних гребней верхних коренных (метаконули) крупные, обычно крупнее соседних наружных, конической формы (слабо сжаты в передне-заднем направлении), рельеф жевательной поверхности на задних коренных хорошо выражен и дольше сохраняется при стирании, чем у *C. undulatus*. М<sup>1</sup>—М<sup>2</sup> несколько более чем у этого вида укорочены в передне-заднем направлении. Р<sup>3</sup> в среднем несколько крупнее, обе вершины его хорошо развиты, М<sup>3</sup> с непрерыванным в середине задним гребнем, сравнительно поздно сливающимися при стирании с параконидом. Р<sub>4</sub> постоянно с двумя задними корнями. Передняя пара бугорков расставлена относительно узко, зуб на уровне гипоконида широкий — пропорции, сходные с таковыми у ископаемых форм, например, у *C. polonicus* sp. nov. Передний промежуточный бугор мельче, чем

у *C. undulatus*, гипоконид менее сжат в передне-заднем направлении и менее обособлен от заднего края зуба, чем у этого вида. Задний гребень между передними буграми  $M_1$  (металофид) низкий в его средней части, как у восточных форм *C. undulatus*, и сравнительно быстро исчезает при стирании.  $M_3$  с длинным талонидом; гипоконидный отдел его крупный, сильно повернут вперед и глубокой бороздой на жевательной поверхности отделен от сравнительно низкого энтоконидного. Однако в отличие от

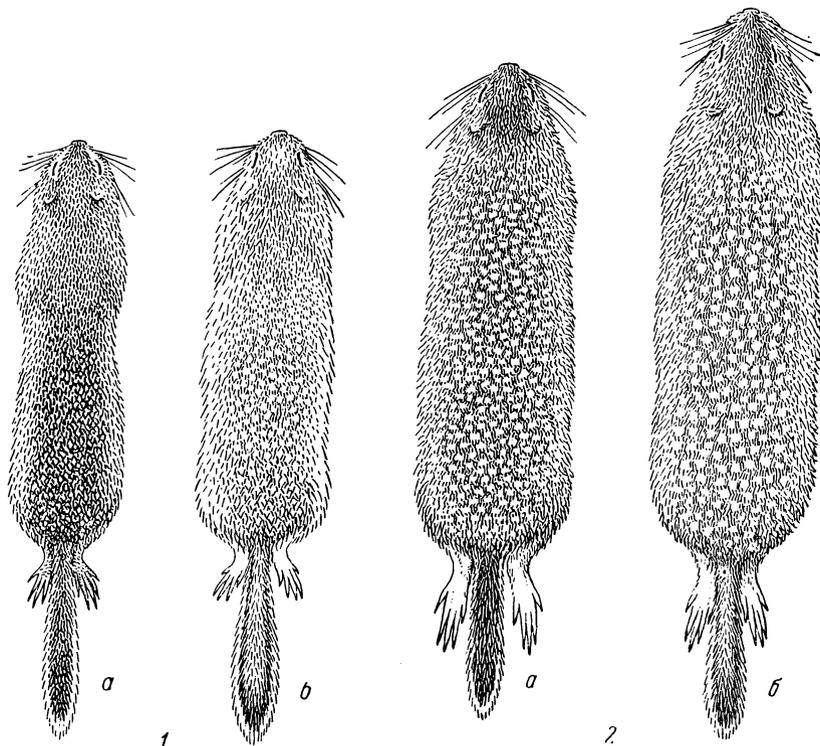


Рис. 38. Характер пятнистого рисунка у длиннохвостых сусликов (пород *Urocitellus*).

1 — азиатский длиннохвостый суслик (*Citellus undulatus* Pall.); 2 — американский (*C. parryi* Rich.). а — летний мех, б — зимний.

ископаемых форм со сходным строением (например, *C. polonicus* sp. nov.) край зуба на уровне заднего конца этой бороздки высокий или лишь с небольшой вырезкой.

**Распространение.** Луговые и горно-луговые пространства северной части лесной, лесотундровой и тундровой зон северо-восточной Сибири, Аляски кроме Юконского полуострова и долины р. Юкон на восток примерно до  $150^\circ$  в. д. (Rausch, 1953), а также п-ова Кенай; Канада, некоторые острова Берингова моря, Аляскинского залива (отсутствует на Афонгаке, но имеется на востоке о. Кадьяк, куда, возможно, был завезен) и западной части Алеутской гряды (о-ва Шумагина, Семенова и др.); на некоторые из последних, видимо, также завезен человеком.

В СССР — Якутия к востоку от Лены: Верхоянский хребет, включая и его северные отроги, бассейн рр. Яны, Индигирки и Колымы, где распространен на северо-западе отдельными колониями, а к востоку от Ко-

лымы по всему материку; о. Айон в Чаунской губе, побережья Чукотского и Охотского морей; южная граница на материке не выяснена. Населяет Камчатку, но на островах Врангеля, Карагинском и Командорских отсутствует.

**История и систематическое положение.** Ископаемые остатки неизвестны. *C. glacialis* Vinogr. из плейстоценовых отложений Восточной Сибири является наиболее близкородственной вымершей формой. О взаимоотношении с близким видом *C. undulatus* говорилось выше (стр. 164). Здесь следует указать, что суслики северо-востока Азии и Аляски, в отличие от сурков, принадлежат всего лишь разным подвидам одного вида. По-видимому, сухопутная связь, неоднократно возникавшая здесь в плио-плейстоцене, оказалась недостаточно продолжительной для расселения сравнительно малоподвижных сурков, но достаточной для обмена в пределах популяции длиннохвостых сусликов, изоляция которых началась, по-видимому, лишь после исчезновения последней плейстоценовой связи.

**Географическая изменчивость и подвиды.** Размеры несколько возрастают по направлению к востоку, в том числе и в Новом Свете, где это увеличение, судя по литературным данным (Howell, 1938; Hall a. Kelson, 1959), выражено более отчетливо. Является ли этот процесс постепенным и непрерывным на всем протяжении ареала — неясно. Во всяком случае островные формы явственно мельче описанных с континента. Наиболее длиннохвостыми являются верхоянские и канадские суслики. В окраске по направлению к востоку Азии красновато-охристые тона заменяются ржавчато-коричневыми, площадь, занятая ими, уменьшается, сохраняясь лишь в области передних конечностей, а в окраске зимнего меха и вовсе исчезает, заменяясь серыми; эти последние появляются также и в основном тоне летнего меха. Побурение особенно заметно в окраске верха головы; при этом над глазами у восточных форм могут появляться подобия темных продольных полосок.

Череп у восточных форм по сравнению с западными более широкоскулый; наибольшей шириной расстановки характеризуется восточноканадская номинальная форма вида. Кроме того, края глазниц у восточноазиатских зверьков сильнее приподняты, надглазничные отростки менее опущены, широколировидный рисунок теменных гребней у более молодых животных переходит в узколировидный или остроугольный, слуховые барабаны относительно длиннее и менее вздуты, подбородочное отверстие нижней челюсти расположено далее впереди, ее сочленовный отросток шире в поперечном направлении. Зубы: гипсодонтизм несколько возрастает к востоку, что особенно отчетливо заметно при сравнении зверьков из крайней западной и восточной частей ареала. Промежуточные бугорки задних гребней верхних коренных у восточных форм, в том числе и на территории азиатской части ареала, более сжаты в передне-заднем направлении и сильнее (особенно на  $P^4$ ) слиты с протоконом; передний промежуточный бугор  $P_4$  развит слабее.

Описано четыре подвида с территории СССР и восемь из Сев. Америки. Подвидовая принадлежность индигирских (отсутствуют материалы) и чукотских сусликов требует выяснения.

1. *C. p. janensis* Ognev (1937) — сравнительно мелкая форма с хорошо развитыми охристыми тонами в окраске как летнего, так и зимнего меха. В строении черепа — крайняя степень развития признаков западных форм, указанных выше. Распространение: долина р. Яны, между речью Яны и Адычи, Верхоянский хребет.

2. *C. p. leucostictus* Brandt (1843) (= *buxtoni* I. Allen, 1903) — близка к предыдущей, но несколько крупнее, со слабее выраженными краснова-

тыми тонами в окраске, особенно зимнего меха и наличием сероватых; отличия особенно отчетливы при сравнении с анадырскими и коряжскими зверьками. Распространение: бассейны рр. Колымы и Анадыря к югу до Гижиги (?) и Пенжины (?).

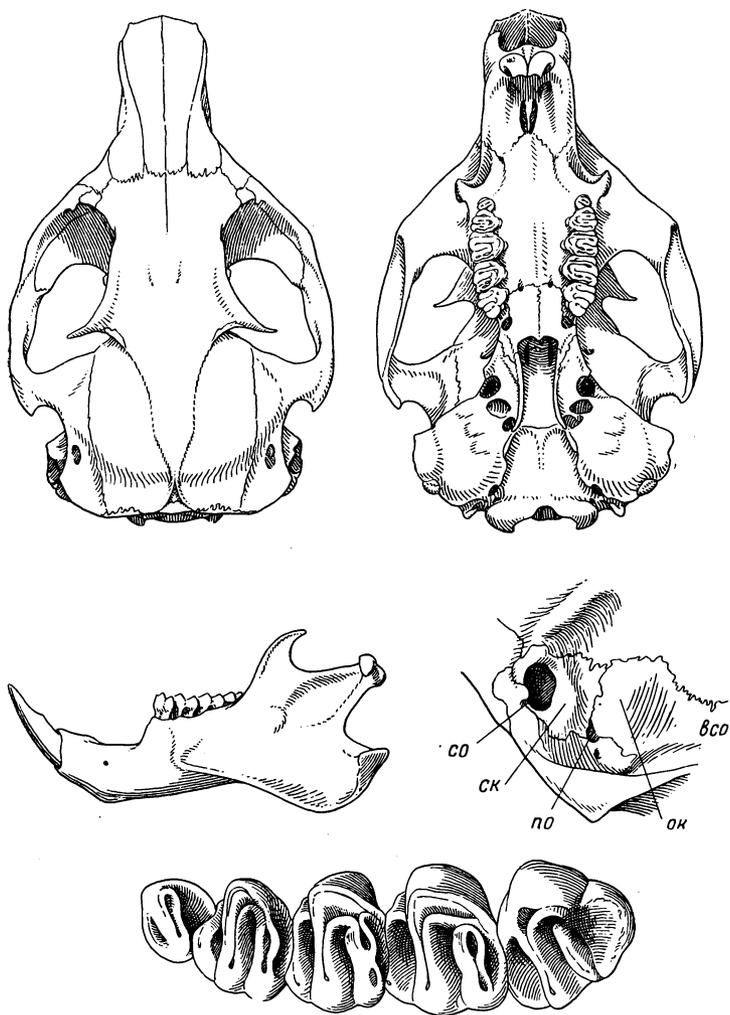


Рис. 39. Череп американского длиннохвостого суслика (*Citellus parryi* Rich.),  $\times 1.4$ .

Обозначения те же, что на рис. 34.

3. *C. p. coriacorum* Portenko (1963) — сходен с предыдущим, но окраска серее, а пятнистый рисунок более расплывчат. Распространение: внутренние части Коряжского нагорья.

4. *C. p. steinegeri* I. Allen (1903) — близка к предыдущему подвиду, но в среднем, возможно, несколько мельче, верх головы темнее и тусклее, общий тон окраски рыжее. Распространение: Камчатка.

Кроме того, три островные формы (*C. p. kodiacensis* I. Allen, 1874, о. Кадьяк; *C. p. nebulicola* Osgood, 1903, о-ва Шумагина, Семенова и др.; *C. p. lyratus* Hall et Gilmore, 1932, о. Нунивак) и шесть, распространен-

ных на континенте Сев. Америки, — *C. p. parryi* Richardson, 1827, восточная часть севера Америки; *C. p. plesius* Osgood, 1900, юго-запад севера Америки; *C. p. ablusus* Osgood, 1903, Аляска кроме северной и центральной частей; *C. p. kennicottii* Ross., 1961, север Аляски и побережье моря Бофорта на восток до р. Макензи; *C. p. osgoodi* Merriam, 1900, центральная Аляска. Подвидовая принадлежность сусликов п-ова Сьюард не выяснена (Rausch, 1953).

**Местообитания и численность.** Характер местообитаний сходен с такими у предыдущего вида, однако в соответствии с более восточным распространением чаще встречается в тундре и среди тундрообразных биотопов.

В долине Лены наибольшая плотность нор отмечена на занятых сухими лугами возвышенных гривах, в особенности тех, которые расположены вблизи понижений, заросших ирисом (Ларионов, 1943).

В Верхоянье излюбленными местообитаниями являются сухие остепенные участки южных склонов долин, опушки и поляны лиственных лесов, заросли карликовой березки. Селится здесь суслик также вблизи населенных пунктов и даже в юртах, погребах и в складских помещениях (Лабутин, 1958).

На Колыме обитает по песчаным увалам, покрытым травянистой и кустарниковой растительностью, по задернованным участкам морского побережья; в каменистых россыпях встречается редко (Бутурлин, 1913).

В Анадырском крае распространен по высоким гривам в тундре, среди песчано-илистых дюн, местами поросших тальником и ольхой, по берегам речек, в приморской полосе. Избегает заболоченных или густо покрытых мелким кустарником участков (Портенко, 1941).

На территории Коряцкого нагорья американский длиннохвостый суслик распространен повсеместно от морского побережья до альпийских лугов и отсутствует лишь среди голых скал с участками снежников. В альпийском поясе — до высоты 1500 м над ур. м. (Портенко и др., 1963).

На Камчатке встречается в тундре западного побережья, в долине р. Камчатки и в горах, ее ограничивающих, где населяет альпийские луга и высокогорные тундры. В Кроноцком заповеднике найден только в его западной части, где поднимается в горы до высоты 1400 м над ур. м. (Аверин, 1948; Гарбузов и Липаев, 1963).

На Аляске и в Канаде поселяется на песчаных дюнах, по берегам озер, морских бухт, речек, по сухим склонам гор. Излюбленные местообитания — хорошо дренированные склоны холмов с развитым почвенным слоем и рано начинающей вегетировать растительностью (Вее а. Hall, 1956).

Плотность, с которой суслики заселяют различные местообитания, далеко не одинакова. Она зависит прежде всего от глубины промерзания почвы и экспозиции. Так, в Верхоянье, на южных склонах холмов, насчитывалось почти в 2,5 раза больше нор, чем на равнинных луговых участках. На возвышенных участках горной арктической степи плотность нор была почти в 20 раз больше, чем на гаях с подростом лиственницы (Лабутин, 1958; Чернявский, 1959). В долине Лены число нор на возвышенных гривах сухих лугов достигало тысячи на 1 га, а на полянах и вырубках в сосновом бору, где толщина почвенного слоя очень мала, плотность нор составила от 0,3 до 1,5 на 1 га (Ларионов, 1943).

В связи с ограниченностью местообитаний колониальность поселений у этого вида хорошо выражена, особенно в горных районах. Здесь же

хорошо выражена и сезонная смена биотопов с переходом из постоянных нор во временные.

Как и у предыдущего вида, численность не подвержена резким колебаниям. Плодовитость, и процент размножающихся самок мало изменяются из года в год и в значительной степени зависят от сроков залегания сусликов в спячку. Перезимовавшие зверьки поздних выводков участия в размножении не принимают (Зверев, 1935). Резко сказывается на численности влияние низких почвенных температур, достигающих на глубине 120 см до  $-18$ — $-19^{\circ}$ ; во влажных и сырых почвах отсыревает гнездовая подстилка и суслики гибнут в результате нарушения теплового обмена, особенно во время спячки. Характер погодных условий

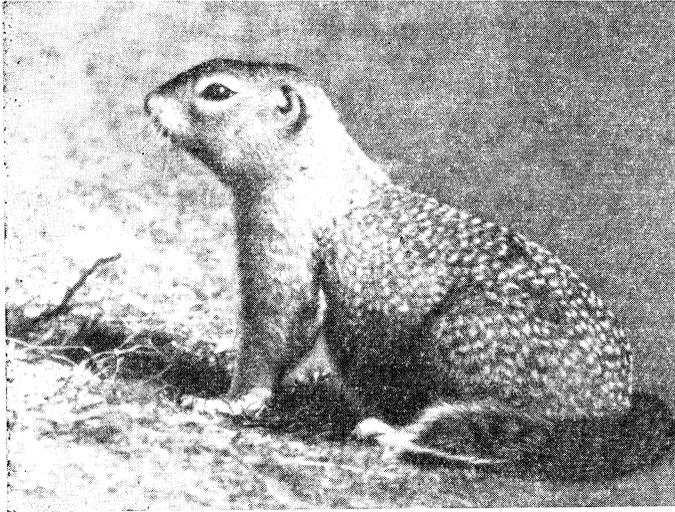


Рис. 40. Американский длиннохвостый суслик (*Citellus parryi* Rich.). Фото Л. А. Портенко.

весны сказывается на ходе размножения сильнее, чем у других видов. В последние годы существенным фактором, ограничивающим численность вида, становится и истребительная деятельность человека.

**Норы.** Расположение и глубина постоянных нор зависят от характера рельефа и глубины оттаивания почвы; большая часть их приурочена к склонам или участкам микрорельефа южной экспозиции. Характерна незначительная глубина нор и отсутствие вертикальных ходов (Скалон, 1946; Чернявский, 1959). Последнее объясняется тем, что, вынужденные жить в области вековой мерзлоты Северо-Востока СССР и Сев. Америки, зверьки ограничены в своей роющей деятельности мощностью оттаивающего в летнее время (активного) почвенного слоя, отчего и предпочитают селиться на участках с сухим и рыхлым грунтом.

П. Д. Ларионов (1943) приводит описание постоянной выводковой норы с ходами общей протяженностью 2094 см, наибольшей глубиной 201 см, 8 выходами и 3 камерами. Средняя длина ходов — 8—9 м, но известны случаи, когда длина подземных ходов достигала 30 м. Размеры гнездовых камер в среднем  $30 \times 25 \times 25$  см, в отдельных случаях до  $40 \times 40$  см. Подстилка в гнездах состоит из сухих листьев, травянистых растений и мхов. У сусликов Коряцкой земли средняя глубина ходов

20—35 см, в более мягком грунте — до 50 см. Одна из более сложных «семейных» нор имела 10 выходов, 16 слепых отнорков и 6 камер. В ходах во время раскопки были найдены пробки из смеси земли и злаков (Лабутин, 1958; Портенко и др., 1963). В горах Камчатки наблюдалась отчетливая зависимость в распределении зимовочных выводковых и временных летних нор от высоты снежного покрова и положения «выгревных» участков, на которых раньше начинает вегетировать растительность (Гарбузов и Липаев, 1963). В связи с ограниченностью мест, удобных для рытья зимовочных нор, у американского длиннохвостого суслика, как и у камчатского сурка, в одной норе нередко залегают в спячку несколько особей. Число временных нор, представляющих собой простой ход на глубине 20—35 см с расширением на конце, приходящихся на одного суслика, составляет от 2 до 8 в Верхоянье и до 8—17 в горах Камчатки. Последние могут располагаться на расстоянии до полукилометра от зимовочных.

В арктических и субарктических районах роющая деятельность сусликов вызывает особенно заметные изменения, способствуя дренажу, лучшему прогреванию почвы и усилению в ней нитрификационных процессов. По данным Б. А. Тихомирова (1960), на сусликовинах, занимающих площади от 2—3 до несколько сотен квадратных метров, в результате жизнедеятельности сусликов в составе растительных сообществ наблюдаются лишь следы окружающих коренных растительных группировок. Растительность сусликовин представлена в основном разнотравными ассоциациями лугового типа. При этом одни виды попадают сюда в виде семян, которые зверьки приносят в защечных мешках, семена других, главным образом злаков, заносятся при заготовке подстилки для гнездовой камеры. Пышное развитие некоторых злаков на сусликовинах играет в жизни зверьков защитную роль и, кроме того, задерживает снег в первые дни снегопада.

**Питание.** В отличие от его азиатского родича, животная пища играет в рационе американского длиннохвостого суслика большую роль.

Ранней весной, до начала вегетации, суслики питаются прошлогодним сухим растительным кормом, сохранившимся на корню, ягодами, зелеными мхами; животная пища имеет в этот период большое значение: поедаются остатки трупов грызунов, тушек промысловых животных, брошенных охотниками, и др. (Лабутин, 1958; Володин, 1959; Портенко и др., 1963). В. Н. Скалон (1946) находил в этот период в желудках сусликов перья и мясо тетеревиных птиц, остатки полевков и других животных. Ю. В. Лабутин (1958) обнаружил в содержимом желудка мяса зайца-беляка. Зверьки, живущие вблизи поселков, часто поедают в это время различные пищевые запасы, хранящиеся в доступных для них погребах и кладовых, а также пищевые отбросы. По-видимому, низкие температуры воздуха и недостаток растительной пищи заставляют сусликов настойчиво искать концентрированные белковые корма.

В начале мая с появлением проталин и началом вегетации характер питания меняется. Преобладающее значение получают травянистые растения и беспозвоночные животные; особенно охотно поедают злаки и бобовые. В июле, с началом выгорания зеленой растительности и созреванием семян диких злаков, суслики в значительной степени переходят на питание этими последними. В августе в защечных мешках встречаются листья и ягоды брусники и голубики, грибы, остатки жуужелиц и саранчовых, некоторых бабочек (Чернявский, 1959; Портенко и др., 1963). По данным Ф. Б. Чернявского, в Верхоянье в питании сусликов зеленые части растений составляют в это время (по числу встреч)

65.0—79.0%, семена злаков — 49—83.0%, ягоды альпийской толокнянки — 20.8—30.2%, брусники — 33%, грибы — 8.3%, насекомые — 2.3—4.2%, позвоночные — 2.3%. Тот же автор приводит список из 17 видов растений, определенных по остаткам, собранным у нор. В сентябрьском питании сусликов Коряцкой земли существенную роль играют кедровые орехи, за которыми зверьки иногда забираются на плотные кроны кедровника. Указывается также на поедание и запасание сусликами плодов шиповника (Володин, 1959). Сходный характер имеет питание суслика и на Аляске. Интересно, что здесь еще в середине июня в желудках сусликов были обнаружены ягоды альпийской толокнянки и брусники прошлогоднего урожая, вытаявшие из-под снега. В конце июля добывались зверьки с семенами гречишки и астрагала в защечных мешках; поедает аляскинский суслик и грибы (Howell, 1938).

На зиму суслики делают небольшие запасы, которые используются главным образом в период пробуждения. В раскопанных зимой норах были обнаружены семена шиповника, культурных злаков (до 2 кг чистого зерна), небольшие запасы сухой травы (Скалон, 1946; Мауер а. Roche, 1954; Володин, 1959).

**Размножение.** Гон начинается сразу же после выхода из нор, в середине—конце апреля. Он протекает очень бурно и сопровождается жестокими схватками между самцами; в это время за исключением выгrevных участков всюду еще лежит снег, достигающий местами 50 и более сантиметров. Спаривание происходит в норах. Ни один из авторов, изучавших биологию американского длиннохвостого суслика, не наблюдал этот процесс на поверхности. В то же время у только что вышедших из нор самок неоднократно отмечалось наличие маленьких эмбрионов. Течка длится 20—25 дней; за это время нору самки посещает несколько самцов (Володин, 1959). Беременность продолжается 25—28 дней. Количество детенышей в помете, по данным разных авторов, от 6 до 12, число эмбрионов до 14. Первые рождения наблюдаются в середине мая, массовые — в начале июня. В конце этого месяца—начале июля молодые появляются на поверхности, а с начала августа начинается их массовое расселение. Расселяющиеся зверьки, как правило, не роют нор, а занимают старые, подновляя их.

Длина тела новорожденных слепых и голых зверьков составляет в среднем 68.2 мм, длина хвоста — 10.3 мм (Лабутин, 1958). Около 20 дней самки кормят детенышей молоком. Растут суслията очень быстро, прибавляя в весе 40—50 г каждые пять дней. В возрасте 50 дней они достигают  $\frac{2}{3}$  величины взрослых и весят 420—450 г (Володин, 1959). Молодые ранних пометов становятся половозрелыми на втором году жизни.

**Образ жизни.** По многолетним данным (Скалон, 1946), суслики начинают просыпаться в конце марта—начале апреля. Особенности весны, экспозиция склона, на котором находится нора, и степень упитанности зверьков сдвигают сроки пробуждения не более, чем на 10—15 дней. В Верхоянске, в районе полюса холода, они примерно те же, что и под Якутском, и, что особенно интересно, не отличаются от таковых в жарких Минусинских степях, где обитает предыдущий вид. В период пробуждения норы сусликов забиты плотными пробками уплотненного снега, зверьки для выхода на поверхность вынуждены прорывать новый ход.

К моменту массового расселения молодняка старые суслики уже начинают залегать в спячку, которая продолжается 5.5—6.5 месяцев. К этому времени они сильно жиреют и увеличиваются в весе. Так, Ф. Б. Чернявский упоминает о самце весом 1675 г; его наружный и

внутренний жир весили 150 г. Массовый уход в спячку приходится на октябрь. Перед ней суслики закрывают все отверстия, кроме одного, которым и пользуются в последние дни; затем закупоривается и оно земляной пробкой, длиной до 30—40 см (Володин, 1959). Погодные условия не оказывают такого сильного влияния на сроки залегания, как у других видов сусликов. В некоторые годы отдельные зверьки встречались на поверхности в течение всего ноября, когда температура воздуха опускалась до  $-47^{\circ}$  (Скалон, 1946). Н. М. Володин (1959) отмечает, что в Верхоянские суслики, живущие вблизи поселков, где они могут кормиться, не засыпают до середины ноября. Он сообщает также, что потревоженный в норе суслик стал в январе выходить из норы и посещать юрту, где поедал овес; температура воздуха была в это время ниже  $50^{\circ}$  мороза. А. Ховелл (Howell, 1938) указывает, что на Аляске сусликов добывают капканами в течение всей зимы. Температура в гнезде спящего суслика на глубине 153 см в конце октября  $-1^{\circ}$ , а минимальная февральская температура на глубине 120 см —  $12.5^{\circ}$  (Ларионов, 1943).

Приспособленность американского длиннохвостого суслика к низким температурам и устойчивость зверьков против обмороживания характеризует следующий опыт А. Свила (Svihla, 1956). Спящий суслик был помещен в холодильник при температуре  $-16^{\circ}$  на 75 мин. Ожогенный зверек после отогревания при температуре  $21^{\circ}$  стал двигаться; было отмечено лишь выпадение волос на хвосте и потеря двух когтей на задней лапе. Таким образом, можно думать, что в первую очередь установление глубокого снегового покрова, препятствующего добыванию пищи, и лишь во вторую — низкие температуры определяют сроки залегания сусликов в спячку.

Суточный цикл активности американского длиннохвостого суслика типично двухфазный, как и у его азиатского родича. При этом весной и часть осени она выражена менее резко. Как и у других видов, зверьки наиболее активны в период гона и летом, во время расселения молодых, когда суслики появляются на поверхности уже в 4 часа, а уходят в норы около 21 часа; в это же время можно наблюдать одновременно и наибольшее количество особей (Ларионов, 1943). Осенью, в период снижения активности, суслики деятельны только в дневные часы, даже во время долгого полярного дня.

Зверьки очень подвижны; в отличие от большинства других видов с легкостью лазают по кустам и даже забираются на ветви деревьев. При кормежке уходят на 300—500 м от своих нор. Особенно большие перекочевки делают в период расселения прибылые зверьки.

**Враги.** Из птиц суслика преследует орлан-белохвост, черноухий коршун, беркут, полевой лунь, сапсан, филин, ястребиная сова, ястреб-тетеревятник. П. Д. Ларионов указывает на случаи, когда сапсаны выкармливали своих птенцов сусликами. По данным С. А. Бутурлина (1913), на Колыме зверьков уничтожают канюки, поморники, чайки и песцы. Главные враги из числа млекопитающих — это различные виды куных, медведь, а иногда и волк. Около селений сусликов уничтожают собаки.

**Паразитофауна и эпидемиологическое значение** не выяснены.

**Хозяйственное значение.** Наносит вред сельскохозяйственным и огородным культурам и отчасти покосам (Скалон, 1946). В 1962 г. только в одном Намском районе ЯАССР сусликами было уничтожено 3200 га посевов пшеницы. Борьба ведется методом отравленных приманок; в 1962 г. истребительные работы в Якутии проводились на площади 10.7 тыс. га (Гладкина и др., 1962).

Служит объектом пушного промысла, однако шкурки используются в основном местным населением для изготовления шапок, воротников, меховых курточек и др. В связи с развитием звероводства мясо идет на корм ценных пушных зверей.

6. *Citellus (Urocitellus) glacialis* Vinogradov (1948) (foss.) — Индигирский длиннохвостый суслик (рис. 41—42; табл. 4).

Крупный плейстоценовый суслик, близкий к *C. parryi*, известный по находке трех трупов в вечной мерзлоте Восточной Сибири.

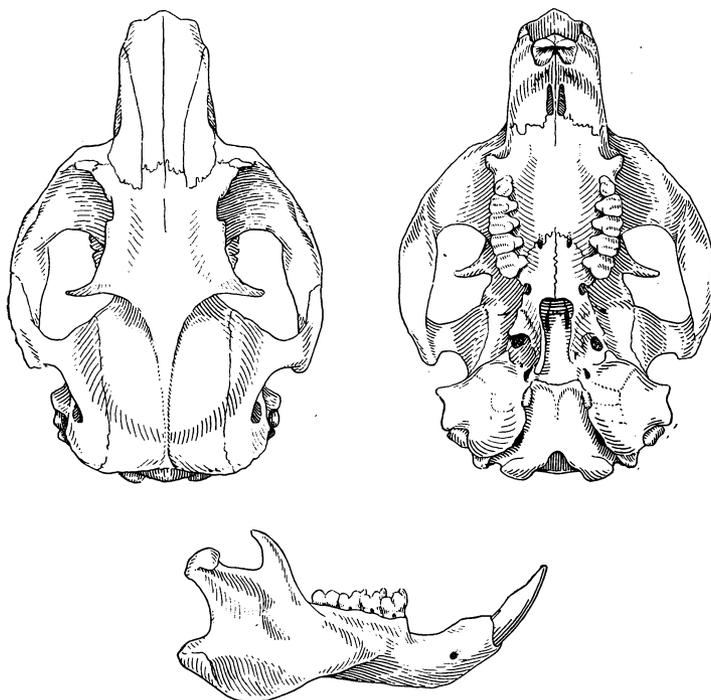


Рис. 41. Череп индигирского длиннохвостого суслика (*Citellus glacialis* Vinogr.), тип,  $\times 1.3$ ; поздний плейстоцен Вост. Сибири, колл. ЗИН АН СССР.

**Тип.** Старый самец — отпрепарированная и набитая шкурка, к ней скелет и внутренние органы в спирту; № 48626 в колл. ЗИН АН СССР, р. Диринь-Юрях, левый приток р. Эльги (бассейн р. Индигирки) под  $64^{\circ} 20'$  с. ш. и  $142^{\circ}$  в. д. Паратипы: два совместно найденных трупа, один в колл. ЗИН АН СССР, второй — Магаданского музея краеведения, сборы Ю. Н. Попова, 1946 г.

**Размеры.** Тип: длина тела (по спинной поверхности) — 327 мм, хвоста — 93 мм, ступни — 55 мм, кондилобазальная длина черепа — 59.4 мм, верхнего ряда коренных — 13.8 мм, нижнего — 12.5 мм. Паратип: соответственно 370, 98, 55, 60.0 и 13.75 мм (нижние коренные кариозные, измерение не дает надежной цифры).

**Тафономические данные.** Трупы найдены в древнеаллювиальных отложениях на глубине 12.5 м. Судя по позе, характерной для находящихся в спячке зверьков, они погибли в гнездовой камере во время нее.

Такие случаи нередки и в современную эпоху при необычно морозных зимах, затоплении паводковыми водами или во время солифлюкционных и иных оползней. Сохранность остатков превосходная: уцелели даже наружные и внутренние паразиты; однако окраска меха изменилась, приняв однотонный охристо-рыжеватый цвет, характерный для шерсти также и других звериных трупов, находимых в вечной мерзлоте.

**Возраст и местонахождение.** Поздний плейстоцен Восточной Сибири. Возраст аллювиальных отложений, включающих трупы, определен как несколько более древний, чем средне—позднеплейстоценовый (Попов, 1947). Однако нахождение остатков в древней норе заставляет считать правильной более позднюю датировку.

**Характеристика.** Окраска однотонная, охристо-ржавая в результате вторичного изменения пигмента в процессе фоссилизации; у паратипа сохранилось темное окаймление хвоста. На спине волосы отсутствуют у обоих экземпляров. Зверьки в полном зимнем меху. Б. С. Виноградов (1948) указал, что волосы подшерстка и основания остевых волос у индигирского суслика прямые, а не изогнутые, как у колымского *C. p. leucostictus*. Крупные размеры сочетались у *C. glacialis* с малой длиной хвоста. Так, если приведенные выше абсолютные размеры его находятся на пределе наименьших значений соответствующих величин у современного колымского суслика (95.0—100.1—117.0 мм;  $n = 10$ ), то относительные его размеры (26.4, 18.4) меньше, чем у этой формы (36.9—38.6—41.1). По-видимому, различие останется достаточно существенным, даже если сделать поправку на то, что промеры длины тела по спинной стороне превышают данные обычных измерений. В то же время у наиболее короткохвостой формы Нового Света *C. p. parryi* (экземпляр из Канады в колл. ЗИН АН СССР) соответствующий индекс составляет 27.4, т. е. приближается к показателям его, характеризующим *C. glacialis*.

Череп с хорошо выраженными признаками восточносибирских *C. parryi*, такими, как широкая расстановка скуловых дуг, приподнятые края глазниц и широкие основания надглазничных отростков, сравнительно длинные и уплощенные слуховые барабаны, расположенное сравнительно далеко впереди подбородочное отверстие, два хорошо разделенных задних корня  $P_4$  и некоторые другие, указанные выше. По ряду этих признаков *C. glacialis* даже ближе к американским представителям вида, чем к восточносибирским; таковы: высокие в их средних частях скуловые дуги, относительно высокая горизонтальная ветвь нижней челюсти, слабо выраженные и обособленные (особенно на  $P^4$ ) промежуточные бугры задних гребней. В качестве отличий от современных форм *C. parryi* в строении черепа могут быть отмечены лишь мелкие особенности, частью, возможно, объясняющиеся тем, что оба черепа принадлежат старым животным, с зубами в конце средней и в начале поздней стадий стирания: сильно выраженные надглазничные вырезки, одна из которых у более старого экземпляра почти замкнута в надглазничное отверстие; значительная высота мозговой коробки и скуловых дуг в их средних частях — признаки, отмеченные еще Б. С. Виноградовым (1948), цифровые показатели которых находятся на пределе их наибольших значений у старых особей современных форм; наличие безымянного отверстия в основании переднего отдела орбитальных выростов верхнечелюстной кости, непосредственно позади и ниже предкрылового отверстия; полное отсутствие бороздки — следа от продольного срастания корней  $P^3$ . Кроме того, Б. С. Виноградов указывает на следующие существенные различия между обоими видами в строении посткраниаль-

ного скелета: 1) асимметрично-ложкообразная форма *os penis* (нет правой лопасти с зубцами) с менее изогнутым кверху стержнем и заостренным, а не притупленным концом; 2) значительная ширина подвздошной части тазовой кости и отсутствие на ее конце крючкообразного выроста.

**Систематические замечания.** Видовая самостоятельность *C. glacialis* не может быть окончательно установлена до сравнения с современными

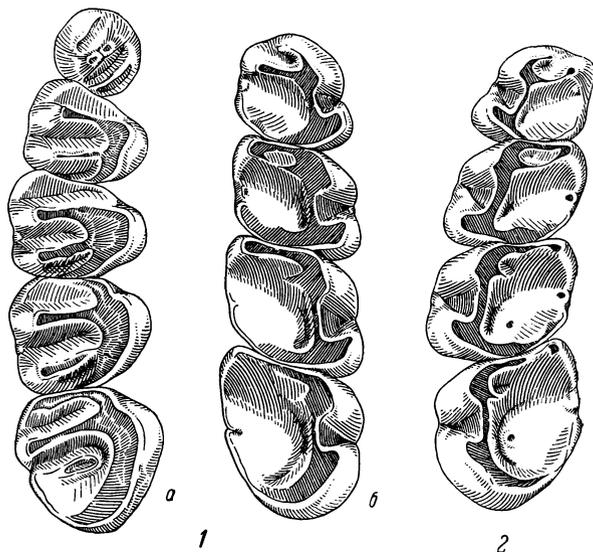


Рис. 42. Зубные ряды ископаемых длиннохвостых сусликов (подрод *Urocitellus*).

1 — индигирский длиннохвостый суслик (*Citellus glacialis* Vin.), поздний плейстоцен Вост. Сибири, тип: а — правые верхние коренные, б — правые нижние; 2 — алданский длиннохвостый суслик (*Citellus undulatus aldanensis* I. Grom., subsp. nov.), левые нижние коренные, тип, (M<sub>1</sub>—M<sub>2</sub> частично восстановленные), × 6.7.

*C. parryi* с Индигирки. В настоящее время суслик здесь встречается редко, распространение носит разорванный характер и не связано с верхооянской и колымской частями ареала. Возможно, что в бассейне Индигирки обитает особая форма, с чертами строения, близкими к таковым ископаемой; в этом случае степень отличий, характеризующая эту последнюю, нужно будет, возможно, признать не более подвидовой. Так или иначе, Б. С. Виноградов (1948) правильно оценил близость *C. glacialis* к американским формам вида, однако, по-видимому, переоценил часть особенностей строения черепа, приняв крайнюю степень выражения возрастных признаков (например, показатели упомянутых высотных промеров) за систематические. Не могут быть также оставлены без внимания и признаки возрастной и индивидуальной изменчивости в строении *os penis*, остающихся неизвестными.

**Палеоэкологические данные.** Остатки *C. glacialis* найдены вместе с костями (частью сохранились шкура, мышцы и сухожилия) дикой лошади, шерстистого носорога и лисицы; остатков других грызунов не найдено.

7. *Citellus* (aff. *Citellus*) *columbianus* Ord (1815) — Колумбийский длиннохвостый суслик.

**Характеристика.** Длина тела до 410 мм, хвоста до 116 мм (в среднем около 35% длины тела). По пластическим признакам (длинноухость, сравнительно длинный хвост) и окраске весьма сходен с наиболее ярко окрашенными подвидами азиатского длиннохвостого суслика, например, *subsp. evermanni*. Отличается от него кирпично-красной окраской передней части верхней поверхности головы, особенно яркой на носу и переносье, серебристыми, пепельно-серыми окончаниями волос, испещряющими затылок, шею и передние отделы лопаточной области, а также довольно ярким, охристо-рыжеватым тоном светлой пестристости на спинной поверхности.

Череп по форме и пропорциям более всего сходен с черепом реликтового суслика (*C. relictus* Kaschk.), в частности, уплощенностью лобного отдела, слабой приподнятостью краев горизонтально расположенных надглазничных отростков, пологим расхождением скуловых дуг в направлении назад в их передних отделах (задние края их также расположены далее назад, чем у эверсманнова суслика), остроугольной формой теменных гребней. В то же время у колумбийского суслика хорошо развиты резцовые углубления твердого неба (сходство с *C. undulatus*). Слезное отверстие крупнее предкрылового (последнее может быть полностью заросшим) и наименьшее расстояние между ними несколько превышает, реже равно, наименьшей высоте слезной кости над первым из них.

Коренные зубы более высококоронковые, чем у палеарктических представителей подрода и примыкающих к нему видов (как в подрode *Citellus*), краевые промежуточные бугорки едва намечены, задний гребень между передними буграми нижних коренных (металофид) на  $M_2$  выше и лучше выражен.  $P^3$  относительно невелик (сходство с *C. undulatus*),  $P_4$  крупный, с редуцированным гипоконидом и передней парой бугров, расставленной не уже (иногда даже несколько шире) бугров задней пары (сходство с *C. relictus*). Промежуточные бугорки на задних гребнях верхних коренных (метаконули) развиты слабее, чем у типичных *Urocitellus*, особенно на  $P^4$ , сжаты в передне-заднем направлении и слабее отделены от протокона, чем от метакона (сходство с примитивными видами подрода *Citellus*). Задний гребень  $M_3$  низкий, быстро исчезающий при стирании, обычно разделенный по середине (сходство с *C. undulatus*). Характерны относительно длинные  $M_3^3$ , особенно нижний.

**Распространение.** От степей (прерий) до горных лугов центральной части Скалистых гор на высоте до 2500 м над ур. м.; обычен среди каменистой горной лесостепи на юго-западе Канады и в штатах Монтана и Вашингтон на северо-западе США. На севере область распространения колумбийского суслика сейчас не соприкасается с таковой *C. parryi* и разрыв составляет около 240 км (Howell, 1938).

**История и систематическое положение.** Достоверные ископаемые остатки неизвестны. Судя по стадии эволюции коренных, предковыми видами могли быть суслики, близкие к аризонскому среднеплиоценовому *C. cochisei* Gidley (1929) или раннеплейстоценовому *C. tuitus* Hay (1922); в настоящее время суслики трибы *Citellini* на территории этого штата не встречаются. Первый из этих видов характеризуется длиной верхних коренных 10.8 мм, гипсодонтными коренными (более чем у современных *Urocitellus*) и строением  $P_4$ , сходным с таковым у *C. columbianus*, но с несколько сильнее развитым гипоконидом и передним промежуточным

бугорком, заметным также и на  $M_1$ . У второго, с длиной верхних коренных 10.8 мм, признаки подрода *Urocitellus* выражены сильнее: коренные более брахиодонтны, метаконуль сильнее обособлен от протокона (строение нижних коренных неизвестно).

Колумбийский суслик — своеобразный вид, свидетельствующий об особом направлении эволюции сусликов подрода *Urocitellus* в Новом Свете. Характерно сочетание ряда внешних признаков, сближающих *C. columbianus* с эверсманновым сусликом, с особенностями строения черепа, свойственными *C. relictus* при высококоронковости коренных, свойственных сусликам подрода *Citellus*. Можно считать вероятным, что в отличие от *C. parryi*, суслики типа *columbianus—undulatus* более длительное время самостоятельно развивались в Новом Свете, являясь здесь ранними, возможно плиоценовыми вселенцами.

**Подвиды.** Кроме типичной формы, известен один подвид — *C. c. ruficaudus* Howell (1928) из южных частей ареала.

## 2. Подрод CITELLUS Obolensky (1927) ex Oken (1816) — НАСТОЯЩИЕ СУСЛИКИ

**Характеристика.** Зверьки от средних до наиболее мелких в пределах трибы, короткоухие (ушная раковина не выступает из меха головы), в большинстве случаев короткохвостые — длина хвоста до  $\frac{1}{3}$  длины тела — с неясно крапчатой или однотонной окраской верха и относительно короткой ступней с опушенной подошвой (за исключением видов, близких к *Urocitellus* и *Colobotis*, у которых она частично или полностью голая). Защечные мешки обычно сильно редуцированы, а парные зарезцовые углубления твердого нёба едва намечены.

Осевой череп умеренно выпуклый: линия его профиля опущена в ее лицевой и затылочной частях. Очертания его сверху удлиненно-яйцевидные, так как скуловые дуги сравнительно слабо расставлены, в том числе и в их заднем отделе, а в переднем отходят под сравнительно небольшим острым углом к продольной оси черепа. Наибольшая ширина в скуловых дугах равна или несколько меньше расстояния от  $inion$  до заднего конца носовых костей. Лицевой отдел удлиненный; длина верхней диастемы лишь изредка короче или равна длине зубного ряда, большей же частью несколько ее превосходит. Обычно роstrum постепенно и незначительно расширяется в направлении вперед, а если заметное конечное расширение и имеется, то оно не резкое, как у *Colobotis*, так как верхние края межчелюстных костей в их конечной трети лишь постепенно расходятся в стороны, а носовые не образуют резкого вздутия на том же уровне. Ширина каждого из носовых отростков межчелюстных костей лишь в редких случаях превышает ширину носовой. Теменные гребни, если и сходятся в сагиттальный, то, как правило, не более чем на  $\frac{1}{3}$  длины мозговой коробки. Межглазничный промежуток относительно узкий, края его в переднем отделе более или менее параллельны, незначительно приподняты над его поверхностью; надглазничные отростки развиты сравнительно слабо, обычно заметно опущены вниз, тонкие и длинные. Наружная стенка костной трубки слухового прохода редуцирована или отсутствует. Сосцевидные отростки не выступают за уровень поверхности слуховых пузырей.

Коренные зубы отчетливо высококоронковые. Промежуточный бугорок заднего гребня верхних коренных (метаконуль) если и выражен, то, как правило, сжат в передне-заднем направлении и слабо обособлен, причем сильнее от метакона, чем от протокона. Площадка мезостилия редуцирована. Краевой внутренний промежуточный бугорок на нижних коренных

(мезостилид) если имеется, то лишь в виде маленького зубчика; наружный (метастилид) отсутствует, но у примитивных форм подрода могут появляться и те и другие. Гипоконид  $P_4$  маленький, в редких случаях полностью отсутствует, и передняя ширина зуба обычно равна или незначительно уступает задней. Задний гребень между прото- и метаконидом (металофид) на  $M_1$  полный, но нередко сильно понижающийся в его средней части, а его внутренняя ветвь может быть сильно редуцированной; на  $M_2$  этот гребень, если и выражен, то чаще неполный (имеется только его наружная ветвь).

**Распространение и зональная приуроченность.** Современные виды — степные и лесостепные животные, обитающие в Старом и Новом Свете как в горах, так и на равнине, в равной мере избегающие пустынных, а также луговых местообитаний лесной зоны и лесотундры. В европейском плейстоцене вместе с крупными видами сусликов подрода *Colobotis*, леммингами, песцами и мамонтом жили в условиях холодной лесостепи по периферии области оледенения.

**История и систематический состав.** Как уже говорилось (стр. 63), отсутствие достаточной полной сохранности остатков осевого черепа мелких *Marmotinae* не позволяет с необходимой достоверностью и достаточной подробностью выяснить историю подрода. Возможно, что уже в конце плиоцена юго-восток Европы населяли относящиеся к нему виды, но с зубами, находящимися на стадии эволюции современных сусликов подрода *Urocitellus*. Современные палеарктические виды *relictus* и *alascanicus*, так же как и американских сусликов группы *richardsonii*, следует в этом случае рассматривать как примитивные звенья этой эволюционной линии, в различной комбинации сохранившие некоторые внешние и черепные признаки *Urocitellus*. Сходство же между *C. citellus* L. и *C. dauricus* Br. — это один из многочисленных примеров фаунистического сходства между восточной и западной частями Палеарктики, известного для разных групп животных из различных ландшафтных зон. С другой стороны, *C. pygmaeus* Pall., находящийся на другом конце эволюционного ряда видов подрода, связывает между собой *Citellus* и *Colobotis*.

Известно 2 ископаемых и 12—14 современных видов.

1. *Citellus* (aff. *Urocitellus*) *relictus* Kaschkarov (1923) — Тяньшанский, или реликтовый суслик (рис. 43—45).

**Характеристика.** Длина тела до 280 мм, хвоста до 90 мм (от 23 до 32%, в редких случаях до 40% длины тела). Подошвы задних лап голые. мех сравнительно грубый, сезонный диморфизм его выражен хорошо. Окраска верха довольно темная, буровато-охристая, близкая в таковой малого суслика (*C. pygmaeus*), но коричневые тона, иногда с красноватым оттенком, выражены сильнее. Обособленных пятен под глазами и над ними нет. Голова сверху темноокрашенная, иногда имеется подобие «шапочки». Светлый пятнистый рисунок едва намечен и чаще развита лишь продольная штриховатость от чередующихся темных и светлых окончаний волос. Брюхо серовато-охристое; окраска его незаметно переходит в окраску боков; резкой границы между этой последней и темным тоном окраски спины также нет.

Кондилобазальная длина черепа — 42.5—46.0—49.5 мм, длина верхних коренных — 11.0—12.0—13.4 мм, нижних — 10.2—11.1—11.7 мм. В строении его характерно сочетание признаков, свойственных сусликам подрода *Urocitellus* и *Citellus*. С первыми его сближают: уплощенность в лобном отделе, сравнительно полого расходящиеся в направлении

назад скуловые дуги, остроугольный рисунок теменных гребней, сходящихся в их задней трети в сагиттальный, сравнительно хорошо обособленные промежуточные бугорки на задних гребнях верхних коренных. Со вторым — приблизительно равная ширина носовых костей и лобных отростков верхнечелюстных на уровне их задней трети, строение слуховых барабанов со слабо развитой костной трубкой слухового прохода и длиной, превышающей ширину, едва намеченные резцовые углубления твердого неба, относительно крупный  $P_4$  со слабо развитым гипоконидом.

Коренные зубы высококоронковые, с небольшими площадками метастилей.  $M_1^1$  —  $M_2^2$  значительно укорочены в передне-заднем направлении. Промежуточные бугорки задних гребней верхних коренных не крупнее наружных, с выпуклой задней поверхностью и сравнительно плоской передней, в равной степени слабо отделенные как от них, так и от паракона. Наружные входящие долилки нижних коренных широкие и мелкие; на дне их иногда имеются промежуточные бугорки, чаще на  $M_1$  —  $M_2$ . Внутренние краевые бугорки хорошо выражены.  $P^3$  сравнительно крупный; его поперечный отчетливо двугранный гребень (обе вершины мало разнятся по величине) расположен почти перпендикулярно к продольной оси зубного ряда. След от неполного срастания корней имеется.  $P^4$  с крупной площадкой парастилей; его передне-наружный край высокий, но бугровидное обособление здесь отсутствует.  $M^3$  укороченный (длина в среднем примерно равна ширине), его талон хорошо обособлен с внутреннего края зуба; задний гребень сплошной, часто в виде обрывающейся к талону ступеньки.  $P^4$  крупный, с одним уплощенным в передне-заднем направлении, мало изогнутым наружу задним корнем; реже в его конечной трети имеется сидящий на внутреннем крае небольшой остаточный корешок. Передняя пара бугров расставлена широко, в подавляющем числе случаев шире задней. Гипоконид маленький, расположен горизонтально, задний край зуба выпрямленный. Передний промежуточный бугор слабо выражен или отсутствует, лопасть передне-наружного бугра заметно крупнее лопасти внутреннего, их передние поверхности уплощенные.  $M_3$  с небольшим, слабо повернутым вперед гипоконидом. Эпиконидный отдел зуба хорошо от него обособлен как по краю, так и на жевательной поверхности. Однако разграничивающее их здесь углубление имеет вид обособленной ямки на талониде и не распространяется в виде желобка далее вперед, как у некоторых сусликов подрода *Urocitellus*; углубление это заметно и на сравнительно стертых зубах. Эпиконидный отдел отделен по краю зуба и от краевого бугорка, сидящего в основании передне-внутреннего. Резцы, особенно нижние, заметно сильнее сжаты с боков, чем у *Urocitellus*.

**Распространение** (рис. 44). Изолированные участки горных степей в хребтах системы Тянь-Шаня и части периферических хребтов Памиро-Алая. На северо-востоке Центрального Тянь-Шаня известен из хребтов



Рис. 43. Реликтовый суслик (*Citellus relictus* Kaschk.).

Фото А. С. Строгановой.

Кегенского и Кетменьского (Кегенский, Уйгурский и Нарынкольский районы Алма-Атинской обл.), из восточной части Иссыккульской котловины, предгорий Кунгей и Терской Алатау. На юго-западе области распространения найден в Киргизском и Таласском Алатау, хребтах Западного Тянь-Шаня (кроме Пскемского и, возможно, Угамского), в Ферганском хребте, а также в западных отрогах Гиссарского и Зеравшанского (?) хребтов.

**История и систематическое положение.** Ископаемые остатки известны со среднего плейстоцена (Зеравшанский хребет). Давность изоляции вида в горах Тянь-Шаня определяется временем последнего наиболее ин-

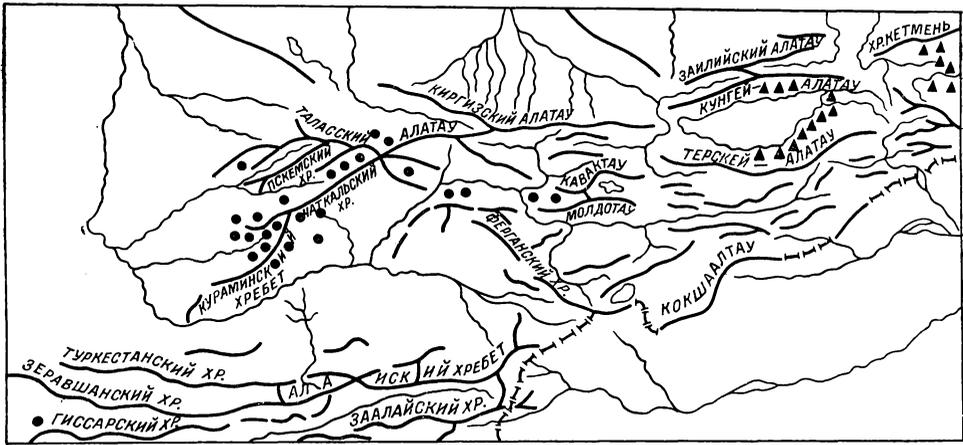


Рис. 44. Распространение реликтового суслика (*Citellus relictus* Kaschk.) (по Васильевой, 1964а).

1 — *C. relictus relictus* Kaschk.; 2 — *C. relictus rallii* Kusun.

тенсивного поднятия хребтов этой горной системы, происходившего, по ряду новейших данных, в раннем—среднем плейстоцене. К концу плиоцена район Тянь-Шаня, возможно, представлял собой нечто вроде современной Казахской складчатой страны (Берг, 1952), платообразные и холмистые участки которой и были населены предковой формой *C. relictus*, входившей в составе ископаемого фаунистического комплекса, известного по недавним находкам из Иссыккульской котловины (Курдюков, 1962). Можно считать вероятным значительную близость этой формы к ископаемым сусликам *primigenius*—*nogaici* юго-восточной Европы, хотя, возможно, и далее них эволюционировавшей в континентальных условиях востока в направлении моляризации переднекоренных. Во всяком случае уже к середине плейстоцена ископаемый реликтовый суслик не отличается по этому признаку от современного.

Реликтовый суслик вместе с алашанским (*C. alaschanicus* Büchn.) относится к палеарктическим видам, сочетающим признаки сусликов подродов *Citellus* и *Urocitellus* и, в частности, западного вида этого подрода — *C. undulatus*. Из неарктических форм к нему ближе других *C. belidingii* Merg. Близость к длиннохвостым сусликам отмечается в особенности в признаках внешнего строения и форме и пропорциях черепа. Любопытно, что из числа первых, помимо значительной длины хвоста,

реликтовый суслик характеризуется ушной раковиной, редуцированной несколько менее, чем у видов рода *Citellus* Палеарктики (хорошо заметно на живых и свежедобытых зверьках). А. С. Строганова и Чжун-Динь (1961) отметили также и общность ряда особенностей поведения и

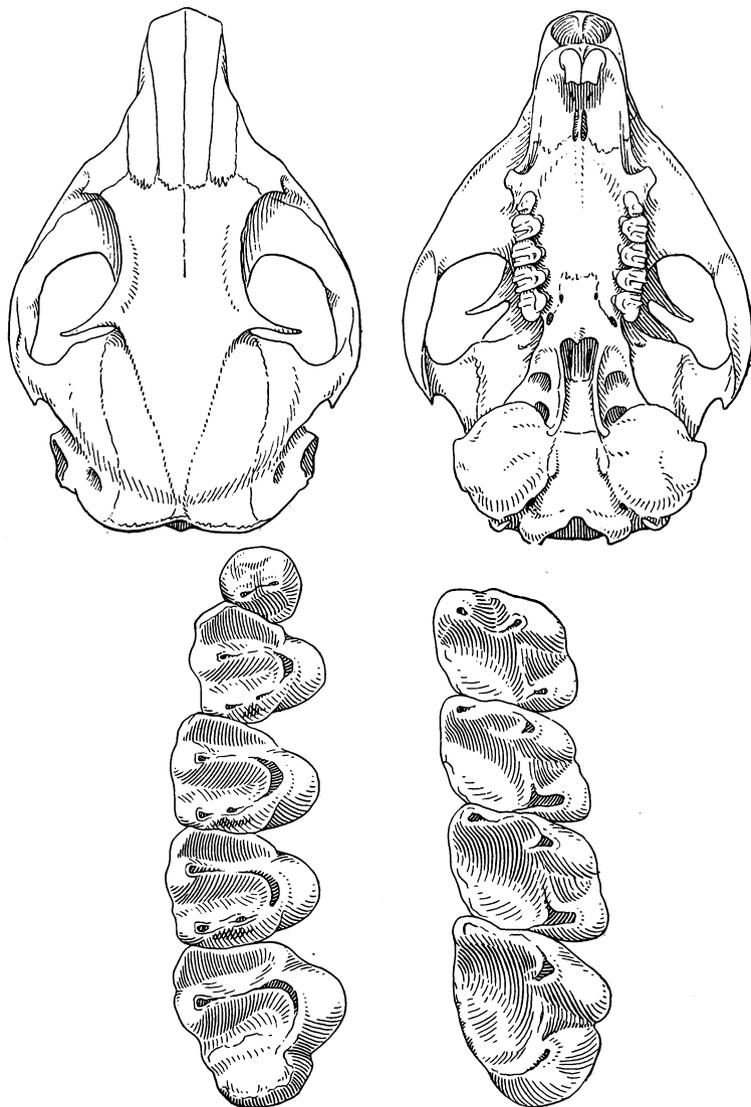


Рис. 45. Череп реликтового суслика (*Citellus relictus* Kaschk.).  
×1.4.

образа жизни *C. u. stramineus* из Джунгарского Алатау и *C. relictus* из отрогов Кегенского хребта, наблюдавшихся ими в течение одного сезона. Из видов подрода *Citellus* реликтовый суслик ближе всего к малоазийскому суслику (*C. xantoprhymnus* Sat.) — по общим признакам строения черепа и к горному кавказскому суслику (*C. musicus* Men.) — по внешним особенностям; не случайно он и был отнесен к этой форме

первыми исследователями (Северцов, 1873; Кашкаров и др., 1923), а Эллерманом (Ellerman, 1940) к «группе» *C. pygmaeus*.<sup>1</sup> В то же время степень моляризации переднекоренных зашла у *C. relictus* далее, чем у видов подрода *Citellus*, в особенности *P*<sub>4</sub>, который у него, кроме того, и крупнее, чем у любого другого вида нашей фауны.

**Географическая изменчивость и подвиды.** Суслики из Центрального и Западного Тянь-Шаня отличаются как морфологически, так и биологически. Как данные по распространению, так и материалы из промежуточных территорий малы и не изучены, или отсутствуют. При этом нет полной уверенности в наличии географического разрыва, а следовательно, и в существовании перерыва в общем направлении географической изменчивости. Для уточнения вопроса совершенно необходимо исследование сусликов из присусамырских хребтов и юго-восточных отрогов и хребтов системы Киргизского Алатау. До этого невозможно уверенно оценить степень наблюдающегося обособления двух выделенных форм в таксономическом отношении. Пока мы продолжаем придавать им подвидовое значение. Из числа более поздних исследователей сходных взглядов придерживаются А. С. Строганова и Чжу-Динь (1961). В то же время М. В. Васильева (1964а) считает, что степень обособления обоих современных подвидов достаточна для того, чтобы считать их отдельными видами.

Описано два современных подвида. Систематическое положение реликтовых сусликов с Гиссарского и Зеравшанского хребтов, равно как и ископаемой формы с территории северных склонов западной оконечности последнего не выяснено.

1. *C. r. relictus* Kaschkarov (1923) — несколько мельче следующего подвида, длина хвоста около  $\frac{1}{4}$  длины тела; окраска верха — с более яркими красновато-охристыми тонами, в том числе и в передней части туловища; верхняя поверхность головы темная, буроватая. Штриховатый рисунок в окраске верха не переходит в размытую пятнистость. Череп сравнительно массивный; его носовой отдел относительно широкий. Слуховые барабаны сравнительно мало вздуты, без заметной уплощенности снаружи в боковом направлении. Распространение: Западный Тянь-Шань, Кавактау (?).

2. *C. r. rallii* Kusnezov (1948) — несколько крупнее типичной формы. Длина хвоста около  $\frac{1}{3}$  длины тела. Красновато-бурый тон в окраске бледнее и не заходит так далеко на переднюю половину туловища. В окраске верхней поверхности головы — серые тона. Штриховатый рисунок верха нередко образует размытую светлую пятнистость. Череп менее массивен, носовой отдел относительно узкий, слуховые барабаны вздуты сравнительно сильно и явственно сжаты снаружи в боковом направлении. Распространение: восточная часть Иссыккульской котловины и предгорья окружающих ее хребтов, Кегенский и Кетменьский хребты; Китайский Тянь-Шань (?).

3. *C. relictus* subsp.? По данным А. С. Строгановой и Чжу-Динь (1961), реликтовые суслики из района Шахрисябза в Гиссарском хребте характеризуются серой окраской верха и заметной пятнистостью ее рисунка.

4. *C. relictus* subsp.? (foss.) (рис. 46). Три фрагмента нижнечелюстных ветвей взрослых зверьков из среднепалеолитической стоянки Аман-Кутан на западе Зеравшанского хребта (материалы ЗИН АН СССР и Института

<sup>1</sup> Более позднее причисление этим автором *C. relictus* к *C. major* Pall. (т. е. уже к подроду *Colobotis*) в качестве его подвида (Ellerman et Morrison-Scott, 1951) ошибочно и свидетельствует о недостаточном знакомстве с материалом.

зоологии АН УССР) близки по размеру к *C. r. rallii*. Диастема в среднем, по-видимому, короче, чем у современных форм, соответственно: 61.2—64.6—72.7 ( $n = 10$ ) и 60.3, а  $M_3$  относительно шире в его переднем отделе. Недостаток материала, в том числе и сравнительного, по современной форме, обитающей на крайнем юге ареала, не позволяет выделить ископаемую с необходимой уверенностью.

**Местообитания и численность.** Излюбленными местообитаниями являются сухие пологие склоны холмов, днища ущелий, а также равнинные участки в поясе горной типчаково-разнотравной степи и эфемеровой полупустыне.

В Гиссарском хребте колонии встречаются на высоте 1800 м над ур. м., среди каменистых склонов, поросших кустами барбариса и жимолости (Мекленбурцев, 1958).

В Кураминском и Чаткальском хребтах поселения приурочены к высотам от 700 до 3300 м над ур. м. В предгорьях первого из них суслики селятся на пологих склонах с хорошо развитым слоем мелкозема, избегая водоразделов с маломощным почвенным покровом и бедной растительностью. Обитают они здесь также и на посевах, а по окраинам населенных пунктов роют норы в основании глиняных заборудуvalов и стен разрушенных построек. В высокогорье населяют лёссовые платообразные пространства, покрытые типчаковой степью с выходами каменистых гряд. Средняя численность составляет здесь 10 особей на 1 га; в предгорьях она несколько выше, чем в горах (Давыдов, 1960а, 1964). В западных частях Чаткальского хребта суслики живут в высокогорных степях, не избегая и осыпей с разреженным травяным покровом. Заселяются как хорошо задернованные участки с типчаком, мятликами и лаготисом, так и каменистые, с эфемеровой растительностью, персидской полынью и подушками акантолимина. Наибольшая плотность отмечена здесь на плакорных степных участках на высоте 2300—2600 м над ур. м., где достигает 25 особей на 1 га (Петров, 1959).

В горах Таласского Алатау суслик обитает на высоте около 2000 м над ур. м. по склонам, покрытым степной растительностью (Кашкаров и др., 1923).

В Центральном Тянь-Шане (горы Куулуктау) также населяют горную степь и лугостепь, причем большинство нор приурочено к хорошо прогреваемым склонам, с которых раньше стайвает снег, с мягкими почвами и с одиночными большими камнями или их группами (Строганова и Чжу-Динь, 1964).

В котловине оз. Иссыккуль обитают на сухих пологих холмах предгорий Кунгей и Терской Алатау, покрытых полынно-эфемеровой полупустыней, переходящей в горную степь. Местами по склонам и на вершинах холмов выступают гряды гранитных валунов, древесные и кустарниковые породы здесь полностью отсутствуют. Весной обильно цветут

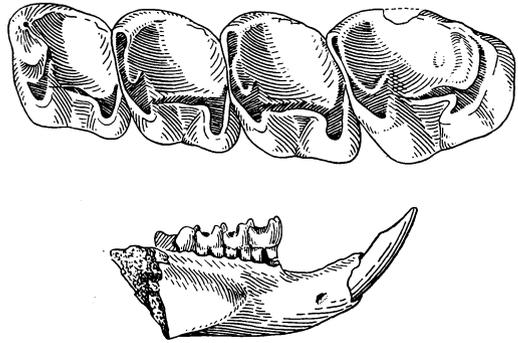


Рис. 46. Ископаемый реликтовый суслик (*Citellus relictus* subsp.?), правая ветвь нижней челюсти,  $\times 1.7$ , средний плейстоцен, Аман-Кутан, Узб. ССР, матер. Инст. зоологии АН УССР.

тюльпаны и ирисы, гусиный лук, горный чеснок и мята. Суслики селятся по склонам среди камней и многочисленных оврагов и балок. Плотность перезимовавших особей составляет 9—10, а в период расселения возрастает до 25 особей на 1 га (Ралль, 1945а). В верхней полосе предгорий суслики придерживаются остепненных участков, не заходя ни на луговины, ни на окраины лиственного леса, находящегося по соседству с их поселениями (Ралль, 1945а).

**Норы.** Часть особей не роет постоянных нор, используя пустоты в осыпях и скалах. Настоящие вертикальные норы отсутствуют. Выходные отверстия забиваются небольшой земляной пробкой на ночь, а в ранневесенний период иногда и днем, по-видимому, главным образом с целью предотвращения проникновения в норы холодного воздуха (Ралль, 1945а; Строганова и Чжу-Динь, 1961). По наблюдениям А. С. Строгановой, в горах Куулуктау 62% нор имеют по одному входному отверстию диаметром 5—14 (обычно 7—10) сантиметров. Глубина ходов — 20—30 см, общая протяженность ходов не превышает 450 см. Гнездовая камера располагается на глубине 60—100 см; размеры ее — 25 × 18—22 × 25 см при высоте 13—18 см (Токтосунов, 1958; Петров, 1959; Строганова и Чжу-Динь, 1961; Давыдов, 1964). В качестве подстилки суслики используют сухую траву, а иногда сухой конский навоз. Земляные холмики у входа в норы отсутствуют, так как выбросы быстро смываются талыми и дождевыми водами. Поэтому для обозрения местности зверьки пользуются камнями или селятся на склонах, позволяющих широко просматривать местность (Строганова и Чжу-Динь, 1961).

В качестве временных нор нередко используются части брошенных постоянных. Селятся зверьки и в колониях слепушонки и арчовой полевки, расширяя и приспособляя их ходы, а у нижней границы своего распространения — в колониях обыкновенной и общественной полевок (Петров, 1959).

**Питание.** В течение всего активного периода питаются преимущественно надземными и подземными частями растений, из которых особенно охотно поедаются луковички тюльпанов, различных луков, чеснока, клубеньки мятлика, прикорневые части полыни и осоки (Строганова, 1962). По данным Б. М. Петрова (1959), в отрогах Чаткальского хребта в засушливую вторую половину лета большое значение в питании имеют сочные основания розеток лаготиса, пережеванная масса которых составляет в это время до половины содержимого желудков. В первой половине августа число копанок, сделанных сусликами у этих растений, достигает 100—150 на 1 м<sup>2</sup>. В Кураминском хребте основные кормовые растения — полынь, осока, мята, а из злаков — костер и типчак. В конце мая—начале июня с выгоранием растительности на склонах южной экспозиции зверьки переселяются ближе к берегам рек, арыков, а также на посевы зерновых и многолетних трав (Давыдов, 1960а).

В составе животного корма преобладают насекомые и их личинки, в основном наиболее доступные и массовые виды: чернотелки, навозники, саранчовые; известны случаи поедания наземных моллюсков и птичьих яиц (Петров, 1959).

**Размножение.** Как и у других горных видов, сильно растянуто и сроки его существенно меняются в зависимости от ландшафтных особенностей и высоты местности, а также от погодных условий весны. К размножению приступают в возрасте одного года; во всех возрастных группах самцы преобладают над самками. В Прииссыккулье гон начинается в марте (Ралль, 1945а). Беременные самки встречаются с середины марта до середины мая; продолжительность беременности 25—

28 дней. Среднее число эмбрионов 5.8 (от 1 до 10), в предгорных районах оно несколько выше, чем в горах и высокогорье (Давыдов, 1964). В отрогах Чаткальского хребта родившие самки встречаются с середины мая до конца июня—начала июля. Число эмбрионов — 2—11, чаще всего пять. В годы с нормальной интенсивностью размножения процент яловых самок не превышает восьми (Петров, 1959). В Центральном Тянь-Шане число детенышей судя по плацентарным пятнам 3—7; по данным А. С. Строгановой и Чжу-Диня (1961), эти последние обычно исчезают к концу периода лактации. Для реликтового суслика характерен замедленный темп развития молодых зверьков. Так, если молочные переднекоренные у малого суслика заменяются постоянными в возрасте одного месяца, у реликтового это происходит в 2—2.5-месячном возрасте (Строганова и Чжу-Динь, 1961).

Сроки выхода молодняка из нор сильно колеблются из года в год; в Чаткальском хребте начало его приходится на конец первой декады июня.

**Образ жизни.** В Иссыккульской котловине суслики пробуждаются в конце февраля—начале марта, при температуре воздуха  $-2$ — $-3^{\circ}$  и температуре почвы на уровне гнезда  $1$ — $1.5^{\circ}$  (Ралль, 1945а). В отличие от других видов, к моменту выхода они сохраняют значительную часть своих жировых запасов — жир составляет 25—30% общего веса, и первое время ничем не питаются. На западе Чаткальского хребта весенний выход зверьков из нор совпадает с началом таяния снега (Петров, 1959). В Центральном Тянь-Шане в конце апреля уже встречаются кормящие самки (Строганова, 1962). Таким образом, сроки пробуждения сильно растянуты в зависимости от высоты местности и мозаичности условий существования в горных районах. Частые метели вынуждают только что проснувшихся зверьков отсиживаться в норах и голодать. Это приводит к растянутости сроков и других периодических явлений в жизни сусликов, в том числе к сравнительно позднему залеганию в спячку. Последнее происходит в августе, захватывая и начало сентября, при среднем весе самцов 486 г, самок — 347 г и прибылых зверьков 300 г (Ралль, 1945а).

Ранней весной суслики появляются на поверхности в 8—9 час. утра и пасутся весь день до захода солнца. В мае, в солнечную погоду, появляются на поверхности очень дружно, в 7—7.5 час., и активны весь день с небольшим перерывом в полдень. В пасмурную погоду выход растягивается, в ветреную активность резко снижается, а в дождь зверьки не выходят вовсе. Суслики очень тонко чувствуют приближение ненастья; за 2—3 часа до снегопада или дождя они уже тащат к себе в норы пучки травы. Уже через 10—15 минут после прекращения снегопада, в особенности, если появилось солнце, зверьки выходят на поверхность. При этом им иногда приходится прокладывать ходы через толщу снега, достигающую 40—70 см (Строганова и Чжу-Динь, 1961). По наблюдениям А. С. Строгановой (1962), камни и скалистые обнажения играют в это время в жизни сусликов большую роль. После прекращения снегопада и установления ясной погоды снег раньше всего стаивает с отдельных камней и скал. Разница температуры на таких камнях и в отдалении от них на почве достигает  $5$ — $7^{\circ}$ . Вблизи скоплений камней и скальных выходов раньше начинают вегетировать растения. Поэтому вылезшие из-под снега суслики стремятся к таким участкам, где они обсыхают, находят себе корм и укрытие от врагов.

**Враги и паразиты.** Из пернатых хищников на сусликов охотятся баблан, орел-карлик, в меньшей степени — черный коршун, степной са-

рыч, полевой лунь и беркут. Среди млекопитающих основные враги — светлый хорь и перевязка; уничтожают их также волк, лисица и барсук. Молодых зверьков поедают и некоторые змеи, в частности узорчатый полоз и щитомордник (Петров, 1959; Строганова и Чжу-Динь, 1961).

Из восьми видов блох, паразитирующих на суслике, основным является *Neopsylla setosa* Wagn. Из эктопаразитов указывается также два вида иксодовых клещей, а из эндопаразитов в большом числе встречается ленточный червь *Paranoplacephala transversaria* Krabbe, паразитирующий и в сурках (Ралль, 1945а, Петров, 1959; Строганова и Чжу-Динь, 1961).

**Эпидемиологическое значение** реликтового суслика не доказано (Ралль, 1945а).

**Хозяйственное значение.** Вред, причиняемый сельскохозяйственным культурам, невелик; однако с освоением новых земель пахотные участки приблизились к местам поселения сусликов и начинает чувствоваться приносимый ими вред. Шкурки стоят несколько дороже, чем мелких равнинных видов; имеет второстепенное промысловое значение в некоторых районах Киргизии и Казахстана.

## 2. *Citellus* (aff. *Urocitellus*) *richardsonii* Sabine (1822) — Суслик Ричардсона.

**Характеристика.** Длина тела до 337 мм, хвоста до 100 мм. По окраске весьма сходен с сусликами из группы *Citellus*, в особенности с *C. dauricus* Pall., а по относительной длине хвоста с хорошо развитым двуцветным окаймлением — с *C. alaschanicus* Büchn., однако в среднем крупнее и имеет относительно более длинные ушки. По форме и пропорциям черепа, сочетающимся с высококоронковыми коренными, также ближе всего к даурскому суслику, равно как и по значительному развитию резцовых углублений твердого нёба. Отличия заключаются в несколько большей широкоскулости и массивности скуловых дуг, строении подглазничного канала и отростка в его основании, сходных с таковыми у *Urocitellus*, значительных размерах  $P^3$  и особенностях строения коренных, свойственных *C. columbianus* (размеры, форма и пропорции  $P_4$ , степень развития и характер обособленности метаконулей, строение заднего гребня  $M^3$  и др.).

**Распространение.** Населяет степи (прерии), не избегая песчаных и каменистых мест в долинах рек и невысоких предгорных всхолмлениях на юге Канады (провинции Альберта, Саскачеван и Манитоба) и в прилежащих частях США (штаты Монтана, Дакота); изолированные местонахождения имеются на территории Невады, Колорадо и Нью-Мехико.

**История и систематическое положение.** Ископаемые остатки известны с позднего плейстоцена. Вид, утративший внешние признаки подрода *Urocitellus* в наименьшей степени, чем большинство палеарктических *Citellus* s. str., но несмотря на высококоронковость коренных, сохранивший значительное число их, хотя и меньшее, чем *C. columbianus*, в строении черепа. К суслику Ричардсона близки два горных американских вида — *C. armatus* Kenn. и *C. beldingii* Merr.

**Подвиды.** Кроме типичной формы, известно два подвида: мелкий, темноокрашенный *C. r. elegans* Kennicott (1863), распространенный двумя изолированными участками в центральной и южной частях ареала, и не отличающийся по величине от типичного, но более сероокрашенный и темнохвостый — *C. r. nevadensis* Howell (1928), из его южных частей.

3. *Citellus (Citellus) beldingii* Merriam (1888) — Суслик Бельдинга.

**Характеристика.** Длина тела до 300 мм, хвоста до 76 мм. По окраске и относительной длине хвоста не отличим от типичной формы *C. relictus* Kaschk., однако значительно более длинноухий. По очертаниям черепа ближе всего к предыдущему виду, а из палеарктических — к мелким западным *C. (U.) undulatus* Pall., однако размеры его мельче, лицевой отдел укороченный (верхняя диастема почти равна длине коренных) и широкий, уплощенный сверху, в том числе и в области заднего отдела носовых костей и переднего лобных; лобный отдел широкий с длинными, мало опущенными, сравнительно горизонтально расположенными надглазничными отростками (как у *C. richardsonii*) и хорошо выраженными надглазничными вырезками. Зарезцовые углубления твердого неба не развиты. Коренные как у *C. richardsonii* за исключением Р<sub>4</sub>, который имеет небольшой гипоконид и по строению не отличим от этого зуба *C. citellus* L. или *C. xanthoprymnus* Benn. Метаконули, по-видимому, также развиты слабее, чем у суслика Ричардсона, как у упомянутого европейского вида.

**Распространение.** Горные луга у верхней границы леса (до 2000—2500 м над ур. м.) и безлесные долины в пределах лесного пояса; заходит в светлые сосновые леса. Северная часть горной системы Сьерра-Невады и Каскадные горы на территории штата Орегон, к востоку до Большого Соленого озера.

**История и систематическое положение.** Ископаемые остатки неизвестны. Вид близкий к *C. richardsonii*, приспособившийся к жизни в открытых ландшафтах гор; является экологическим и частично филогенетическим аналогом *C. relictus* Старого Света. В то же время по строению коренных — это уже *Citellus* в собственном смысле, не отличимый от европейских видов подрода.

**Подвиды.** Кроме типичной формы, распространенной на юго-западе ареала, известно два подвида: крупный юго-восточный *C. b. creber* Hall (1940) и более мелкий и сероокрашенный *C. b. oregonus* Merr. (1898), распространенный на юго-западе.

4. *Citellus (Citellus) armatus* Kennicott (1963) — Ютаский суслик.<sup>1</sup>

**Характеристика.** Длина тела до 303 мм, хвоста до 81 мм. Сходен с сусликом Бельдинга, но более длинноухий; окраска серее, особенно слабо развиты рыжеватые тона в окраске хвоста. По строению черепа, по-видимому, также близок к этому виду (Howell, 1938).

**Распространение.** Сухие горные луга до высоты 3000 м над ур. м. к северу, востоку и юго-востоку от Большого Соленого озера, на территории западных частей штата Вайоминг и прилежащих территорий Айдахо и Юта.

**История и систематическое положение.** Ископаемые остатки неизвестны, отношение к обоим другим видам группы *richardsonii* неясно. Судя по данным Р. Холла и К. Кельсона (Hall a. Kelson, 1959), к северо-западу от Большого Соленого озера ареал частично перекрывается с областью распространения предыдущего вида.

**Подвиды.** Не описаны.

<sup>1</sup> Вид не представлен в коллекциях, изученных И. М. Громовым.

5. *Citellus (Citellus) alaschanicus* Büchner (1888) — Алашанский суслик (рис. 47).

**Характеристика.** Длина тела до 230 мм, хвоста до 76 мм (около  $\frac{1}{3}$  длины тела). Подошвы задних лап большей частью опушены до «мозолей». мех сравнительно мягкий; сезонный диморфизм его выражен. Окраска верха бледная, однотонная, песчано-охристая, с буроватым или сероватым оттенком и слабой рябью от буроватых окончаний волос. Голова сверху цвета спины, иногда немного темнее. Бока и брюхо светлее спины, резких границ в окраске здесь не наблюдается.

Кондилобазальная длина черепа — 42.4—43.6—45.6 мм, длина верхних коренных — 9.5—10.2—11.07 мм, нижних — 8.6—9.0—9.6 мм. По форме и пропорциям осевого черепа близок к *C. relictus*, особенно к его восточному подвиду. Отличается от него меньшей величиной, лировидной формой теменных гребней, более крупными и сильнее сжатыми с боков слуховыми барабанами, прижатыми к их задней стенке сосцевидными отростками и более гипсодонтными коренными — признаками, свидетельствующими о большей близости алашанского суслика к сусликам подрода *Citellus*.

Верхние коренные зубы с маленькими, быстро исчезающими при стирании площадками метастиля,  $M_1^1$  —  $M_2^2$  сильно укорочены в передне-заднем направлении. Промежуточные бугры задних гребней уплощены спереди назад, слабо обособлены от соседних (в особенности от параконида), границы их быстро исчезают при стирании (на  $P^4$  заметны несколько дольше). Наружные входящие долилки нижних коренных сравнительно широкие и мелкие, как у *C. relictus*, но промежуточные бугорки на их дне встречаются значительно реже, чем у этого вида. Внутренние краевые бугорки мелкие, быстро исчезают при стирании.  $P^3$  отчетливо двувершинный, наружная лопасть заметно крупнее внутренней; образованный ими поперечный гребень направлен под острым углом к продольной оси зубного ряда. След от неполного срастания его корней имеется.  $P^4$  укорочен в передне-заднем направлении, со сравнительно маленькой площадкой парастиля без бугровидного обособления на ее наружном углу.  $M^3$  с сильно укороченным талоном — длина зуба заметно меньше ее передней ширины, разница эта больше, чем у *C. relictus*, а сам талон хорошо обособлен со стороны внутреннего края зуба. Задний гребень  $M^3$  сплошной, отделен от переднего желобообразным поперечным углублением,  $P_4$  небольшой, с двумя задними корнями; внутренний тонкий и длинный, почти доверху отделенный от наружного и постоянно имеет самостоятельное гнездо в альвеоле зуба. Передняя пара бугров расставлена шире задней, но разница эта несколько меньше, чем у *C. relictus*. Гипоконид меньше, чем у этого вида; лопасти передних бугров уплощены спереди, разница в их величине несколько меньше, чем у реликтового суслика. Передний промежуточный бугор едва намечен или отсутствует.  $M_3$  сильнее укорочен по сравнению с тем же зубом у *C. relictus*; его гипо- и энтоконид слабо обособлены и нечетко отделены друг от друга как по заднему краю зуба, так и по жевательной поверхности. Пропорции резцов как у сусликов подрода *Citellus*.

**Распространение.** Горные степи Центральной Азии, где населяет хребты Монголии (Гобийский Алтай) и Западного Китая (Алашань, Нань-Шань) до высоты 3500—3800 м над ур. м.

**История и систематическое положение.** Достоверных ископаемых остатков не найдено; возможно смешение с таковыми *C. dauricus* Brandt. Алашанский суслик — вид, более близкий к видам подрода *Citellus*,

в частности к *C. citellus*, чем *C. relictus*, сохранивший, однако, ряд признаков внешнего строения и поведения, сходных с таковыми у *Urocitellus*, в особенности с *C. u. stramineus*. Эту общность отмечают, в частности, А. Н. Формозов (1929) и А. Г. Банников (1954). Сложнее вопрос о родственных взаимоотношениях *C. alaschanicus* и *C. relictus*. На возможное тождество этих видов указывает ряд авторов, в особенности

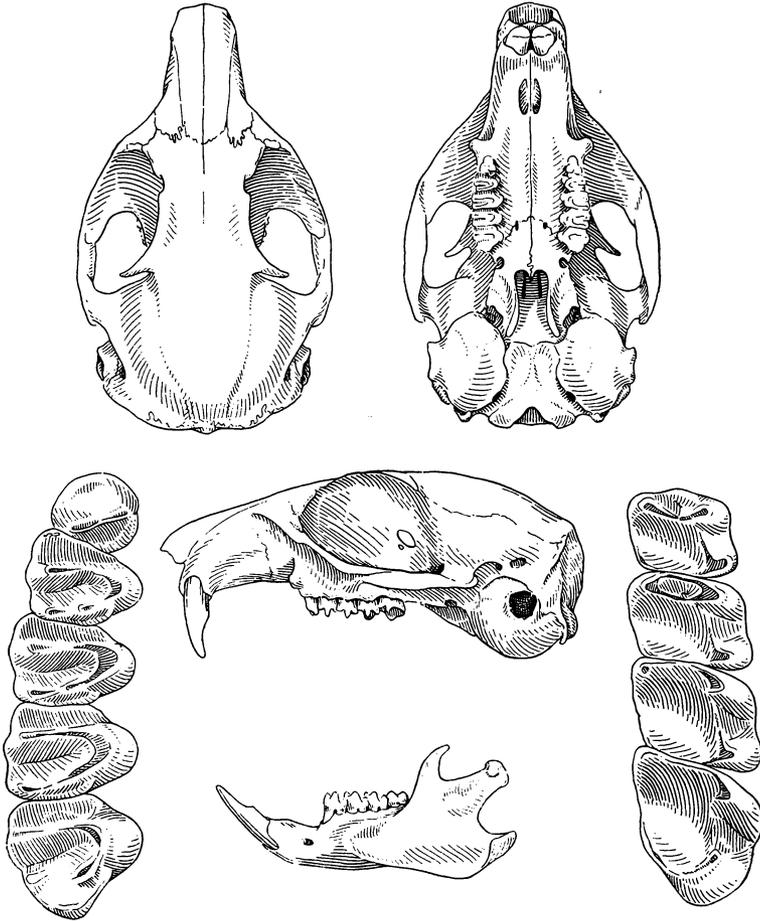


Рис. 47. Череп алашанского суслика (*Citellus alaschanicus* Büchn.),  $\times 1.3$ .

имевших для сравнения восточную форму реликтового суслика. Другие признают видовую самостоятельность алашанского суслика, указывая (Строганова и Чжу-Динь, 1961) или не указывая (Васильева, 1964а) на имеющиеся между ними различия, объединяют их в одну группу. Особняком стоит мнение Д. Эллермана (Ellerman, 1940), поместившего *C. alaschanicus* в «группу *citellus*». По нашим представлениям, имеющийся материал позволяет пока говорить лишь о близости реликтового суслика к алашанскому и одновременно большем сходстве первого с сусликами подрода *Urocitellus*, а второго — с *Citellus*. Совокупность признаков, которыми оба эти вида отличаются между собой, больше, чем между обоими подвидами *C. relictus*. Не исключена возможность того, что в слу-

чае широкого распространения *C. relictus* в Китайском Тянь-Шане зверьки из его восточных частей окажутся еще ближе к *C. alaschanicus*, чем *C. r. rallii*, как по бледной окраске и характеру опушенности подошвы задних конечностей, так степени гипсодонтности, передне-задней укороченности коренных, деталям строения  $P_4$ ,  $M^3$  и др. В этом случае, возможно, придется признать, что «группа» *alaschanicus* содержит три «предвида», распространенных в окраинных хребтах Памиро-Алая, Тянь-Шаня, Алтая и Куньлуня, степень морфологической изоляции которых неполная, несмотря на полную или почти полную изоляцию географическую.

**Географическая изменчивость и подвиды.** Размеры уменьшаются по направлению к югу; в окраске появляются рыжеватые тона, на верхней поверхности головы развивается потемнение. Череп у южных форм более короткорылый и округлый: широкоскулый и выпуклый в лобной и лобно-носовой области. Описано четыре подвида, однако возможно, что число их не более двух: *C. a. alaschanicus* Büchner (1888), Ю. Алашань, и *C. a. obscurus* G. Allen (1925) (= *siccus* G. Allen, 1925 = *dilutus* Formosov, 1929), Гобийский Алтай, горные районы провинций Шаньси и Ганьсу.

Биологические особенности алашанского суслика почти не изучены. В Монголии он обитает по горным склонам, покрытым ковыльно-житняковой степью, вплоть до высот, где в составе степной растительности имеется уже значительная примесь альпийского разнотравья (Банников, 1954).

Норы не образуют отчетливых колоний, зверьки часто селятся поодиночке, входные отверстия располагаются под камнями. По данным А. Н. Формозова (1929), вертикальные ходы встречаются редко.

В желудках найдена как растительная, так и животная пища.

#### 6. *Citellus (Citellus) towsendii* Bachman (1839) — Суслик Товсенда.

**Характеристика.** Длина тела до 217 мм, хвоста до 72 мм (в среднем около  $\frac{1}{4}$  длины тела). Ступни голые; область пятки покрыта волосами. Окраска спины одноцветная, песчано-серая; пятен на голове нет, ее верхняя поверхность не темнее спинной. Хвост без черно-белой оторочки или имеется очень слабая белая концевая кайма.

Череп с признаками «ювенильного» характера, сходными, например, с таковыми у *C. suslicus* Güld. на стадии смены переднекоренных: яйцевидные очертания, лировидный рисунок теменных гребней, узкий лобный отдел, тонкие скуловые дуги. Однако линия профиля более выпрямленная, мозговой отдел широкий, носовой отдел узкий и короткий (диастема короче зубного ряда), слуховые барабаны крупные и вздутые (крупнее и сильнее вздуты, чем у других *Citellus*, за исключением *C. alaschanicus*).

Коренные зубы гипсодонтные, укороченные в передне-заднем направлении не менее чем у европейского суслика;  $P^4$  укорочен сильнее заднекоренных. Площадки тригониды и талонида на  $M_1$ — $M_2$  разделены не сильнее, чем у этого вида.  $P^3$  мелкий, со следами раздвоения на конце корня, с приблизительно равновеликими площадками воротничков и резко асимметричными зубцами коронки: задне-наружный много крупнее передне-внутреннего. Наружных краевых промежуточных бугорков на верхних коренных нет. Метаконулы развиты сильнее, чем у европейских *Citellus*, приблизительно как у *C. columbianus*, округлые, в равной степени отграниченные как от протокона, так и от метакона.  $M^3$  с очень слабо развитым неполным задним гребнем.  $P_4$  с одним длинным задним

корнем, без следов срастания на его задней поверхности. Гипоконид этого зуба умеренно развит (на ранних стадиях стирания в виде отчетливого самостоятельного бугорка), задняя ширина зуба больше передней, длина примерно равна ширине. Передний промежуточный бугорок едва намечен, равно как и внутренний краевой (на заднекоренных последний отсутствует). М<sub>3</sub> с умеренной величины гипоконидом и невысоким энтоконидным бугром, лучше обособленным от гипоконида на жевательной поверхности, чем по краю зуба.

**Распространение.** Низкогорные пустынные районы почти от южных границ штатов Невада и Юта до южных частей штата Вашингтон на севере. Граница со следующим видом проходит здесь по левому берегу р. Колумбия.

**История и систематическое положение.** Наиболее мелкий вид трибы *Citellini*. Вместе с двумя следующими видами ближе других сусликов Нового Света к типичным видам подрода *Citellus* Палеарктики, как по признакам внешнего строения, так и черепа. Характерно, что приспособление к пустынным условиям не пошло у них в направлении формирования черепных признаков палеарктического подрода *Colobotis*, а приняло своеобразный характер, несколько сходный с таковым у центральноазиатского горно-степного *C. alaschanicus* (увеличенные слуховые барабаны, узкий rostrum и др.).

**Подвиды.** Кроме типичной формы, описано пять подвидов, различающихся окраской и пропорциями лицевого отдела черепа, однако установить общее направление их изменчивости по литературным данным не удалось. *C. idahoensis* Howell в соответствии со взглядами Холла и Кельсона (Hall and Kelson, 1959) также считается подвидом *C. townsendii*. Типичная форма занимает северную часть ареала; с ней граничит *C. t. caninus* Merriam (1898), большую его часть, кроме северо-восточной окраины, занимает *C. t. mollis* Kennicott (1863), а в пределах этой последней располагаются с севера на юг: *C. t. vigilis* Merriam (1913), *C. t. idahoensis* Merriam (1913) и *C. t. artemisiae* Merriam (1913).

7. *Citellus (Citellus) washingtoni* Howell (1938) — Вашингтонский крапчатый суслик.

**Характеристика.** Длина тела до 245 мм, хвоста до 65 мм. Общий характер окраски как у предыдущего вида, но на спинной поверхности по песчано-серому фону разбросаны 3—4 мм белые пятна; конечная треть хвоста с черноватым окаймлением. Череп как у *C. townsendii*, но относительно более узкий. Детали строения зубов не описаны.<sup>1</sup>

**Распространение.** Сухие степи бассейна левых притоков р. Колумбия на юго-востоке штата Вашингтон и на севере Орегона.

**История и систематическое положение.** Вид, близкий к предыдущему; интересно, что граница с ним, как и у некоторых других не резко различных видов рода *Citellus*, проходит по реке.

8. *Citellus (Citellus) brunneus* Howell (1928) — Айдахский крапчатый суслик.

**Характеристика.** Длина тела до 303 мм, хвоста до 81 м. Сходен с предыдущим видом, но несколько крупнее, более длинноухий и длиннохвостый; в окраске туловища развиты отчетливые красновато-коричневые

<sup>1</sup> Вид не представлен в коллекциях, изученных И. М. Громовым.

тона, хвост со значительной примесью черных волос, пятна мельче и слегка желтоватые. Череп относительно более широкий, в особенности лицевая часть и заглазничная область. Задний гребень на  $M^3$  отсутствует (заметен только до начала стирания).

**Распространение.** Ограничено небольшим участком сухих горных степей на западе центральной части штата Айдахо.

**История и систематическое положение.** Разрыв, разделяющий ареалы айдахского и вашингтонского крапчатых сусликов, соответствует их современной видовой самостоятельности. Сходная картина наблюдается в отношении обеих форм реликтового суслика, где, однако, полная географическая изоляция, по-видимому, еще не достигнута.

**Подвиды** не описаны.

### 9. *Citellus (Citellus) suslicus* Gldenstaedt (1770) — Крапчатый суслик (рис. 48—49).

**Характеристика.** Длина тела до 260 мм, хвоста до 57 мм (обычно 13—24% длины тела), окраска верха сравнительно яркая и пестрая: по основному коричневому или серовато-коричневому фону разбросаны довольно крупные, беловатые, ясно очерченные (по крайней мере в задней части тела) пятна. На шее, верхней поверхности головы, а также в области основания хвоста пятна сливаются в светлую рябь. У молодых зверьков они могут располагаться продольными рядами. Окраска боков серовато-охристая, брюшной поверхности охристо-ржавая; шея, голова снизу и передние поверхности передних лап белые. Голова сверху окрашена сходно со спиной и, как правило, не темнее ее. Под глазами и над ними темные пятна, в окраске которых хорошо развиты рыжеватые тона. Хвост с отчетливой светлой краевой каймой, более широкой в его конечной трети.

Кондилобазальная длина черепа — 37.8—40.1—44.2 мм; длина верхних коренных — 8.25—9.5—10.2 мм, нижних — 7.8—8.4—8.8 мм. Форма и пропорции осевого черепа типичны для подрода. Верхняя линия профиля несколько более выпукла, чем у других видов, за счет мозговой коробки, более вздутой в среднем отделе и закругленной в затылочном, а скуловые дуги несколько шире расставлены сзади, на уровне переднего края скулового отростка височной кости, резко суживаясь отсюда в направлении назад. Теменные гребни лишь в редких случаях сходятся в их заднем отделе в сагиттальный, образующийся не более чем на протяжении  $\frac{1}{4}$  длины мозговой коробки. Лобный отдел относительно узкий и длинный; надглазничные вырезки хорошо выражены, обычно в виде замкнутых отверстий. Зарезцовые углубления твердого неба едва намечены. Задняя вырезка нижней челюсти сравнительно глубокая (как у *C. dauricus* Pall.), но не столь глубока как у *C. pygmaeus* Pall. Подбородочное отверстие, как и у этого вида, расположено далее назад, чем у других. Сочленовный отросток относительно длинный (длиннее только у *C. xanthoprymnus* Benn.), узкий в основании (уже только у *C. dauricus*), и, как и у этого последнего, относительно узок под сочленовой головкой. Углубление на его наружной поверхности хорошо выражено; глубже всего оно под верхним краем отростка. Угловой отдел широкий в основании, загнута внутрь часть его хорошо развита. Венечный отросток сравнительно слабо изогнут в направлении назад, а основание его относительно уже, чем у других современных видов. Нижняя диастема средней длины, а резцовый отдел — средней высоты. Массетерная площадка в ее переднем отделе относительно высокая.

Коренные зубы более высококоронковые, чем у *C. citellus* L. и близких видов, но коронки ниже, чем у *C. pygmaeus*; соответственно заднекоренные, особенно  $M_1^1$ , заметно укорочены в передне-заднем направлении. Мезокон на  $M^1-M^2$  отсутствует. Площадки пара- и метастилей  $M^1-M^2$  хорошо обособлены от протокона и слабо суживаются по направлению к нему, отчего зубы имеют отчетливо прямоугольные очертания. Передние гребни  $P^4-M^1$  разделены в их средней части хорошо выраженным углублением, следы которого заметны и на среднестертых зубах. Промежуточный бугор заднего гребня верхних коренных (мета-

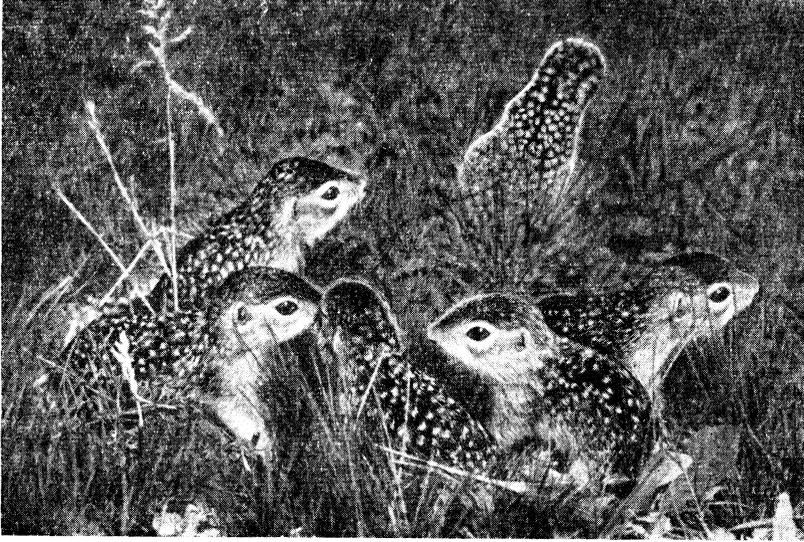


Рис. 48. Крапчатый суслик (*Citellus suslicus* Güld.).  
Фото В. А. Фоканова.

конуль) мельче, чем у других видов подрода, и слабее обособлен от протокона, чем от метакона.  $P^3$  сравнительно крупный; оба зубца его поперечного гребня, из которых наружный крупнее внутреннего, разделены неглубоко. Площадка заднего воротничка этого зуба сравнительно велика.  $P^4$  со сравнительно небольшой площадкой парастилиа и незначительным бугровидным увеличением его передне-наружного угла.  $M^3$  мало укорочен; его передняя ширина в среднем лишь немногим превышает длину. Задний гребень на этом зубе имеется, хотя иногда и неполный: с разрывом по середине или у внутреннего конца.

$P_4$  по очертаниям близок к квадрату. Задних корней обычно два. Приблизительно у 80% особей от одной до двух третей внутреннего корня в его верхнем отделе прирастает к наружному, а стенка разделяющая их гнезда в альвеоле зуба, на соответствующий отрезок не доходит до альвеолярного края челюсти. У 20% экземпляров величина срастания составляет заметно более двух третей, и тогда в задней части альвеолы зуба имеется лишь одно гнездо со ступенчатым внутренним строением и бисквитообразными очертаниями. Передние лопасти зуба примерно равновелики, их передняя поверхность сильно выпуклая; промежуточный бугорок между ними хорошо развит. Гипоконид в виде слабо обособленной складочки, и передняя ширина зуба в среднем на 3%

превышает заднюю.  $M_1$ — $M_2$  с узким, горизонтально расположенным гипоконидом и едва намеченным (заметен лишь на нестертых зубах) бугорком энтоконида. Краевые внутренние бугорки отсутствуют или едва намечены. Задний гребень между передними буграми имеется как на  $M_1$ , так и  $M_2$ , где он, однако, сниженный в его средней части, отчего площадка тригониды на ранних стадиях стирания сливается с углублением

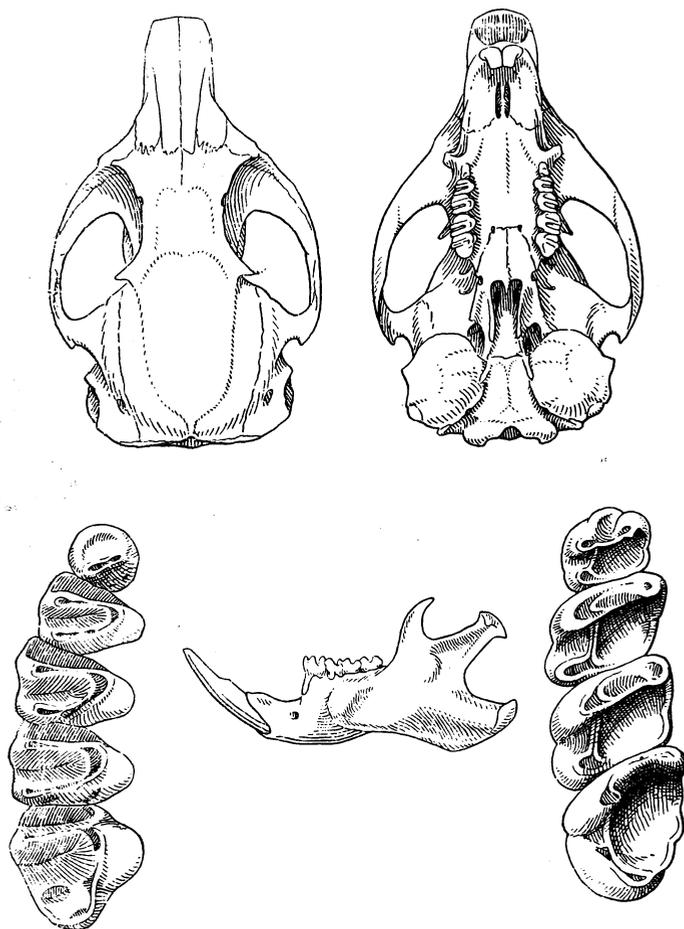


Рис. 49. Череп крапчатого суслика (*Citellus suslicus* Güld.),  $\times 1.4$ .

талонида.  $M_3$  как и у сусликов группы *pygmaeus*, относительно длинный, с крупным гипоконидом, расположенным под острым углом к продольной оси зуба, умеренно обособленным от его энтоконидного отдела, в том числе и по краю зуба.

**Распространение.** Степи (преимущественно ковыльные) и южное лесостепье Европейской равнины от восточных частей центральной Польши до Волги. Западная граница проходит по левобережью Дуная и Прута и через Станислав и западные районы Львовской обл. уходит в Польшу, где захватывает пограничные с СССР районы Люблинского воеводства в пределах, очерчиваемых линией, проходящей через Томашув, по левобережью р. Вепш до Красныстава, через Хелм и севернее Хрубешува

выходящей к государственной границе (Surdacki, 1958). Северная граница области сплошного распространения идет приблизительно через Ровно, Чернигов, Почеп (к югу от Брянска), Карачев, Каширу, Рязань, Арзамас (не переходя на левый берег Оки), Казань. Восточную границу составляет правобережье Волги, от Казани до Саратова. Южная граница от устья Дуная идет по берегу Черного моря до устья Днепра, по его правобережью до устья р. Ворсклы, по правому берегу этой реки до устья р. Коломак, следует ее правым берегом, левым берегом р. Сев. Донец до Луганска, захватывает пески в устье рр. Хопра и Медведицы, проходит южнее Урюпинска на Вязовку и выходит к Волге у Саратова. Кроме того, известны два изолированных местонахождения: к югу от Полесской низменности на крайнем юго-западе Волынской обл. УССР и на территории Белоруссии в районе Капыльской гряды и Новгородско-Слонимской возвышенности (на стыке Гродненской, Минской и Брестской областей).

**История и систематическое положение.** Достоверные ископаемые остатки неизвестны. Предковой формой следует считать мелких сусликов из группы *citelloides—severskensis* (стр. 219—232). Здесь следует специально подчеркнуть, что определение единичных ископаемых остатков, даже если они представлены целыми нижними челюстями, не может быть сделано с необходимой уверенностью. Как и современные виды подрода, ископаемые формы отличаются лишь совокупностью в различной степени заходящих признаков, которые на немногочисленном и поврежденном материале очень часто не могут быть выявлены надежно. Для современных представителей европейского и малого сусликов, с которыми соприкасается область распространения *C. suslicus* (на стыке с таковой этого последнего имеется и узкая «зона гибридизации»), наиболее четкие отличия от обоих видов дают средние величины индексов, характеризующих следующие особенности строения: узость мозговой коробки в ее заднем отделе; то же — лобного отдела в области отхождения надглазничных отростков; сочленовного отростка в его основании и под головкой, основания венечного отростка, а также укороченность  $M_1—M_2$  в передне-заднем направлении и отсутствие полного заднего гребня между передними буграми  $M_2$  (обычно имеется лишь его внутренняя ветвь). Кроме того, от европейского, а также малоазийского сусликов крапчатого отличают: 1) относительно длинный и узкий лобный отдел, слабо расширяющийся в направлении назад; 2) относительно длинное твердое небо, без резцовых углублений; 3) хорошо развитое углубление на наружной поверхности сочленовного отростка, наиболее глубокое под его верхним краем; 4) более высококоронковые коренные, со сжатым в передне-заднем направлении протоконом и укороченным  $M^1$ ; 5) наличие заднего гребня на  $M^3$  и постоянное отсутствие полного заднего гребня между передними буграми  $M_2$ ; 6) хорошо выраженное (в виде V-образной вырезки) понижение в средней части переднего гребня  $P^4—M^2$  и мелкий, сравнительно слабо обособленный промежуточный бугорок на заднем гребне этих зубов. На некоторые другие отличия в строении зубов мы указывали ранее (Громов, 1961а). Дополнительные отличия крапчатого суслика от малого (а также горного кавказского *C. musicus* Мён.), следующие: 1) осевой череп уже в скуловых дугах и в черепной коробке; 2) лобный отдел уже в области надглазничных отростков, равно как и сами основания их; 3) резцовый отдел нижней челюсти длиннее и ниже в его средней части; 4)  $M^3$  короче,  $P_4$  более вытянут в передне-заднем направлении. Ряд более мелких признаков указан нами ранее (Громов, 1961а).

**Географическая изменчивость и подвиды.** Размеры несколько уменьшаются к югу и, по-видимому, к востоку. Основной тон окраски верха к югу сереет, пятнистость делается мельче, менее отчетливой и в передней части спины может отсутствовать. У зверьков северных популяций очертания черепа в скуловых дугах более угловатые, чем у южных,  $P_4$  имеет менее редуцированный задне-внутренний корень и более обособленный гипоконид.

Описано пять подвидов, различающихся преимущественно по характеру окраски. В районе правобережного Саратовского Поволжья известны гибриды с *C. pygmaeus* (Денисов, 1961).

1. *C. s. suslicus* Gldenstaedt (1770) — окраска сравнительно светлая и тусклая, пятнистый рисунок неяркий, но отчетливый, пятна довольно крупные. Распространение: до Орловской и Тамбовской областей на севере, на юге — до Сев. Донца; Буго-Днепровское междуречье.

2. *C. s. guttatus* Pallas (1770) (= *averini* Migulin, 1924) — окраска темнее, чем у предыдущего, пятнистость ярче, а сами пятна мельче, чем у других форм. Распространение: северная часть ареала вида.

3. *C. s. volynensis* Reschetnik (1946) — наиболее крупная и светлоокрашенная форма с редкими, более крупными, чем у типичной формы, пятнами. Распространение: юго-восточная часть Волынской обл.

4. *C. s. ognevi* Reschetnik (1946) — несколько светлее и тусклее типичной формы: пятнистость мелкая и расплывчатая, особенно в передней части туловища. Распространение: междуречье Днестра и Прута.

5. *C. s. boristhenicus* Pusanov (1958) — близка к предыдущей форме по окраске. Отличается от нее относительно более коротким хвостом, а также относительно более длинной диастемой и широкой межглазничной областью. Распространение: междуречье Днестра и Буга.

Подвидовая принадлежность польских крапчатых сусликов не выяснена.

**Местообитания и численность.** К числу постоянных местообитаний относятся различные биотопы целинной степи, в том числе и участки, используемые под пастбища и выгоны. Наиболее обычные временные местообитания — это полевые дороги и их обочины, а также окраины полей, где близость посевов зерновых культур и многолетних трав и обильная дикая растительность создают особо благоприятные условия для существования. На самих посевах суслики также постоянно не живут, хотя и роют временные норы в их краевой зоне. Особенно любят селиться на черноземных почвах с глинистой или суглинистой подпочвой. Влажных почв, как и другие виды, избегают, отчего редко поселяются в низинах, предпочитая возвышенные участки (Мигулин, 1927; Огнев, 1947; Петровский, 1961).

В Белоруссии, где суслики обитают у северо-западного предела области своего распространения, они заселяют и облесенные участки: залежи на песчаных почвах с низкой травянистой растительностью на начальных стадиях их зарастания сосновым лесом, на которых зверьки роют зимовочные норы, поросшие можжевельником выгоны по краям молодых сосняков или открытые участки с богатой кустарниковой и травянистой растительностью. Наибольшие плотности отмечаются на бросовых землях, выгонах и по обочинам дорог: число нор составляет в среднем 108 на 1 га; в целом же для Белоруссии характерна низкая численность вида (Пятроускі, 1958).

**Норы.** Строение нор сходно с таковым у малого суслика (стр. 269). В. И. Тихвинский и Е. Ф. Соснина (1939), помимо постоянных нор, имеющих гнездовую камеру и используемых под зимовку и выведение

потомства, различают два типа временных. Временно-камерные, имеющие камеру, но без гнезда, пригодные для индивидуальной жизни в течение непродолжительного времени, и защитные, не имеющие гнезда и камеры, служащие лишь для защиты от непосредственной опасности. Длина наклонных ходов постоянных и временно-камерных нор составляет от 55 до 295 см, размеры гнездовой камеры —  $17 \times 18 \times 20$  см, глубина ее залегания — 35—128 см. Гнездо состоит из сухой измельченной травы.

**Питание.** Зеленые части растений являются одним из основных кормов на протяжении всего периода активности, что весьма убедительно подтверждается многочисленными вскрытиями желудков (Петровский, 1960, 1961). Существует, однако, и другая точка зрения (Быковский, 1951), в соответствии с которой крапчатый суслик считается семеноядом, а зеленые корма в его пищевом рационе рассматриваются лишь как источник влаги и витаминов. По мнению упомянутого автора, такой взгляд подтверждается данными опытов, в которых содержание сусликов с удаленной слепой кишкой на одном зеленом корме приводило к их гибели, в то время как на зерновом рационе оперированные зверьки прибавляли в весе. Однако подобные опыты скорее могут решить вопрос о значении слепой кишки в переваривании различной пищи, чем характеризовать особенности питания сусликов в природных условиях.

Сезонная смена кормов хорошо выражена. В ранневесенний период, кроме вегетативных частей растений, суслики поедают главным образом их подземные части; летом — семена и цветы, осенью — семена. Зерновками злаков питаются не только в период колошения и созревания семян, но и весной, во время сева, вырывая высеянные зерна. Животный корм, в основном насекомые, является, по-видимому, случайным и встречается в желудках на протяжении всего активного периода. У разных полов наблюдаются некоторые отличия в питании. Так, в желудках самок зеленые части растений встречаются чаще, чем у самцов, а количество съеденной ими пищи — больше.

Инстинкт запасаения выражен слабо. Известны случаи нахождения в норах запасов, состоящих из семян лютика, фиалки, василька и осоки весом около 200 г (Петровский, 1961) и зерен хлебных злаков весом до 700 г (Тихвинский и Соснина, 1939). Предполагается, что суслики питаются ими в период между прекращением выхода на поверхность и началом спячки.

**Размножение.** Период спаривания начинается дней через десять после пробуждения и продолжается около двух недель. Беременность длится 24—27 дней. Количество эмбрионов — от 2 до 12. Для юго-восточной части ареала, по данным Н. М. Семенова (1930), — 5—8, чаще всего 7. Среднее число детенышей в помете 7.4; период лактации длится 30 дней (Тихвинский и Соснина, 1939).

По данным Ю. Г. Петровского (1960, 1961) число самок, участвующих в размножении, заметно меняется по годам в зависимости от температуры воздуха, количества осадков и их распределения по месяцам.

Детеныши рождаются во второй половине мая, выход их на поверхность начинается в первой половине июня, а уже через несколько дней после выхода начинается и расселение молодняка, продолжающееся 8—10 дней. Соотношение полов в популяции в целом — 1:1; однако среди прибылых зверьков обычно преобладают самки.

**Образ жизни.** Сроки пробуждения сильно зависят от температурных условий весны. В Белоруссии суслики просыпаются в конце марта — начале апреля. В Чувашии несколько позднее, обычно с середины ап-

реля. Зверьки чутко реагируют на состояние погоды: незначительное похолодание и ветреные дни задерживают выход из нор, а в дождливую погоду они не появляются вовсе (Сержанин, 1961). Из нор выходят очень истощенными; так, если перед спячкой средний вес суслика 316 г, то весной он равен 175 г, т. е. ежесуточная потеря в весе во время спячки составляет 0.78 г. При этом самцы теряют больше, чем самки.

Залегание в спячку взрослых самцов и самок происходит одновременно. В связи с выкармливанием потомства, накопление жира у самок запаздывает по сравнению с таковым у самцов; компенсация происходит за счет повышенной активности самок в осенний период. Кроме того, самкам, по-видимому, вообще требуется меньше жировых веществ, чем самцам, о чем свидетельствует их меньший вес перед залеганием в спячку. В Белоруссии спячка приходится на начало октября, т. е. начинается позже, чем в Чувашии или на Украине, что, возможно, связано с отсутствием здесь летнего выгорания растительности. В сентябре в Белоруссии взрослые суслики еще не спят, но из нор уже не выходят. Кроме понижения температуры воздуха, являющейся непосредственной причиной залегания, большое значение имеют степень высыхания растительности, длина светового дня и др. (Петровский, 1960, 1961).

В Чувашии у этого вида наблюдается летняя спячка, непосредственными причинами которой являются высокая температура и резкое падение относительной влажности воздуха (Тихвинский и Соснина, 1939).

Суточный ритм активности крапчатого суслика экспериментально изучался Ю. Г. Петровским (1959). Было установлено, что он имеет слабо выраженный двухфазный характер. Первый максимум приходится на 12, второй на 14 час. Начало выхода из нор приурочено к 8—9 час., после высыхания росы, и растягивается до полудня, когда на поверхности находится более 90% сусликов. Спад активности начинается с 17 час., продолжается она до 21 часа; ночью зверьки не выходят. Таким образом, средняя продолжительность активности одной особи равна в среднем 297 мин. в сутки (85—463 мин.) и зависит в основном от потребности грызунов в корме. По данным Н. И. Калабухова (1939) в летне-осенний период для самцов, накапливающих жир быстрее, чем самки, характерен монофазный суточный ритм, тогда как для истощенных кормлением самок — двухфазный. Наблюдаются и другие сезонные и возрастные особенности активности. Так, молодые зверьки активней взрослых; активность последних составляют лишь 79% активности первых; весной особенно в период гона активность зверьков выше, чем в последующие периоды (Калабухов, 1939; Петровский, 1961).

**Враги, паразиты, эпидемиологическое значение.** Из птиц основными врагами являются канюк, полевой лунь и пустельга, из млекопитающих — хорек и лисица.

Специальных исследований по паразитофауне нам неизвестно.

Является природным носителем возбудителя туляремии. Роль в эпидемиологии бруцеллеза неясна.

**Хозяйственное значение.** В связи с обитанием в зоне интенсивного земледелия вред, приносимый этим видом, может быть весьма ощутительным. Так, по данным Б. С. Виноградова (1914), в бывшей Харьковской губернии крапчатым сусликом повреждалось до половины урожая зерновых. В настоящее время численность вида резко снизилась в связи с интенсивной распашкой и ежегодно проводимыми истребительными работами (Гассовский, 1952).

Шкурки используются в качестве второстепенной пушнины.

10. *Citellus (Citellus) citelloides* Kormos (1916) (foss.) — Венгерский позднплейстоценовый суслик (рис. 50, табл. 5, 6).

Суслик, близкий к *C. suslicus*, известный главным образом на основании многочисленных остатков из позднплейстоценовых пещерных местонахождений венгерского Прикарпатья.

**Тип.** Автором описания не выделен; предлагается считать таковым левую нижнечелюстную ветвь полувзрослого зверька (в конце первого года жизни) без резца и венечного отростка, с поврежденным угловым и резцовым отделами, № 50993 в колл. ЗИН АН СССР, пещера Пилисчанто (Pilisszanto) (северо-западная Венгрия, Т. Кормош, 1915 г.). Паратипы: более 140 фрагментов нижнечелюстных ветвей и осевого черепа отсюда же в колл. Венгерского геологического института, а также 4 нижнечелюстные ветви и верхнечелюстная кость в колл. ЗИН АН СССР (дар Геологического института в Будапеште).

**Размеры.** Тип: альвеолярная длина зубного ряда — 9.35 мм, длина диастемы — 5.9 мм, наименьшее расстояние между подбородочным отверстием и задней вырезкой челюсти 17.35 мм. Паратипы: соответственно 8.65—9.2—9.6 мм ( $n = 34$ ), 5.3—6.0—6.55 мм ( $n = 27$ ), 16.9—17.7—18.75 мм ( $n = 18$ ).

**Тафономические данные.** Кости имеют механическую сохранность, характерную для остатков, происходящих из погадок крупных сов (филина или белой совы), о чем свидетельствует также видовой состав и соотношение сопутствующих видов микротериофауны. Цвет костного вещества близкий к натуральному или светлый, серовато-коричневый. Дентин и эмаль зубов не окрашены.

**Возраст и местонахождение.** Поздний плейстоцен—ранний голоцен: начиная со времени максимума последнего похолодания (Бюрм III западноевропейской геохронологической схемы) до Аллередской климатической фазы. Материал, послуживший Т. Кормошу (Kormos u. Lambrecht, 1916) для описания, происходит из лёссовидных и лёссовых отложений пещеры Пилисчанто на горе Пилис в северной части хребта Вэконьский лес (северо-западная Венгрия). Все три горизонта почти трехметровой толщи ее отложений содержат остатки сусликов. Однако ни упомянутым автором, ни нами они не исследовались послойно, и соответствующая точная их документация, по-видимому, утрачена. Из данных описания следует, что более 65% остатков происходит из «верхнего дилювиального слоя». По современным представлениям (Wertes, 1956), этот слой откладывался несколько позднее нижних, в промежуток времени между фазами верхний Дриас и Аллеред.

**Характеристика.** Осевого череп полностью неизвестен: мозговой отдел и скуловые дуги отсутствуют у всех исследованных остатков. Длина верхних коренных — 9.85—10.1—10.8 мм ( $n = 17$ ), длина диастемы — 10.4—10.8—11.25 мм ( $n = 7$ ), длина твердого нёба — 21.5—22.3—22.8 мм ( $n = 6$ ). Носовой отдел в среднем относительно короче и уже, чем у крапчатого и европейского сусликов. Передне-верхние края межчелюстных костей расходятся в стороны несколько сильнее, чем у большинства видов подрода, хотя и не столь сильно, как у крапчатого суслика. Концевое издутье носовых костей слабо выражено, а поперечная выпуклость черепа в области их задних концов значительно слабее, чем у *C. citellus* (приблизительно как у *C. suslicus*). Резцовые отверстия относительно широкие (среди видов подрода *Citellus* они шире других у *C. citellus*). Строение углубления вдоль верхнего края боковой поверхности rostrum как у *C. suslicus* — сзади, вдоль верхней части шва между верхне- и

Т а б л и ц а 5

Промеры и индексы нижней челюсти ископаемых сусликов подрода *Citellus*

Промеры и индексы	<i>C. (C.) citelloides</i> Kottmcs Дзержова Скала, Венгрия, предвюрм III	<i>C. (C.) citelloides</i> Kottmcs Селимова пещера Венгрия, вюрм III	<i>C. (C.) citelloides</i> Kottmos Пещера Янковиц, Венгрия, поствюрм
Альвеолярная длина зубного ряда (абс.) . . . . .	n 24 8.45—9.3—10.15	n 45 8.65—9.0—10.0	n 65 8.5—9.3—10.1
Индексы			
Отношение задней коронарной ширины Р <sub>4</sub> к его длине . . . . .	9 100.0—115.2—131.2	26 90.0—114.1—134.2	39 95.4—115.2—139.3
Отношение передней коронарной ширины Р <sub>4</sub> к задней . . . . .	9 91.1—98.0—105.0	26 91.1—97.5—107.1	39 88.5—98.9—107.5
Отношение наружной альвеолярной длины М <sub>3</sub> к его ширине . . . . .	24 24.2—27.0—31.7	45 22.4—26.7—30.2	50 23.9—27.3—32.7
Длина диастемы . . . . .	20 55.4—67.2—76.4	45 55.4—64.1—78.8	39 58.8—67.8—77.4
Высота резацового отдела на уровне подбородочного отверстия . . . . .	20 37.5—42.0—47.7	44 35.8—41.0—47.4	35 39.6—43.1—48.8
Наименьшее расстояние между подбородочным отверстием и краем задней вырезки челюсти. . . . .	14 182.7—197.0—207.7	30 174.4—193.3—211.5	39 174.2—198.4—217.1
То же до края массивной площадки . . . . .	24 37.6—45.0—52.6	42 38.0—46.3—54.3	10 40.5—41.8—52.2
Длина сочленовного отростка . . . . .	9 53.7—67.7—73.3	23 62.9—71.5—78.5	33 59.6—69.0—78.5
Ширина его основания . . . . .	9 43.0—52.2—59.8	17 47.2—52.1—59.4	26 44.4—51.3—61.1
Ширина его же под сочленовой головкой (наименьшая) . . . . .	12 18.5—21.3—24.4	28 18.1—21.3—24.0	42 17.1—21.4—25.6
Ширина основания венечного отростка . . . . .	4 21.5, 28.9, 29.7, 30.6	16 25.0—29.8—37.9	27 24.3—30.5—37.5
Ширина основания углового отдела . . . . .	11 71.5—84.2—91.5	24 70.4—79.5—91.1	33 71.7—82.2—91.7

Т а б л и ц а 5 (продолжение)

Промеры и индексы	C. (C) stiletoides Kormos Пещера Пилисчанто, Венгрия, постформ III	C. (C.) severkensis I. Grom. sp. п.ч. Новгород-Северский (под лёссами), предформ I	C. (C.) conf. severkensis I. Grom. Пляжи р. Днепр на участке Запорожье—Каховка, конец позднего плейстоцена
Альвеолярная длина зубного ряда (абс.) . . .	п 34	п 16	п 22
Индексы			
Отношение задней коронарной ширины R <sub>4</sub> к его длине . . . . .	8.65--9.2--9.6	8.1--8.7--9.7	8.0--8.5--8.85
Отношение передней коронарной ширины R <sub>4</sub> к задней . . . . .	100.0--116.8--132.4	111.7--125.4--140.0	108.5--125.5--143.3
Отношение наружной альвеолярной длины M <sub>3</sub> к его ширине . . . . .	88.9--98.5--107.5	80.8--88.4--98.2	90.2--100.4--110.8
Длина диастаны . . . . .	27.5--27.2--31.6	23.8--27.1--30.2	25.0--28.7--33.8
Высота резцового отдела на уровне подбородочного отверстия . . . . .	56.6--65.4--72.9	60.0--66.1--74.1	61.2--64.9--74.8
Наименьшее расстояние между подбородочным отверстием и краем задней вырезки челюсти . . . . .	36.5--41.3--46.2	34.4--42.2--53.1	31.7--45.2--53.2
То же до края массивной площадки . . . . .	180.7--194.1--207.1	175.6, 201.1, 203.6, 258.8	182.8--193.3--207.5
Длина сочленовного отростка . . . . .	37.4--45.5--52.0	37.7--40.9--48.2	30.8--37.2--46.0
Ширина его основания . . . . .	64.2--72.3--80.6	77.8, 78.3	70.0--75.1--84.3
Ширина его же под сочленовой головкой (наименьшая) . . . . .	41.1--51.7--61.2	54.1, 54.1, 54.2, 57.4	45.2--52.8--64.4
Ширина основания венечного отростка . . . . .	16.3--20.9--23.9	21.5, 26.4, 26.5	18.7--23.3--26.7
Ширина основания углового отдела . . . . .	25.2--29.0--35.9	33.5--35.9--38.8	25.9--31.7--37.5
Ширина основания . . . . .	72.4--80.7--87.7	80.0, 82.1, 83.7, 86.1	77.1--85.8--98.7

межчелюстной костями оно ограничено небольшим гребешком, сливающимся с краем скуловой дуги. Впереди от него это углубление сплошное или лишь слабо разграничено возвышением в его средней части на переднюю и заднюю ямки. Лобный отдел короче, чем у современных видов подрода, и как и у *C. suslicus* относительно узкий между надглазничными вырезками. Эти последние хорошо выражены, у вполне взрослых зверьков замыкаются в отверстия. Надглазничные отростки сравнительно мощные (как у *C. xanthoprymnus*), слабо опущенные книзу. Разница между длиной диастемы и зубного ряда невелика (как у *C. suslicus*). Небольшие резцовые углубления твердого неба чаще всего имеются. Нижняя челюсть: полная длина — 26.15—28.2—29.55 мм ( $n = 26$ ), длина коренных — 8.45—9.2—10.1 мм ( $n = 168$ ), длина диастемы — 5.1—6.05—6.7 мм ( $n = 84$ ). Задняя вырезка челюсти сравнительно неглубокая (как у *C. pygmaeus* и *C. musicus*). Подбородочное отверстие как у *C. suslicus*, сравнительно слабо сдвинуто вперед. Сочленовный отросток укороченный (как у *C. dauricus*), шире в основании и уже под сочленовой головкой, чем у других видов подрода. Углубление на его наружной поверхности хорошо выражено и под верхним краем отростка не всегда и лишь незначительно глубже, чем посередине. Основание углового отдела и венечного отростка уже, чем у других видов подрода, за исключением *C. dauricus*; загнутая внутрь часть первого из них хорошо развита. По относительной длине диастемы сходен с *C. citellus*; высота резцового отдела меньше, чем у других видов подрода. Массетерная площадка относительно высокая в переднем отделе, очертания ее здесь закругленно-прямоугольные.

Коренные зубы умеренно высококоронковые; заднекоренные, в особенности  $M_1^1$ , как у *C. suslicus*, укорочены в переднезаднем направлении. Площадки пара- и метастилия хорошо обособлены от протокона, несколько суживаются по направлению к нему (сильнее, чем у *C. citellus*, но несколько слабее, чем у *C. suslicus*); соответственно и очертания коронки имеют промежуточный характер между прямоугольными у *C. suslicus* и треугольными у *C. citellus*. Мезокон на  $M^1—M^2$  часто имеется. Углубление на передних гребнях  $P^4—M^1$  выражено сравнительно слабо (как у *C. citellus*). Промежуточный бугорок заднего гребня, как и у европейского суслика, маленький, округлый, сравнительно хорошо обособленный, слабее от протокона, чем от метакона. Иногда вместо одного имеется два маленьких промежуточных бугорка (рис. 50). Относительная ширина альвеолы  $P^3$  больше, чем у *C. suslicus* (как у *C. citellus*); у двух сохранившихся зубов зубцы поперечного гребня стерты, площадка заднего воротничка велика.  $P^4$  со сравнительно крупной, вытянутой в поперечном направлении и постепенно суживающейся внутрь площадкой парастилия; бугровидное разрастание ее передне-наружного угла значительное.  $M^3$  по степени укороченности ближе к этому зубу европейского суслика, чем крапчатого. Задний гребень на нем имеется, хотя иногда и не доходит до протокона.  $P_4$  чаще всего имеет очертания несколько вытянутого поперек зубного ряда прямоугольника, задняя ширина которого в среднем на 15% превышает длину зуба ( $n = 94$ ) (сходство с сусликами группы *pygmaeus* и с *C. dauricus*). Развитый в той или иной степени задне-внутренний корень и соответствующее ему самостоятельное гнездо в альвеоле зуба имеются у 25—45% особей; в его верхнем отделе этот корень сращен с задне-наружным на протяжении  $1/3—1/2$  длины последнего (оба соотношения заметно отличаются у популяций из различных местонахождений). Передние лопасти  $P_4$  примерно равновелики, с выпуклой передней поверхностью или наружная несколько крупнее внутренней и бо-

лее уплощена спереди. Промежуточный бугорок между ними хорошо развит. Гипоконид крупнее, чем у современных видов подрода, и передняя ширина зуба в среднем на 1.5% меньше задней ( $n = 94$ ).  $M_1-M_2$  со сравнительно широким, горизонтально расположенным гипоконидом; энтоконидный бугорок и на нестертых зубах слабо заметен (как у *C. suslicus*). Краевые внутренние бугорки отсутствуют или в виде маленьких

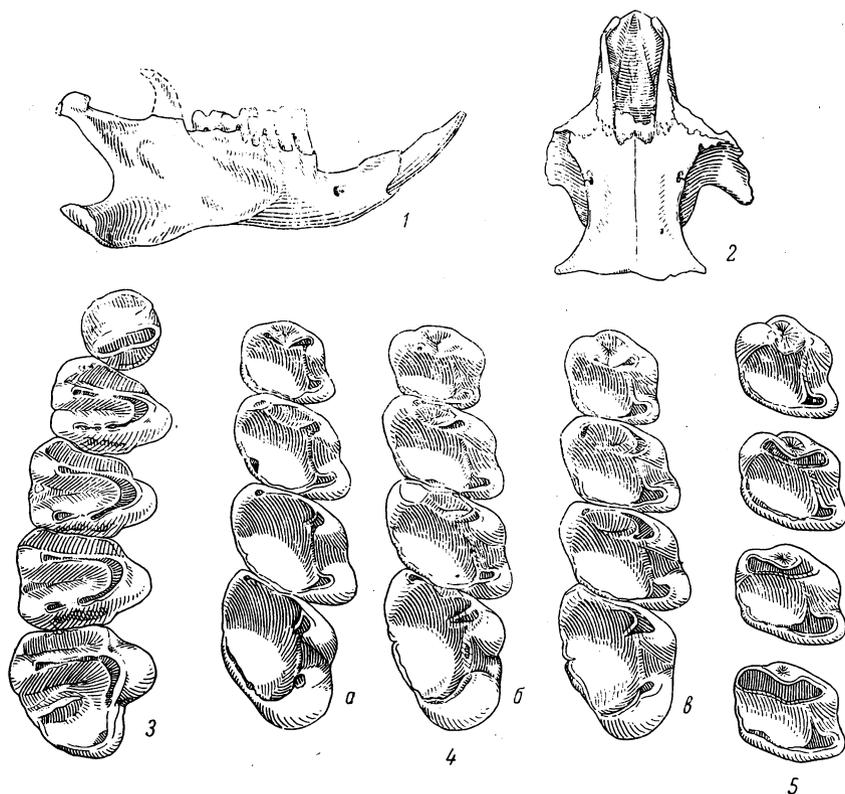


Рис. 50. Череп венгерского позднплейстоценового суслика (*Citellus citellus* Korm.), поздний плейстоцен Венгрии (пещера Янкович), колл. Геол. инст. в Будапеште.

1 — правая нижнечелюстная ветвь (частично восстановлена),  $\times 1.7$ ; 2 — передний отдел осевого черепа,  $\times 1.7$ ; 3 — правый ряд верхних коренных; 4 — вариации в строении нижних коренных: а — до 45% всех остатков, б — до 5%, в — до 50%; 5 — стадии стирания  $P_1$ .

зубчиков. Задний гребень между передними буграми имеется как на  $M_1$ , так и (не менее чем у половины экземпляров) на  $M_2$ , где, однако, как и у европейского суслика снижен в его средней части и у многих особей быстро исчезает при стирании.  $M_3$  как и у *C. citellus* относительно короткий, с небольшим, слабо повернутым вперед гипоконидом; на жевательной поверхности он хорошо обособлен углублением от энтоконидного отдела, но слабо отделен от него по краю зуба.

**Систематические замечания.** Т. Кормош (Kormos u. Lambrecht, 1916) имел при описании хороший сравнительный материал по современному и субфоссильному (раннеисторическому) *C. citellus* и лишь один череп *C. suslicus*. Кроме того, он пользовался данными Г. Миллера (Miller, 1912), который исследовал также только один экземпляр последнего

кида. Поэтому Т. Кормош справедливо оставил открытым вопрос о родственных отношениях между *C. citelloides* и *C. suslicus*, решение которого представляется, однако, весьма существенным для восстановления истории западнопалеарктических представителей подрода *Citellus*. В то же время Т. Кормош указал на определенные черты сходства между *C. citelloides* и крапчатым сусликом, в частности, в отношении строения корней  $P_4$ , признака, которому он придавал особенно важное значение.

Благодаря любезности дирекции Национального естественного-исторического музея и Института геологии Венгрии и при благожелательном содействии венгерских коллег, д-ра М. Кретцоя и Д. Яношши, имелась возможность переисследовать весь основной материал по *C. citelloides* из этих хранилищ (до 250 фрагментов черепа из пяти местонахождений) и прийти к следующим выводам.

1. Характер совокупности исследованных признаков *C. citelloides*, отличающих этот вид от близких форм, равно как и степень наблюдающихся различий, соответствуют таковым у современных видов подрода и должны быть признаны достаточными для того, чтобы считать венгерского позднеплейстоценового суслика за самостоятельный вид. Такой совокупностью признаков являются: относительно короткий и узкий носовой отдел, укороченный лобный, короткий и широкий в основании и узкий под сочленовной головкой сочленовный отросток нижней челюсти, узкие в их основании угловой отдел и венечный отросток, тонкий резцовый отдел нижней челюсти, крупный гипоконид  $P_4$  и в связи с этим значительная относительная задняя ширина этого зуба.

2. По ряду других особенностей строения, в том числе и зубов, *C. citelloides* ближе к современному крапчатому суслику, чем к европейскому. Таковы, например, относительно узкий лоб между надглазничными отверстиями, сплошное или лишь слабо разделенное на переднюю и заднюю ямки углубление вдоль верхнего края боковой поверхности rostrum, наличие заднего гребня на  $M^3$  и заднего гребня между передними буграми  $M_2$ . В то же время значительное число других признаков носит промежуточный характер между обоими упомянутыми современными видами, а общими с *C. citellus* являются лишь немногие (сравнительно глубокие зарезцовые углубления твердого нёба и длинная нижняя диастема — оба признака сильно изменчивы) — характер углубления на передних гребнях  $P^4-M^1$ , размеры промежуточного бугорка на заднем гребне верхних коренных, укороченные  $M^3$  и указанные выше особенности строения жевательной поверхности нижнего из этих зубов.

Возможно, что к *C. citelloides* относится находка, сделанная в советских Карпатах К. А. Татариновым и на Тернопольщине И. Г. Пидоличко (1956); однако материал требует специального исследования.

Остатки сусликов из голоценовых отложений Самарской Луки, наиболее древние из которых были отнесены (Громов, 1957г) к *C. conf. citelloides* в соответствии с более поздними представлениями (Громов, 1961а), правильнее относить к *C. pygmaeus* в качестве вымершего подвида (стр. 266).

Позднеплейстоценовые мелкие суслики из Аджи-Коба в предгорном Крыму представлены слишком малым числом остатков, чтобы можно было с необходимой уверенностью высказаться о их систематической принадлежности. Близость их к одновозрастной нижнеднепровской форме *C. severskensis* sp. nov., известной по остаткам с пляжей (стр. 230), вероятнее, чем к *C. citelloides*, что предполагалось ранее (Громов, 1961а).

Можно считать вероятным, что *C. citelloides* происходит от какого-то мелкого, недостаточно известного среднеплейстоценового вида, явивше-

гося прямым потомком сусликов из позднеплиоценовой группы *primigenius-nogaici*. Наиболее близок к венгерскому виду — *C. severskensis* sp. nov., населявший в период последнего похолодания центральные районы Русской равнины.

**Распространение.** Предгорные и низкогорные районы Карпат от западной Словакии (пещера Дзерава Скала, или Палфи) и Венгрии, по видимому, до советских Карпат включительно. Наиболее многочисленны находки в южных предгорьях центральных Карпат: пещеры Янкович, Селимова и Реметхедь. Время существования — поздний плейстоцен (период вюрмского похолодания) — ранний голоцен.

**Изменчивость и подвиды.** Насколько можно было это установить для более многочисленных остатков нижней челюсти, *C. citelloides* венгерского Прикарпатья довольно стойко сохраняет общую совокупность характеризующих его признаков во времени.

Если на основании литературных данных (Mottl, 1941; Wertes, 1956; Kretzoi, 1956) и характера морфометрических показателей расположить упомянутые местонахождения в порядке убывания их геологического возраста в пределах Вюрм III—Аллеред, т. е. на протяжении 1.5—2 тыс. лет (Дзерава Скала, Янкович, Пилисчанто, Селимова пещера — слой В<sub>1</sub>), то может быть уловлена лишь незначительная тенденция в изменении средних величин некоторых промеров и индексов, указывающая на: уменьшение размеров; укорочение диастемы; некоторое утончение резцового отдела; углубление задней вырезки челюсти и, соответственно, удлинение сочленовного отростка; сдвиг вперед подбородочного отверстия; сужение углового отдела; редукцию задне-внутреннего корня, идущую в двух направлениях — укорочения его свободного отдела и удлинения области срастания с задне-внутренним; уменьшение гипоконида этого зуба. Из этих признаков только уменьшение размеров, увеличение длины сочленовного отростка и изменение в строении Р<sub>4</sub> можно рассматривать, как происходящие в направлении обоих современных видов, как *C. citellus*, так и *C. suslicus*. В остальном же этих более поздних представителей следует рассматривать как еще более близких к *C. suslicus*.

**Палеоэкологические данные.** Остатки *C. citelloides* найдены вместе с видами грызунов, слагающими характерную западноевропейскую «смешанную фауну» времени позднего плейстоцена в период наибольшего похолодания, с преобладанием узкочерепной полевки (*Microtus gregalis* Pall.), копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus* Pall.) и пищухи, близкой к степной (*Ochotona* conf. *pusilla* Pall.), но в то же время с примесью таких видов, как рыжая лесная полевка (*Clethrionomys* conf. *glareolus* Pall.) и крот (*Talpa europaea* L.), отсутствующих в составе одновозрастных «фаун» Европейской равнины. Из крупных видов млекопитающих — больше всего остатков северного оленя, добывавшегося мадленскими охотниками, периодически селившимися в прикарпатских пещерах. Все эти палеофаунистические данные указывают на то, что *C. citelloides* жил в своеобразных условиях холодной предгорной лесостепи, однако менее континентальной, чем та, которую населял близкий к нему вид *C. severskensis* sp. nov. на западе европейской России.

11. *Citellus (Citellus) severskensis* I. Gromov sp. nov. (foss.) — Среднерусский позднеплейстоценовый суслик (рис. 51, табл. 6).

**Диагноз.** Суслик близкий к *C. citelloides*, от которого отличается меньшими размерами, относительно более длинным лбом и более сильно развитым гипоконидом Р<sub>4</sub>, вследствие чего задняя ширина зуба в среднем

Т а б л и ц а 6

Промеры и индексы осевого черепа некоторых современных и ископаемых сусликов подрода *Citellus*

Промеры и индексы	<i>C. (C.) citellus</i> L.		<i>C. (C.) suslicus</i> Güld.		<i>C. (C.) citelloides</i> Korm. (foss.) Венгрия, поздний плейстоцен		<i>C. (C.) seterskensis</i> I. Grom. sp. n. (foss.) Новгород-Северский, поздний плейстоцен	
	п		п		п		п	
Альвеолярная длина зубного ряда (абс.) . . . . .	10	8.7—9.4—10.05	10	8.25—9.1—9.75	17	9.85—10.1—10.8	7	9.15—9.4—9.75
Индексы								
Отношение альвеолярной ширины Р <sup>3</sup> к длине зубного ряда . . . . .	10	12.3—14.8—16.2	10	11.8—13.1—15.2	16	12.8—14.8—17.3	6	12.0—14.0—16.0
Отношение коронарной длины Р <sup>4</sup> к его ширине . . . . .	10	76.9—82.8—100.0	10	73.9—80.3—90.0	17	74.5—80.0—86.9	6	77.8—79.7—84.0
Отношение альвеолярной длины М <sup>1</sup> к его ширине . . . . .	10	53.0—58.7—65.4	10	45.0—54.2—61.5	17	50.0—53.6—59.3	6	50.9—54.1—61.3
То же для М <sup>2</sup> . . . . .	10	52.3—60.5—73.2	10	52.0—55.0—64.5	17	48.4—54.6—64.5	6	51.6—54.7—61.1
Отношение наружной альвеолярной длины М <sup>3</sup> к длине зубного ряда . . . . .	10	25.9—27.4—28.4	10	27.6—28.9—30.0	17	23.7—28.2—34.5	6	25.9—28.1—30.2
Длина диастемы . . . . .	10	103.3—111.2—117.2	10	103.0—109.5—115.3	7	104.4—109.3—112.5	1	113.1
Косая длина лицевой части черепа	10	150.0—159.2—170.0	10	141.4—157.4—174.4	7	140.0—149.7—158.0	1	137.3
Длина лба . . . . .	10	135.7—140.3—157.7	10	127.6—139.4—159.7	5	122.7—129.3—133.6	1	153.8
Ширина лба между надглазничными вырезками . . . . .	10	79.0—87.1—94.4	10	73.1—81.3—91.7	6	74.5—77.0—81.7	1	85.7
Ширина роstrума на уровне сере- дины резцовых отверстий снизу	10	82.0—89.8—96.7	10	76.8—86.5—95.1	6	80.8—84.7—93.5	1	94.3

на 25% превышает его длину и более чем на 10% — переднюю ширину ( $n = 10$ ).

**Тип.** Фрагмент осевого черепа взрослого зверька без затылочного отдела и скуловых дуг, носовых костей, обеих  $P^3$  и левого  $M^2$ , с поврежденным лобным отделом; № 4764, колл. Института зоологии АН УССР, г. Новгород-Северский, Черниговской обл. УССР, И. Г. Пидопличко, 1938 г. (рис. 51). Паратипы: 27 фрагментов черепа и более полутора десятков костей конечностей в коллекции того же института и 13 фрагментов черепа и шесть костей конечностей в колл. ЗИН АН СССР, отсюда же.

**Размеры.** Тип: от gnathion до середины линии, соединяющей задние края надглазничных отростков — 27.2 мм, длина твердого нёба — 23.2 мм, длина зубного ряда — 9.7 мм, длина диастемы — 10.5 мм. Паратипы: длина верхних коренных — 9.15—9.4—9.75 мм ( $n = 7$ ), нижних коренных — 8.1—8.7—9.7 мм ( $n = 16$ ), длина нижней диастемы — 5.4—5.85—6.25 мм ( $n = 9$ ), наружная высота нижнечелюстной ветви на уровне заднего края альвеолы  $P_4$  — 5.5—5.8—6.25 мм ( $n = 13$ ).

**Тафономические данные.** Большая часть остатков происходит из разрушенных погадок крупных сов (филин, белая сова), гнездившихся и укрывавшихся среди выходов бучакского песчаника и крупных валунов, образовывавших скопления на высоком берегу Десны. Механическая сохранность костей характерна для остатков из погадок; часть их испытала, по-видимому, незначительное местное переотложение во время замыыва в моренный суглинок и перекрывания лёссами, часть же сохранилась в виде скоплений, характерных для слабо деформированных погадок. Костное вещество, эмаль и дентин не окрашены или слабо серовато-коричневые. Остатки, захоронявшиеся в лёссе, принадлежат в основном зверькам, погибшим в норах («кротовинах»); нередко совместные находки скелетов одного-двух зверьков. Косточки окрашены в темный, коричневатый-серый цвет; эмаль темноокрашенная на резцах, реже на коренных; наблюдаются поверхностные «изъязвления» костного вещества корнями растений, а также переломы и растрескивания, указывающие, по-видимому, на процессы морозного выветривания. Часть костей из суглинков имеет характерную пеструю расцветку, сочетая оба описанных типа цветовой сохранности.

**Возраст и местонахождение.** Поздний плейстоцен — время последнего (вюрмского) похолодания и непосредственно предшествовавшее ему. Остатки происходят из карьера на юго-восточной окраине г. Новгорода-Северского вскрывающего береговой обрыв второй надпойменной террасы р. Десны. Возраст их, как и остатков других видов новгородсеверской «смешанной фауны», по-видимому, неодинаковый. Большая, более древняя часть костей происходит с поверхности и из приповерхностного слоя бучакских песков и покрывающих их моренных (рисских?) валунных суглинков, лежащих в основании позднечетвертичной лёссовой толщи. Более молодые остатки захоронены в нижних слоях этой последней. За исключением собранных послойно материалов, хранящихся в ЗИН АН СССР, остальные коллектировались без учета этого различия. Однако, судя по сохранности, большинство из обработанных нами костей коллекции Института зоологии Академии наук Украины относится к более древней группе остатков.

**Характеристика.** Кроме признаков, указанных в диагнозе, характеризуется относительно широким в его основании венечным отростком и наличием свободного задне-внутреннего корня  $P_4$  у большинства экземпляров (более чем у 80% челюстных ветвей). От *C. citelloides* отличается

также несколько более глубокой задней вырезкой челюсти и соответственно более длинным сочленовным отростком, который, однако, в среднем шире в основании и под сочленовной головкой, строением углублений на наружной поверхности сочленовного отростка и некоторыми другими особенностями (см. ниже).

Осевой череп наиболее полно известен лишь у единственного типового экземпляра. Передне-верхние края межчелюстных костей заметно расходятся в стороны, даже несколько сильнее, чем у *C. suslicus*. В области задних концов носовых костей череп уплощен несколько сильнее, чем у *C. citelloides* ( $n = 3$ ). Резцовые отверстия узкие и короткие (35% длины зубного ряда), в отличие от широких и коротких у этого последнего и европейского суслика. Зарезцовые углубления твердого неба едва намечены. Относительная длина носового отдела и строение продольного углубления вдоль верхнего края боковой поверхности *rostrum* как у *C. citelloides*. Полная длина нижней челюсти — 26.2 мм ( $n = 2$ ). Углубление на наружной поверхности сочленовного отростка хорошо выражено; оно глубже под верхним краем, чем посередине, и этот последний нередко несколько над ним нависает. Альвеолярный бугор, образованный задним концом резца, развит сильнее, чем у *C. citelloides*, расположен выше, ближе к переднему углу веночной вырезки, и своей выпуклостью нередко замыкает верхнюю часть углубления сочленовного отростка. По пропорциям сравнительно короткого и тонкого резцового отдела и строению углового сходен с *C. citelloides*.

Коренные зубы умеренно высококоронковые. Мезокон отсутствует в трех случаях, в одном — имеется на  $M^2$ . Углубление на передних гребнях  $M^1$ — $M^2$  слабо выражено. Промежуточный бугорок заднего гребня  $P^4$ — $M^2$  вытянут в поперечном направлении, уплощен спереди назад (как у *C. suslicus*), слабо обособлен от протокона и сравнительно хорошо от метакона. Ширина альвеолы  $P^3$  как у *C. citelloides*, строение его коронки неизвестно.  $P^4$  с небольшой, укороченной в поперечном направлении и быстро суживающейся внутрь площадкой парастилия; бугровидное разрастание ее передне-наружного угла хорошо развито. Относительная длина  $M^3$  как у *C. citelloides*, но задний гребень ниже и быстро исчезает при стирании. Наружная лопасть  $P_4$  всегда заметно крупнее внутренней, первая — с уплощенной, вторая — с округлой передними поверхностями. Передний промежуточный бугорок этого зуба развит слабее, чем у *C. citelloides*. Строение переднего отдела  $M_1$ — $M_2$  как у этого вида. Гипоконид  $M_3$  сильнее, чем у него, отграничен от более обособленного эпиконидного отдела, в том числе и по краю зуба.

**Систематические замечания.** В описании новгородсеверской «фауны» (Пидопличко, 1934), равно как и в ее списках, включая и последние (Пидопличко, 1954, 1956), мелкие суслики отнесены к *C. suslicus*. К этому же виду упомянутый автор (Пидопличко, 1956) относит и остатки из ряда других позднплейстоценовых местонахождений Украины: позднпалеолитическая стоянка Гонцы Полтавской обл., пещерное местонахождение Девочки Скелы на Тарнопольщине и др.

Ранее (Громов, 1961а) указывалось на то, что окончательное решение вопроса о систематическом положении мелких сусликов позднего плейстоцена на западе Европейской равнины возможно лишь после исследования оригинальных материалов по *C. citelloides* и остатков с днепровских пляжей. В настоящее время после такого исследования представляется более правильным относить мелкого суслика из Новгорода-Северского, равно как и из северных частей левобережной Украины в период последнего (вюрмского) похолодания, к самостоятельному, близкому

к *C. citelloides* виду, более древнему, чем этот последний, и, возможно, более близкому к его предковой среднеплейстоценовой форме. Близость *C. severskensis* к крапчатому суслику не больше, чем у венгерского вида. В новгородсеверском местонахождении в дальнейшем следует обратить внимание на отличия остатков с поверхности бучакских песков и из моренных суглинков от таковых из нижних горизонтов лёссовой толщи, про-

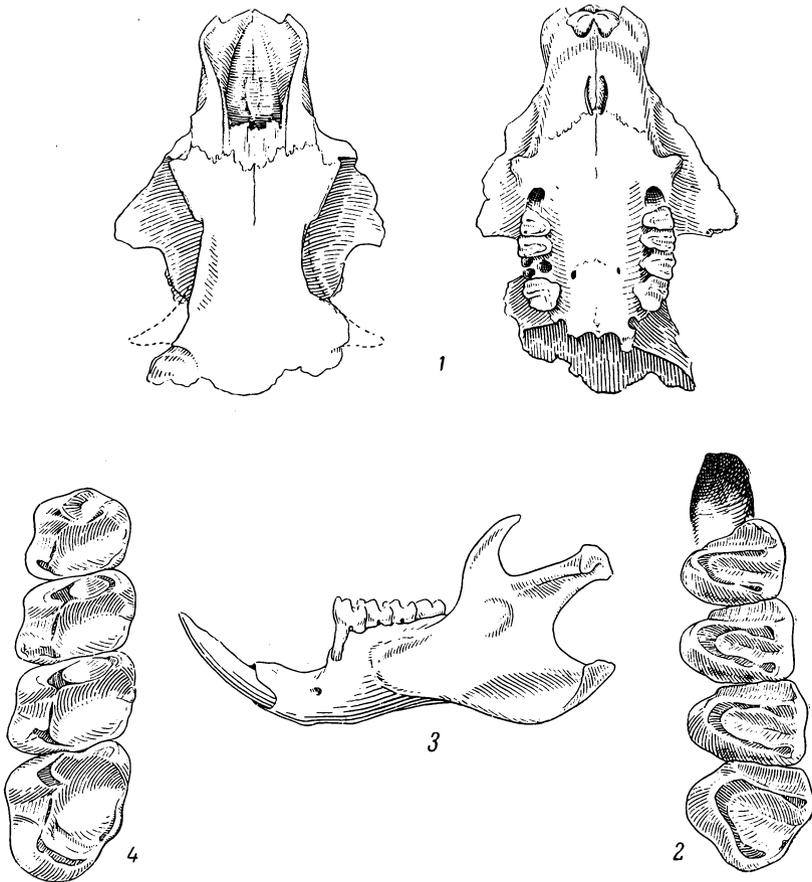


Рис. 51. Череп среднерусского позднеплейстоценового суслика (*Citellus severskensis* I. Grom., sp. nov.), поздний плейстоцен Приднестровья (Новгород-Северский).

1 — осевой череп, тип,  $\times 2$ ; 2 — левые верхние коренные типового экземпляра; 3 — левая нижнечелюстная ветвь; 4 — ее зубной ряд.

никших в нее по «кротовинам» и, следовательно, геологически более молодых, чем эта последняя.

Следующие результаты были получены при обработке многочисленных остатков мелких сусликов верхнечетвертичного времени с пляжей Днепра на участке Киев—Каховка, любезно переданных для обработки дирекцией Института зоологии АН УССР при содействии В. А. Топачевского; небольшие материалы были предоставлены также заведующим кафедрой зоологии Киевского государственного университета проф. А. П. Корнеевым.

1. Совокупность признаков у позднечетвертичных и древне-раннеголоценовых остатков, разделяемых на основании соотношения в окраске костного вещества, дентина и эмали<sup>1</sup> (Громов, 1957в; Топачевский, 1961), не позволяет видеть среди них ни костей *C. citelloides*, ни предковой формы *C. citellus*, а лишь двух форм: сусликов из группы *severskensis* и из группы *pygmaeus*.

2. Из приблизительно 100 нижнечелюстных ветвей позднеплейстоценового возраста морфометрически обработано по двум участкам Среднего Днепра (Киев—Черкассы и Черкассы—Днепродзержинск) и одному Нижнего (Запорожье—Каховка) соответственно 12, 10 и 25 нижнечелюстных ветвей с сохранившимися коренными. Они морфологически наиболее однородны в пределах первого из этих участков, тогда как на последнем более разнородны, хотя, вероятно, и здесь принадлежат одному виду. Небольшой и сильно фрагментарный материал со среднего участка не дает в этом отношении оснований для надежных заключений (табл. 6).

3. Позднеплейстоценовые нижнечелюстные ветви с участка Киев—Черкассы близки к челюстям новгородсеверского *C. severskensis* sp. nov. по следующим признакам: относительной задней ширине  $P_4$  (она в среднем на 24.2% больше длины зуба), строению гипо- и энтоконидного отдела  $M_3$ , длине сочленовного отростка, относительной ширине основания венечного отростка и углового отдела. Отличия от этого вида следующие: более широкий в его переднем отделе  $P_4$  (в среднем лишь на 1.5% меньше задней ширины этого зуба; сходное соотношение характеризует также *C. citelloides*); сильнее сросшиеся задние корни этого зуба; у 85% всех остатков имеется одно гнездо в задней части его альвеолы, суживающееся вовнутрь и с перетяжкой в основании ее внутренней трети (сходное строение имеется у поздних *C. citelloides* и современных *C. suslicus* из северной части ареала); относительно более длинный  $M_3$  (как у *C. suslicus*); более длинный и высокий резцовый отдел челюсти (показатель для первого признака как у *C. suslicus*, для второго — несколько меньше, как у *C. citellus*); более узкий под головкой сочленовный отросток (сходство с *C. suslicus*) с углублением на его наружной поверхности более близким по строению к таковому у крапчатого суслика; более мелкая задняя вырезка челюсти (как у *C. pygmaeus*). В качестве особенности рассматриваемой совокупности остатков может быть отмечено относительно малое расстояние между подбородочным отверстием и передним краем массетерной площадки — в среднем менее 40% длины зубного ряда. Из ископаемых форм этот показатель меньше других (но более 40%) у *C. severskensis*, а из современных — у *C. musicus*.

Таким образом, позднеплейстоценовые мелкие суслики из северного участка среднего Приднория заметно ближе к *S. suslicus*, чем *C. severskensis*, хотя и сохраняют некоторые отчетливые признаки сходства с этим видом. Это указывает на то, что возраст их моложе, чем основной массы известных остатков из Новгорода-Северского, происходящих из поверхностного слоя бучакских песков и моренного суглинка. Можно считать вероятным, что челюсти из днепровского аллювия на этом участке переотложены в основном из вюрмских лёссов и принадлежат особой предковой форме *C. suslicus*. От выделения ее сейчас правильнее воздержаться до получения более полных и геологически точнее датированных материалов из северной Украины или из Белоруссии, а пока, пользуясь открытой номенклатурой, обозначать ее как *C. conf. severskensis* sp. nov.

<sup>1</sup> О систематической принадлежности остатков, возраст которых на том же основании определяется концом среднего плейстоцена, см. ниже, стр. 256.

4. Среди позднеплейстоценовых нижнечелюстных ветвей с пляжей Нижнего Днепра на участке Запорожье—Каховка уже на первый взгляд выделяется сравнительно малочисленная (около одной трети общего количества) группа остатков, с коротким и широким под сочленовой головкой *pr. articularis*, крупным, сравнительно высоко расположенным альвеолярным бугром резца и относительно слабо укороченным в передне-заднем направлении  $P_4$ . Сочетание этих признаков, как и ряд других, выявляющихся при морфометрическом исследовании, заставляет отнести эту группу остатков к малому суслику и, в частности, к позднеплейстоценовому *C. pygmaeus palaeocaspicus* I. Grom. (стр. 264).

Другая, более многочисленная группа остатков сходна с северной (участок Киев—Черкассы). Как и челюсти этой последней, они характеризуются сочетанием таких признаков, как значительная относительная задняя ширина  $P_4$ , в среднем на 25% превышающая длину зуба, а также длина  $M_3$ , малое расстояние между подбородочным отверстием и передним краем массетерной площадки, слабо развитые и обособленные промежуточные бугры задних гребней  $P^4$ — $M^2$  и др. Однако имеются и различия, а именно: меньше размеры (длина зубного ряда нижней челюсти 8.0—8.5—8.85 мм при  $n = 22$  и 8.35—8.8—9.3 мм при  $n = 12$ ), большая передняя ширина  $P_4$ , в среднем равная задней (разница между ними больше, чем у *C. citelloides*, но несколько меньше, чем у *C. suslicus*); зуб этот постоянно имеет два задних корня, разделенных до верху, причем нередко внутреннее гнездо вдвое меньше наружного; менее укороченный в передне-заднем направлении  $M_1$ ; более узкий в основании (как у *C. suslicus*) венечный отросток, более низкая *p. dentale*, более короткий (как у *C. ex gr. pygmaeus*) и тонкий резцовый отдел, более узкий под сочленовой головкой *pr. articularis*, с ямкой на его наружной поверхности наиболее глубокой в средней части и небольшим альвеолярным бугром резца, расположенным ближе к середине основания сочленовного отростка. Таксономическое значение этих признаков не может быть сейчас полностью оценено. Наиболее вероятно, что остатки также принадлежат сусликам из группы *citelloides*—*severskensis*: для ряда признаков направление изменения их с севера на юг совпадает с таковым у современного *C. suslicus*.

5. Тип строения нижней челюсти сходный с таковым у нижнеднепровских позднеплейстоценовых *C. conf. severskensis* имеет и большая часть остатков голоценового возраста отсюда же; лишь одна челюстная ветвь из семнадцати безусловно принадлежит крупному *C. pygmaeus* позднего типа.

**Распространение.** Западные части Русской равнины и, по-видимому, восточные западноевропейской, к северу от Карпат, в составе «смешанных фаун» времени последнего (вюрмского) похолодания. В Зап. Европе небольшое число остатков мелких сусликов известно в это время из ряда мест, в том числе из классического неринговского местонахождения у Тиеде и Вестерегельна (ФРГ). Вполне вероятно, что они принадлежат этому же виду (оригинальные материалы требуют переисследования), хотя А. Неринг (Nehring, 1878) относит их к крапчатому суслику.

На территории СССР наиболее северное из известных местонахождений — мадленская стоянка Юдиново, на юго-западе Белоруссии. К югу — до широты Черкас; южнее, а также с территории правобережной Украины достоверные находки неизвестны, как неясна и восточная граница ареала.

**Изменчивость и подвиды.** Предварительные соображения высказаны выше; вид в прошлом достаточно широко распространенный и, по-види-

тому, значительно изменявшийся в пространстве и во времени. Как и для европейского суслика следует предполагать сравнительно позднее (голоценовое?) формирование из него современного *C. suslicus*.

**Палеоэкологические данные.** Остатки *C. severskensis* sp. nov. найдены вместе с грызунами «холодных», так называемых смешанных фаун, причем их восточного, континентального варианта, без примеси лесных и лугово-лесных форм. В Новгороде-Северском для более древнего из соответствующих ископаемых фаунистических комплексов характерно преобладание узкоочерепной полевки (*Microtus gregalis* Pall.) — более половины всех остатков грызунов; на втором месте стоит степная пеструшка (*Lagurus* conf. *lagurus* Pall.); тушканчики отсутствуют, лемминги представлены сравнительно небольшим числом остатков. В составе более молодого, «лёссового» комплекса два первые вида полевок приблизительно одинаково многочисленны, появляются остатки тушканчиков, кости леммингов более обильны; здесь же выше и показатели относительного обилия сусликов. В обоих фаунистических комплексах остатки мелких видов примерно в 3.5 раза более обильны, чем крупных видов подрода *Colobotis*.

Состав фауны грызунов, сопутствующих среднерусскому позднеплейстоценовому суслику, указывает на обитание его в условиях зональной позднеплейстоценовой степи, преимущественно злаковой на севере и в периоды наибольшего похолодания, и злаково-разнотравной на юге (мезофильная степь, в представлении В. А. Топачевского, 1961).

## 12. *Citellus* (*Citellus*) *citellus* L. (1776) — Европейский суслик (рис. 52).

**Характеристика.** Длина тела до 235 мм, хвоста до 73 мм (обычно 25—30% длины тела). Окраска верха довольно темная, серая или буровато-серая, с хорошо заметной светлой (соломенно-желтой или серовато-охристой) пестриной или штриховатостью. Бока, брюшная поверхность и конечности спереди красновато-охристые, голова снизу, а иногда передняя часть шеи и задняя поверхность передних конечностей — белые. Верхняя поверхность головы лишь едва темнее или краснее спины; у некоторых особей имеется расплывчатое темное пятно над глазами того же цвета, что и лоб. Хвост с неширокой светлой краевой каймой.

Кондилобазальная длина черепа — 37.1—42.2—46.6 мм, длина верхних коренных — 9.4—10.4—11.0 мм, нижних — 8.4—9.6—10.6 мм. Верхняя линия профиля сравнительно слабо выпуклая, лишь незначительно опущенная в ее затылочном отделе; заметная продольная, а особенно поперечная выпуклости имеются в области задних концов носовых костей. Очертания черепа в скуловых дугах угловатые; они относительно слабо расставлены в их заднем отделе, на уровне переднего края скуловых отростков височных костей, не образуя резкого сужения отсюда в направлении назад и внутрь. Теменные гребни не сливаются в сагиттальный в их заднем отделе, но изредка соприкасаются здесь. Длина лобного отдела и ширина его в надглазничных вырезках — средние для представителей подрода. Эти последние не столь глубоки, как у крапчатого суслика, нередко бывают замкнутыми и почти заросшими у старых особей. Небольшие зарезцовые углубления твердого неба имеются. Задняя вырезка нижней челюсти сравнительно мелкая (мельче только у *C. xanthoprymnus*), подбородочное отверстие сдвинуто назад. Сочленовный отросток средней длины (длиннее у *C. suslicus* и *C. xanthoprymnus*), а по ширине его под сочленовной головкой занимает промежуточное положение между свойственным крапчатому и даурскому сусликам, с одной

стороны, и малому и малоазийскому, с другой. Углубление на наружной поверхности *pt. articularis* сравнительно широкое и мелкое; наиболее глубокая часть его приходится на середину. Угловой отдел относительно узкий в основании (уже только у *C. dauricus*), венечный отросток заметно изогнут в направлении назад, со сравнительно широким основанием (шире только у *C. xanthopymnus*). Нижняя диастема укороченная (короче только у *C. pygmaeus*), резцовый отдел, как и у даурского сус-

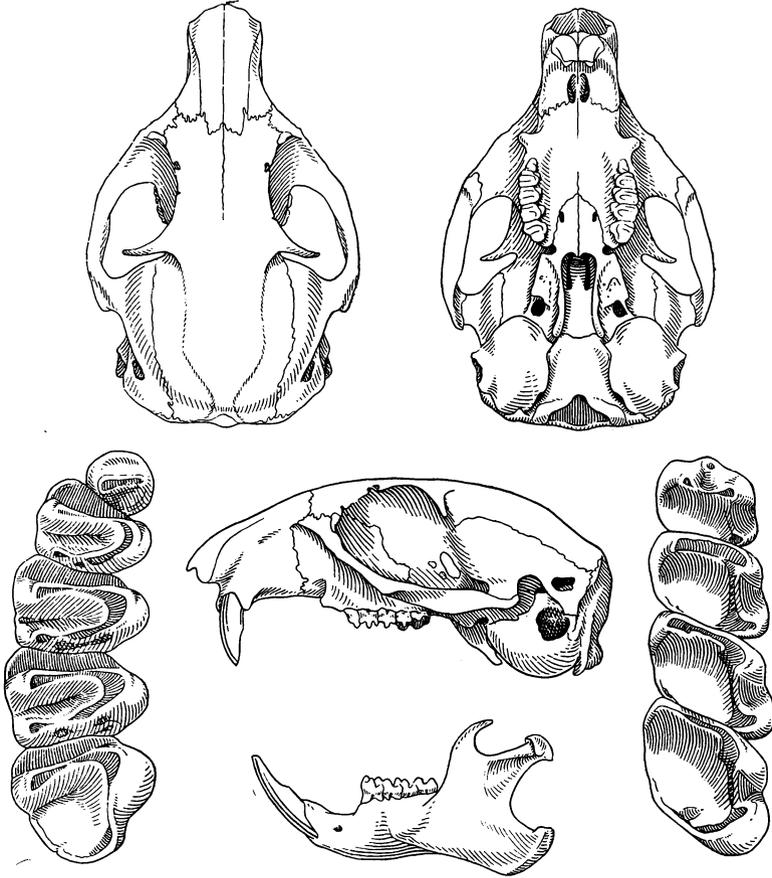


Рис. 52. Череп европейского суслика (*Citellus citellus* L.),  $\times 1.3$ .

лика, ниже, чем у других видов подрода. Массетерная площадка нижней челюсти относительно низкая (ниже только у *C. musicus*).

Коренные зубы более низкоронковые, чем у других близких мелких видов. Соответственно заднекоренные менее укорочены в передне-заднем направлении, в том числе и  $M_1^4$  (последние менее укорочены только у *C. xanthopymnus*). Площадки пара- и метастилей  $M^1-M^2$  хорошо обособлены от протокона, но заметно суживаются в направлении к нему, отчего зубы имеют треугольные очертания. Мезокон на  $M^1-M^2$  нередко имеется. Углубления, разделяющие передние гребни  $P^4-M^1$  на наружный и внутренний участки, выражены сравнительно слабо, особенно на заднекоренных, на которых исчезают уже на начальных стадиях стирания. Промежуточный бугорок заднего гребня небольшой, уплощенный

в передне-заднем направлении, сравнительно хорошо обособленный, от протокона чаще несколько слабее, чем от метакона.  $P^3$  относительно мал (как у *C. musicus*); мельче только у малоазийского суслика, с едва разделенными зубцами его поперечного гребня. Внутренний из них может представлять собой лишь маленький зубчик на внутреннем крае наружного. Площадка заднего воротничка этого зуба сравнительно велика.  $P^4$  с небольшой площадкой парастилия и незначительным бугровидным увеличением его передне-наружного угла.  $M^3$  укорочен сильнее, чем у других видов, и его передняя ширина в среднем более чем на 15% превышает длину. Заднего гребня на этом зубе нет; имеется лишь по одному небольшому плоскому возвышению с наружной и внутренней стороны, быстро исчезающему при стирании.  $P_4$  по очертаниям близок к квадрату. Он обычно с одним задним корнем, уплощенным в передне-заднем направлении. В той или иной степени развитый задне-внутренний корешок имеется менее чем у 10% особей популяции, обитающей на территории СССР, и лишь в редких случаях имеет самостоятельное гнездо в альвеоле. Наружная из передних лопастей несколько крупнее внутренней, передняя поверхность у обеих слабо выпуклая; передний промежуточный бугорок между ними слабо или умеренно развит. Гипоконид в виде незначительно обособленной складочки, и передняя ширина зуба (как у *C. xanthoprymnus*) в среднем лишь на 1.5% больше задней.  $M_1-M_2$  с узким, горизонтально расположенным гипоконидом (как у *C. suslicus*) и сравнительно небольшим, но отчетливым (на нестертых зубах) бугорком энтоконида. Краевые внутренние бугорки (мезостилиды) часто имеются, иногда довольно массивные, но слитые с основанием метакоконида. Задний гребень между передними буграми  $M_1$  менее снижен в его средней части, чем у других видов подрода, и площадка тригонида на более поздних стадиях стирания сливается с углублением талонида. У молодых экземпляров невысокий задний гребень иногда наблюдается и между передними буграми  $M_2$ .  $M_3$  короче, чем у других видов (кроме *C. dauricus*), с небольшим, слабо повернутым вперед гипоконидом; обособление его от энтоконидного отдела довольно отчетливое на жевательной поверхности и слабое по краю зуба.

**Распространение.** Степи и лесостепи (в том числе и горные на высотах до 2000 м над ур. м. в Сербии и 2250 м в Болгарии — Родопские горы) центральной и юго-восточной Европы на восток до западных районов Украины и Молдавии. Вопрос об обитании этого вида в малоазийской части Турции и северных районах Сирийской республики не выяснен; возможно, что здесь распространен уже следующий вид. В Зап. Европе ареал слагается из двух, по-видимому, изолированных Восточно-Сербскими и Банатскими горами участков, большая часть территории которых приходится на Средне- и Нижне-Дунайскую низменности. С первого из этих участков проникает в западную часть Трансильванской Румынии, Нижнюю Австрию, ГДР (в районе Рудных гор), Чехословакию к западу от Зап. Карпат и по долине Одры в юго-восточную часть Великопольской низменности. Здесь, несколько севернее  $52^\circ$  с. ш. лежит наиболее северная часть современной области распространения вида. С территории Нижне-Дунайской низменности европейский суслик проникает в Болгарию, где, однако, отсутствует в системе Балканского хребта, в юго-западные районы Югославии, а к югу на территорию восточной Греции и европейской Турции, доходя, по-видимому, до побережья Эгейского и Мраморного морей. Через Добруджу заходит в СССР. Здесь встречается к северу до линии, проходящей южнее Черновцов на Зап. Закарпатье, Бар, Жмеринку, Тульчин, Могилев-Подольский, Сороки. Далее,

северная граница переходит на правый берег Днестра и между ним и восточной окраиной Бельцкой степи спускается к югу до с. Галерканы (севернее Кишинева); отсюда она поворачивает к западу, проходя неширокой полосой вдоль южной окраины этой степи, и достигает р. Прут у с. Пырлица Унгенского района. На территории южных частей Молдавской ССР европейский суслик за последние годы несколько расширил область своего распространения.

**История и систематическое положение.** Достоверные ископаемые остатки не известны. Предковой формой, вероятно общей с крапчатым сусликом, следует считать мелких позднеплиоценовых сусликов из группы *primigenius*.

Близость европейского суслика к крапчатому заключается в основном в строении черепа, а к *C. xanthopymnus* и *C. dauricus* и в характере окраски. Наиболее постоянной совокупностью отличительных черепных признаков современного *C. citellus* являются выпуклое в поперечном направлении основание носового отдела, наличие в подавляющем числе случаев небольших резцовых углублений твердого неба, относительно низkokоронковые коренные и укороченный  $M^3$  без заднего гребня. Первый из этих признаков отчетливо отличает европейского суслика от даурского. последний — от малоазиатского. Отличия от *C. suslicus* указаны выше (стр. 215). Европейский и даурский суслики могут служить примером географически викарирующих форм в составе фауны открытых ландшафтов Европы и Восточной Сибири.

**Географическая изменчивость и подвиды.** Зверьки из восточных частей области распространения, по-видимому, более короткохвосты, а также крупнее и серее западных. У горных форм крапчатость выражена менее ясно, а желтоватые тона в окраске, в том числе и светлого штриховатого рисунка, более отчетливы. В горах Зап. Европы, видимо, образует ряд местных рас.

Описано семь подвидов, часть из которых, вероятно, формы более низкого систематического ранга. Подвидовая принадлежность *C. citellus* нашей фауны не выяснена. Возможно, что на территории СССР, румынской Молдавии, а также Добруджи обитает один, еще не описанный, подвид. 1. *C. c. citellus* (1776) — Нижняя Австрия, Венгрия, западная часть Чехословакии, юго-запад Трансильванской Румынии; 2. *C. c. istricus* Calinescu (1934) — Нижне-Дунайская низменность (Валахская Румыния); 3. *C. c. lascarevi* Martino (1940) — северная Югославия, северо-западная Болгария; 4. *C. c. gradojevici* Martino (1929) — юго-восточная Югославия (Македония), крайний юго-запад Болгарии (?); 5. *C. c. karemani* Martino (1940) — южная Югославия (Сербия); 6. *C. c. martinoi* Peschev (1955) — юго-западная Болгария (Родопские горы); 7. *C. c. balcanicus* Markov (1957) — центральная Болгария (Забалканская низменность).

**Местообитание и численность.** Предпочитаемые местообитания — степные участки лесостепи и остепненные участки в поясе предгорных и горных лиственных лесов, где селятся на целинных и залежных землях, на выгонах с низкотравной, выбитой скотом растительностью, среди каменистых россыпей; на территории населенных пунктов и в их окрестностях живут на забурьяненных участках, в виноградниках, на обочинах дорог. Среди посевов не селятся, хотя и посещают их. В Молдавской ССР распашка степей привела к вытеснению этого вида из северных районов в центральные, менее освоенные земледелием.

На участках целинной предгорной степи с низким травостоем плотность населения небольшая — до 50 жилых нор на 1 га. Наименьшая от-

мечена в садах и виноградниках — 8—10 нор на 1 га (Решетник, 1948; Андреев, 1953; Пакиж, 1958; Васильева, 1961).

**Норы.** Общий план строения как у других мелких видов; колоннальных поселений не образует. Число постоянных наклонных нор всегда меньше, чем вертикальных; они обычно наблюдаются в каменистых местообитаниях, где неглубоки, а гнездо помещается в трещине или углублении между камнями (Саенко, 1953; Пакиж, 1958).

Норы с вертикальным ходом могут быть как выводковыми, так и принадлежать одиночным животным. Первые имеют большое число отнорков и выходов. Гнездовая камера размером  $15 \times 16 \times 18$  см располагается обычно на глубине 65—100 см; гнездо выстлано сухой травой. Непосредственно от камеры или вблизи нее отходит отнорок, переходящий в вертикальный выходной ход. Постоянные норы одиночных животных устроены еще проще. Главный ход, длиной до 1.5 м, заканчивается гнездом, располагающимся на глубине 1 м; имеется 1—2 отнорка и обычно столько же выходов на поверхность (Пакиж, 1958).

По данным И. Грулиха (1954), нора европейского суслика проходит три этапа развития. На первом в норе с наклонным ходом устраивается гнездовая камера, а к осени — вертикальный отнорок. На втором — у этого последнего появляется выходное отверстие, роется новая камера и наклонные выходы. На третьем этапе камеры засыпаются и возникает вторично-временная нора.

Первичные временные норы обычно не длиннее 30—50 см; иногда суслики приспособливают под них части ходов слепышей.

**Питание.** Весной и в начале лета преобладающими кормами являются зеленые части растений и насекомые. По мере выгорания растительности и созревания диких и культурных злаков зверьки переходят на питание семенами; с потреблением этого корма связано накопление жировых запасов перед спячкой. По В. И. Пакижу (1958), к основным кормам относятся растения, поедаемые сусликами продолжительное время, а также преобладающие в пище в определенный сезон (например, в весенней пище — гусиный лук). К второстепенным кормам — растения, поедаемые в период выгорания основной массы растительности и служащие для зверьков в этот период основным источником влаги. К этой же категории относятся и случайные корма, например, некоторые позвоночные — лягушки, ящерицы, мелкие грызуны. Влажность кормов имеет большое значение для европейского суслика, избегающего таких ксерофильных злаков, как типчак, ковыль и др. По-видимому, именно с этой особенностью вида связано преимущественное обитание его в лесостепи и отсутствие в ковыльно-типчаковой степи. В ЧССР в питании сусликов большое значение имеют культурные злаки, особенно в фазе молочной и восковой зрелости (Грулих, 1954).

**Размножение.** По данным В. П. Пакижа (1958), половая зрелость наступает на втором году жизни. В размножении участвует до 80% особей. Спаривание происходит в норах. Беременность длится 25—27 дней. Количество эмбрионов колеблется от 4 до 9, в среднем — 6.6. При неблагоприятных условиях, главным образом отсутствии зеленых кормов, резко возрастает число случаев резорбции эмбрионов (до 15% самок). В ЧССР число детенышей на одну самку колеблется от 2 до 6 (Грулих, 1954). Суслята рождаются слепыми и голыми, средний вес их — 4.5 г, длина тела 35—40 мм. Прорезывание зубов и прозревание наступают в возрасте 8—9 дней; полностью покрываются шерстью на 15—16-й день. Период лактации длится до 30 дней. Первые молодые зверьки наблюдаются на поверхности в конце мая, а с начала июня начинается расселение, рас-

тягивающееся до конца месяца. Главным стимулом для этого последнего является недостаток кормов вблизи нор (Грулих, 1954; Пакиж, 1958). Половой и возрастной состав популяции колеблется по годам. Соотношение полов его взрослой части близко к 1:1. Весной прибылые зверьки прошлого года составляют обычно 50—56%.

**Образ жизни.** Сроки пробуждения зависят от погодных условий и особенно от степени прогревания почвы. В годы с обычным ходом весенних температур зверьки пробуждаются в конце марта—начале апреля. С конца июня начинается уход в спячку, растягивающийся до сентября; он происходит в обычной для сусликов последовательности у зверьков разного пола и возраста.

Период активности европейского суслика длится всего 5.5 месяца и короче, чем у его ближайшего соседа, крапчатого суслика, более чем на 20 дней. Возможно, что эта особенность играет немаловажную роль в вытеснении последним этого вида в Молдавии (Пакиж, 1958).

Для взрослых сусликов в весенне-летний период характерна двухфазная активность. Первый выход на поверхность наступает через 1—2 часа после восхода солнца, второй — с 14—15 час. и продолжается до захода. Как и у ряда других видов, у молодых зверьков активность однофазная: они выходят в 9—10 час. и остаются на поверхности до 15—16 час., и лишь в конце лета их активность становится двухфазной (Грулих, 1954).

**Враги.** Главные враги из птиц — степной орел и коршун, из млекопитающих — ласка и хорек.

**Хозяйственное значение.** На территории СССР причиняемый вред невелик, особенно в последние годы, когда в результате вылова зверьков и проведения истребительных работ численность вида резко понизилась. В последние годы на Украине наблюдается некоторое увеличение заготовок шкурок. Эпидемиологическое значение неизвестно.

### 13. *Citellus (Citellus) xanthoprimum* Bennet (1835) — Малоазийский суслик (рис. 53).

**Характеристика.** Длина тела до 290 мм, хвоста до 57 мм (обычно 21—26% длины тела). Окраска верха довольно светлая, от коричневатосерой до песчано-желтой. Спинная поверхность равномерно испещрена мелкой светло-коричневой рябью. Бока, брюшная поверхность и передняя поверхность передних конечностей светлые, песчано-охристые. Голова снизу, шея и задние поверхности передних конечностей белые или желтоватые. Верхняя поверхность головы лишь едва темнее спины; потемнение над глазом имеется. Хвост с узкой светло-желтой каймой.

Кондилобазальная длина черепа — 40.1—43.0—46.8 мм, длина верхних коренных — 9.2—9.7—10.5 мм, нижних — 9.05—9.1—9.4 мм. По форме и пропорциям близок к черепу европейского суслика. Отличается от него следующими признаками: 1) очертания в скуловых дугах угловатые из-за сильно развитого передне-верхнего края, образующего хорошо выраженный направленный вперед тупой угол; 2) основание носового отдела уплощенное, по крайней мере в области задних концов носовых костей; 3) сочленовный отросток нижней челюсти относительно длиннее (как у *C. pygmaeus*), шире в основании и под сочленовной головкой (шире, чем у других мелких видов); 4) нижняя диастема относительно длинная, длиннее, чем у других видов подрода; 5) коренные более низкоронковые и  $M_1^1$  —  $M_2^2$  укорочены менее чем у других сравниваемых мелких форм; 6)  $P^3$  и  $P_4$  относительно мельче, чем у этих последних; 7)  $P^4$  заметно укорочен в передне-заднем направлении; 8)  $M^3$  от-

носителем длиннее, чем у европейского суслика, с невысоким задним гребнем, иногда прерванным.

**Распространение.** От полупустынь и пустынных степей предгорий до горных луго степей Закавказья на высотах до 2700 м над ур. м. Известен из прилежащих частей Турции: Карского плоскогорья, гор по долине Аракса в районе Эрзрума, западной части Понтийских гор. В СССР на-

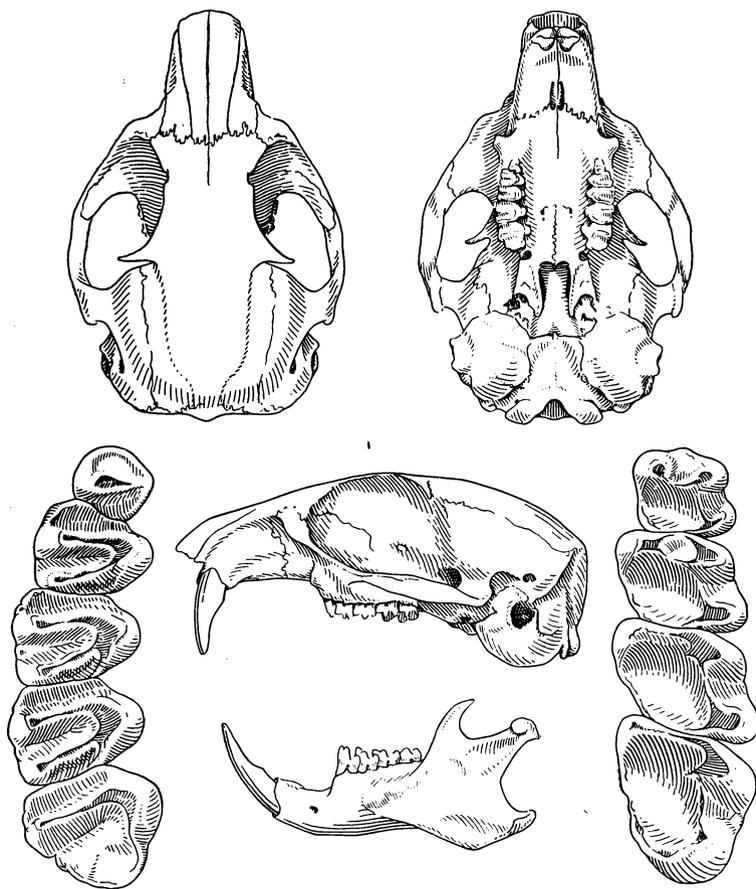


Рис. 53. Череп малоазийского суслика (*Citellus xanthopymnus* Bennet),  $\times 1.3$ .

селяет западную Армению, встречаясь по долине Аракса от станции Алагез до с. Илли, в верховьях р. Бамбак и рек ее бассейна, а также на западных и северных склонах горы Арагац (Верещагин, 1959).

**История и систематическое положение.** Ископаемые остатки известны из раннеголоценовых отложений Закавказья; они принадлежат особому, описываемому ниже, подвиду. К какому виду относятся раннеплейстоценовые остатки суслика, найденные в Грузии (Векуа, 1961) и в пещерных плейстоценовых отложениях в Малой и Передней Азии, неизвестно.

Малоазийский суслик — вид близкий к европейскому, подвидом которого он нередко считается. Такого взгляда придерживались в недавнее время и мы (Виноградов и Громов, 1952; Громов, 1963). Однако при монографической проработке материала оказалось, что совокупность ука-

занных выше признаков характеризует видовую специфичность *C. xanthoprymnus* не менее четко, чем другие виды мелких сусликов из подрода *Citellus*. В недавнее время к сходному выводу пришла М. В. Васильева (1961) после специального сравнительного исследования европейского и малоазийского сусликов на большом материале, подтвердив этим более ранние взгляды П. А. Свириденко (1926) и С. И. Оболенского (1927). Здесь следует, однако, подчеркнуть, что систематическое положение современных сусликов из западных районов Малой и Передней Азии совершенно неизвестно. Возможно, что имеется непрерывный ряд изменчивости указанных выше признаков, связывающих на протяжении единого

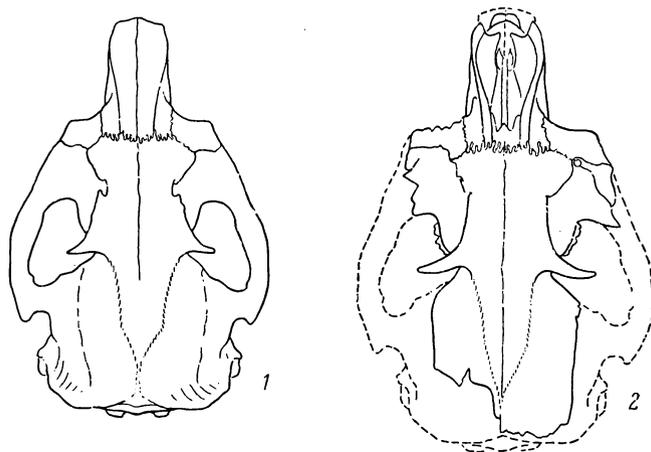


Рис. 54. Схема строения осевого черепа современного и ископаемого малоазийского суслика (*Citellus xanthoprymnus* Bennet).

1 — *C. x. xanthoprymnus* Benn.; 2 — *C. x. arzniensis* I. Grom. et Dahl, subsp. nov., (foss.), тип, ранний голоцен Армении.

ареала *C. citellus* и *C. xanthoprymnus*. Однако и в этом случае вполне допустимо, что крайние формы такого, имеющего вид полукольца, ареала из западных частей Украины и из Закавказья, ведут себя уже как близкие, но самостоятельные виды. Более четкое представление будет получено после дополнительного изучения новых материалов, как современных, так и ископаемых.

**Географическая изменчивость и подвиды.** В Закавказье с высотой местности размеры возрастают, окраска темнеет и несколько рыжеет, а относительная длина хвоста уменьшается.

Известны один современный подвид и один ископаемый (описывается ниже).<sup>1</sup>

1. *C. x. xanthoprymnus* Bennet (1835) — основные признаки и данные о распространении приведены выше.

2. *C. x. arzniensis* I. Gromov et Dahl subsp. nov. (foss.) (рис. 54). Диагноз: лобный отдел укороченный (индекс к верхней длине черепа соответственно — 27.6 и 29.1—29.9—31.1), носовой — сильнее, чем у современных представителей вида, наклонен вниз. Края меж-

<sup>1</sup> Статья с новоописанием подготовлена И. М. Громовым и С. К. Далем совместно в 1950 г., после опубликования вторым из авторов предварительного сообщения (Даль, 1949), но по разным причинам не была напечатана.

глазничного промежутка более приподняты, в том числе и в области оснований надглазничных отростков и надглазничных отверстий. Надглазничные отростки длиннее и шире в основании (6.0 и 3.2—4.2—5.5 мм). Верхние резцы изогнуты более полого. Тип: фрагмент осевого черепа старой особи (зубы на последней стадии стирания), без носовых костей, скуловых дуг, основной и затылочной частей черепа, Р<sup>3</sup> и левого Р<sup>4</sup>, № 1/62 в колл. Геологического музея Института геологических наук АН АрмССР, Г. Мурадян, 1949 г. Размеры: верхняя длина черепа — 47.8 мм, альвеолярная длина коренных — 9.6 мм. Местонахождение и возраст: правый берег р. Занги у сел. Арзни (Котайкский район Армянской ССР). Из перекрытых лавовыми отложениями аллювиальных суглинков на глубине 6.5—7 м (извлечен из шурфа). Возраст — ранний голоцен: излияние наиболее поздних лавовых потоков произошло в Армении между эпохами бронзы и меди (Даль, 1949). Систематические замечания: принадлежность черепа из Арзни старой особи затрудняет сравнение; в коллекциях ЗИН АН СССР было найдено лишь 3 черепа типичной формы с зубами на сходной стадии стирания и теменными гребнями, слившимися в сагиттальный в задней трети мозговой коробки. Поэтому возможно, что не только степень установленных различий, но и некоторые признаки в целом имеют лишь возрастное значение. Несмотря на это, следует считать вероятным, что для части из них имеются действительные отличия в средних величинах соответствующих показателей.

**Местообитания и численность.** В пределах горностепного пояса наиболее постоянными местообитаниями являются в нижней его части глинистые склоны оврагов, местами совсем голые, местами поросшие ксерофильной растительностью, а в средней и верхней также и увлажненные горные долины, посевы на богарных и поливных землях, где норы нередко устраиваются прямо среди них (Свириденко, 1926; Аргиропуло, 1939; Даль, 1948; Аветисян, 1950а, 1950б, 1951).

Плотность населения сусликов на территории Армении невелика — до 30 особей на 1 га.

**Норы.** Постоянные норы бывают двух типов: наклонные, когда ход идет вглубь наклонно, образуя между входом и гнездовой камерой от 1 до 5 колен, и прямые, когда вначале ход имеет вертикальное направление. Среди последних различают еще косо-вертикальные, у которых ход вначале идет наклонно, а затем переходит в вертикальный. По мнению О. Р. Аветисяна (1950), такие норы возникают в период весеннего появления сусликов, когда замерзший или мокрый приповерхностный почвенный слой заставляет их в поисках большей опоры при рытье изменять его направление. В течение лета такие ходы превращаются в вертикальные. Диаметр норы приблизительно одинаков на всем ее протяжении и равен 6—7 см; диаметр гнездовой камеры колеблется от 15 до 25 см. Кроме этой последней, имеются различной величины отнорки, в которых иногда хранятся небольшие запасы. Подстилка в камерах, небольшая в обычное время, увеличивается к моменту залегания зверьков, когда вся камера бывает забита сухой травой.

Глубина и общая протяженность прямых постоянных нор зависит от глубины промерзания почвы, отчего в северных частях ареала они значительно больше, чем в южных (Аветисян, 1951). Длина наклонного хода временных нор доходит до 150 см; число их от 3 до 5 на одного зверька.

**Пища.** Наблюдениями в природе установлено, что малоазиатский суслик поедает более 20 видов диких и культурных растений, из которых наиболее предпочитаемыми являются люцерна, мятлик, костер, мортух

(Eremophyrum), синеголовник (Eryngium) и др. (Аветисян, 1950а, 1950б, 1951). В весенний период наиболее охотно поедаются корни и луковицы мятлика, мерендры (*Merendra trigyna*), лук, а также надземные части костра, эспарцета и других растений, осенью — семена диких и культурных злаков. Из животной пищи отмечено поедание личинок и гусениц насекомых. Иногда суслики делают запасы, состоящие из луковичек и семян диких и культурных злаков, вес которых достигает 1300 г.

**Размножение.** Разница в сроках начала размножения и его отдельных этапов зависит от высоты местности и составляет 10—15 дней. Количество сусят в помете достигает 7, эмбрионов — 10. Беременность длится около 27 дней, лактационный период — около 20. В низкогорье молодые начинают расселяться в конце мая. Соотношение полов 1:1 (Аветисян, 1951).

**Периодические явления и образ жизни.** Сроки пробуждения зависят от температуры воздуха и почвы, а также от хода снеготаяния. В низкогорье зверьки пробуждаются в конце марта—начале апреля, в высокогорных районах несколько позднее. Холодная и ветреная весна особенно отрицательно сказывается на состоянии молодых зверьков из приплода прошлого года. Суслики вынуждены отсиживаться в норах, сильно теряют в весе, а это приводит к повышению яловости (до 30%), уменьшению числа эмбрионов (до двух), а иногда и к гибели животных. Залегание в спячку происходит одновременно в разных высотных зонах. В южных полупустынных районах для этого вида характерна летняя спячка с середины июля, переходящая в зимний сон. Она вызывается сочетанием таких неблагоприятных условий, как высокая температура воздуха и низкая его влажность и высушивание растительности. У сусликов из высокогорных районов, не страдающих от отсутствия сочного корма, известна только осенняя спячка, начинающаяся с сентября. Большое значение для сохранения тепла в гнездовых камерах имеет подстилка. При ее обилии даже в сыром грунте зверьки могут переносить температуру окружающего воздуха до  $-9^{\circ}$  и спячка проходит нормально. При недостатке подстилочного материала сусликам не хватает тепла и они гибнут (Аветисян, 1951).

Активность двухфазная; зверьки появляются на поверхности после восхода солнца и кормятся до 10—11 час., после чего уходят в норы, появляются вновь в 15—16 час. и остаются на поверхности до захода солнца (Аргиропуло, 1939).

**Враги и паразиты.** Основными врагами из хищных птиц являются степной орел, сарычи и балобан, которые не только сами питаются зверьками, но и выкармливают ими птенцов. Из млекопитающих за сусликами, преимущественно за молодыми, охотятся ласка и перевязка. Молодых едят и некоторые змеи, в частности красnobрюхий полоз. Основными видами блох, паразитирующих на малоазийском суслике, являются пять. В их число — *Ceratophyllus transcausicus* Ioff et Arg., *Oropsylla ilovaiskii* Wagn. et Ioff и др. (Аветисян, 1951).

**Хозяйственное значение.** Степень вреда, причиняемого сельскохозяйственным культурам, меняется по годам и зависит от количества осадков и температуры весенне-летнего периода. Особенно большие повреждения отмечаются в засушливые годы, когда растительность рано выгорает и суслики ходят кормиться на поля за 400—500 м. В полупустыне, где среди лета влага сохраняется только несозревшими растениями на посевах, зверьки ежегодно наносят им серьезные повреждения. В районах, где основная территория распахана и сохраняются лишь небольшие участки целины, суслики вредят с ранней весны, выкапывая и поедая

высеянные семена, после чего переходят на питание всходами, а затем и созревающими и созревшими зернами. В 1948 г. на землях Арагацского овцеводческого совхоза урожай был полностью уничтожен сусликами на площади 60 га, а в других местах посевы пострадали на 40—60%.

Вредит огородным и бахчевым культурам в условиях поливного земледелия. Заселяя возвышенные участки орошаемых земель или поселяясь вблизи них, суслики совершают «набеги» на бахчи и огороды, поедая дыни, арбузы, фасоль, морковь, лук, картофель. При увеличении площади поливных земель следует считаться с возможностью увеличения численности сусликов и приносимого ими вреда. Наиболее эффективным способом борьбы является заправка нор цианплавом в ранневесенний период (Аветисян, 1949, 1950а, 1950б, 1951).

14. *Citellus (Citellus) tologoicus* Erbajeva et Pocatilov (1965) (foss.) — Тологойский суслик (рис. 55).

Средней величины позднеплиоценовый суслик, близкий к современному *C. dauricus* Pall., но крупнее и, как и суслики из группы *primigenius-nogaici*, сохранивший ряд признаков строения черепа, свойственных представителям подрода *Urocitellus*.

**Тип.** Осевой череп с неполным рядом коренных; № 50109 в колл. ЗИН АН СССР, зап. Забайкалье, А. Г. Покатилов, 1963 г. Кроме того, четыре фрагмента осевого черепа и более 30 нижнечелюстных ветвей оттуда же, в колл. ЗИН АН и Института земной коры СО АН СССР в Иркутске. Размеры. Тип: коронарная длина коренных — 12.7 мм, паратипы — 12.0—12.6—13.5 (n = 7); нижних коренных (паратипы) — 10.5—11.8—13.5 мм (n = 35).

**Тафономические данные.** Остатки собраны в толще делювиально-пролювиальных отложений; происходят из кротовин и погадок сов и обьедков пищи мелких хищников (лисы); переотложение незначительное. Сохранность хорошая; костное вещество и эмаль зубов большей частью слабо окрашены в коричневые тона.

**Возраст и местонахождение.** Позднеплиоценовые (виллафранкские = среднеэоплейстоценовые) отложения горы Тологой к югу от г. Улан-Удэ.

**Характеристика.** Теменные гребни лентовидной формы, не соприкасаются в их заднем отделе. Ширина каждого из носовых отростков межчелюстных костей равна или немного шире соседней носовой кости на том же уровне. Зарезцовые углубления твердого неба отсутствуют или они слабо заметны. Верхняя диастема в среднем несколько короче зубного ряда; твердое небо на уровне P<sup>3</sup> шире, чем против середины M<sup>3</sup>. Углубление на наружной поверхности сочленовного отростка выражено слабо. В то же время, в отличие от *C. dauricus*, скуловые дуги шире расходятся в стороны в их переднем отделе, надглазничные отростки крупнее и заметно приподняты над плоскостью лобной кости, резцовые отверстия длиннее, параокципитальные отростки короче (не заходят за уровень нижних краев затылочных мышечков), подбородочное отверстие расположено сравнительно близко к переднему гребню массивной площадки. Все эти признаки сближают *C. tologoicus* с сусликами подрода *Urocitellus* и с ископаемыми из группы *primigenius-nogaici*. Коренные с коронкой средней высоты. P<sup>3</sup> слабо двувершинный. Площадка заднего воротничка (мезостилия) на P<sup>4</sup>—M<sup>3</sup>, в отличие от строения, свойственного *C. dauricus*, хорошо развита; промежуточный бугорок заднего гребня (метастиль) на M<sup>1</sup>—M<sup>2</sup> сильнее обособлен от задне-наружного

бугра, чем от внутреннего (протокона), — сходство с даурским сусликом. У некоторых экземпляров на  $M^3$  имеется задний гребень, хорошо развитый у длиннохвостых сусликов и отсутствующий у даурского.  $P_4$  как и у этого последнего со сравнительно крупным передним промежуточ-

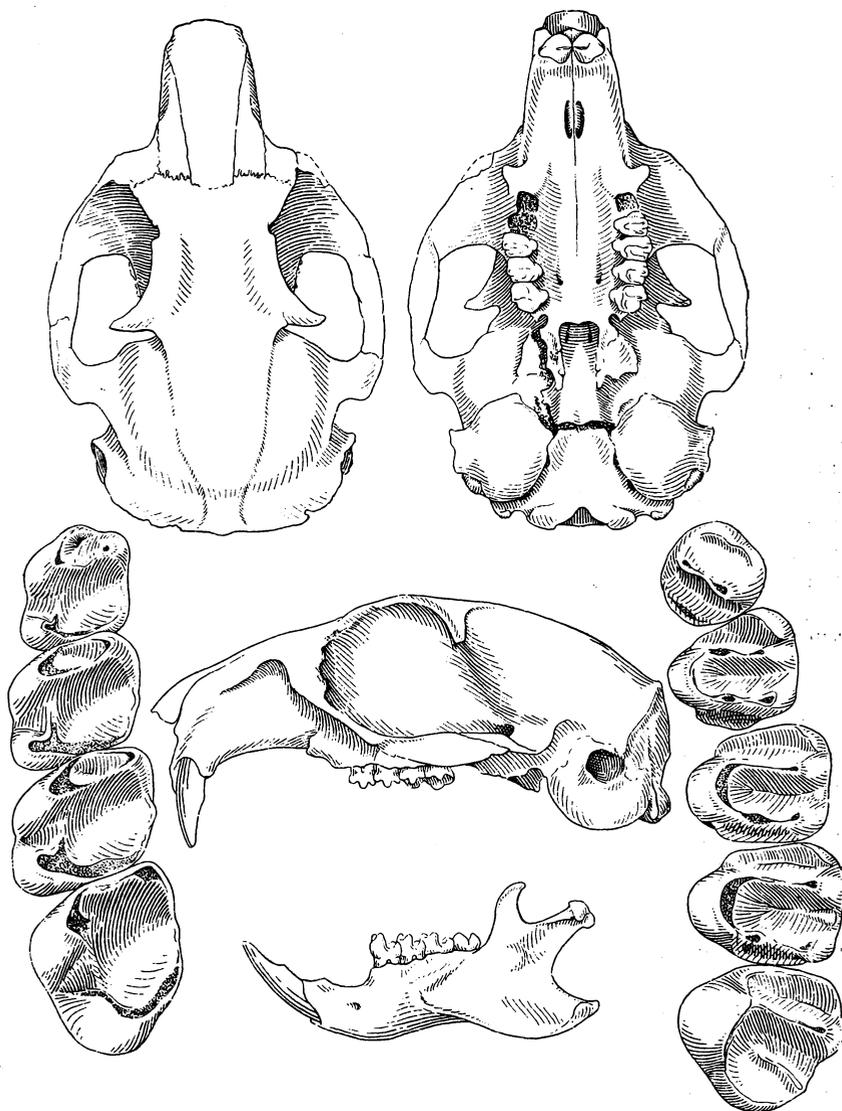


Рис. 55. Череп тологийского суслика (*Citellus tologoicus* Erb. et Pocat.), поздний плиоцен, западное Забайкалье.

ным бугорком (протоконулюсом) и небольшим, слабо повернутым вперед гипоконидом, незначительно выступающим за уровень наружного края передне-наружного бугра. Наружный краевой промежуточный бугорок (мезостилид), на всех нижних коренных развит слабо или отсутствует. Задний гребень между передней парой бугров  $M_1$ — $M_2$  полный.  $M_3$  с небольшим энтоконидом, отделенным от гипоконида углублением на жевательной поверхности.

**Систематические замечания.** Тологойский суслик — вероятный предок *C. dauricus*. В отличие от геологически приблизительно одновозрастных восточноевропейских сусликов из группы *primigenius—nogaici* он имеет уже меньшее число признаков, свойственных современным длиннохвостым сусликам, что позволяет с уверенностью отнести его к подроду *Citellus*.<sup>1</sup> Отношение его к позднеплиоценовому корейскому *C. tomanensis* Tok. et Moogi неясно.

**Палеоэкологические данные.** В составе сопутствующей фауны грызунов известны виды, указывающие на существование в это время сухих степей монгольского типа: пищухи из группы *daurica*, вымершей желтой пеструшки (*Lagurus simplicidentis* Young), вымершего подвиды тушканчика-прыгуна (*Allactaga saltator* Ew.) и др.

15. *Citellus (Citellus) dauricus* Brandt (1843) — Забайкальский, или даурский суслик (рис. 56).

**Характеристика.** Длина тела до 230 мм, хвоста до 65 мм (обычно 21—31% длины тела). Окраска очень близка к таковой малоазийского и светлых форм европейского сусликов. Верх светлый, песчано-серый, без пятен и светлой пестрины (иногда наблюдается лишь у зверьков в ювенильном меху), с темной штриховатостью от коричневых кончиков волос. Светлая, желтоватая окраска боков и брюшной стороны распространяется также и на шею, нижнюю поверхность головы и передние конечности; реже эти части палевые или белые, как у предыдущих видов. Верхняя поверхность головы едва темнее спины. Под глазами и на щеках иногда заметные потемнения. Хвост в его конечной трети с отчетливой черно-белой каймой.

Кондилобазальная длина черепа — 38.9—40.3—42.5 мм, длина верхних коренных — 8.9—9.4—10.35 мм, нижних — 9.05—9.1—9.4 мм. Верхняя линия профиля слабо выпуклая. Основание носового отдела либо уплощенное как у *C. xanthoprymnus*, либо равномерно выпуклое в поперечном направлении, хотя и значительно слабее, чем у *C. citellus*. По очертанию черепа в скуловых дугах, в том числе по строению их переднего края, занимает промежуточное положение между обоими этими видами. Теменные гребни как и у европейского суслика не сливаются в сагиттальный и, по-видимому, не соприкасаются здесь даже у старых особей. Лоб относительно длинный, как у *C. suslicus*, и широкий, как у европейского и малоазийского видов. Надглазничные вырезки неглубокие, не бывают замкнутыми или заросшими. Небольшие резцовые углубления твердого нёба имеются. Задняя вырезка нижней челюсти сравнительно глубокая (как у *C. suslicus*), подбородочное отверстие расположено далее впереди, чем у других видов подрода. Сочленовный отросток короче и уже в основании, чем у этих последних, относительно узкий (как у *C. suslicus*) под сочленовной головкой. Углубление на его наружной поверхности широкое и мелкое, наиболее глубокое в его средней части. Угловой и венечный отростки с узким основанием (уже, чем у других видов подрода). Нижняя диастема относительно длинная (длиннее только у *C. xanthoprymnus*), резцовый отдел как у *C. citellus* низкий в его средней части. Массетерная площадка низкая в ее переднем отделе (как у *C. musicus*).

<sup>1</sup> За время нахождения рукописи в печати в виллафранкских (среднеэоплейстоценовых) отложениях Забайкалья В. С. Зажигинным были найдены и описаны (рук.) остатки суслика подрода *Urocitellus*, названного им *C. itancinicus* Zajigin. Итанцинский суслик возможно существовал одновременно с *C. (C.) tologicus*.

Коренные зубы высококоронковые; средняя пара верхних укорочена в передне-заднем направлении не сильнее, чем у обоих других видов группы *citellus*, нижние — сильнее, почти как у *C. suslicus*. Площадки пара- и метастилей  $M^1-M^2$  заметно суживаются по направлению к протокону, очертания этих зубов треугольные; мезокон на них отсутствует. Углубление, разделяющее передние гребни  $P^4-M^2$  на наружный и внутренний участки, хорошо выражено лишь на  $P^4$ . Промежуточный бугорок на задних гребнях тех же коренных маленький, слабо обособленный от соседних, сжатый в передне-заднем направлении. Почти у половины всех особей на  $P^4$  здесь имеется два промежуточных бугорка  $P^3$  относительно крупный (крупнее только у *C. alaschanicus*) со сравнительно крупными, хорошо обособленными и мало различающимися по величине лопастями его переднего гребня. Площадка заднего воротничка этого зуба невелика.  $P^4$  с небольшой площадкой парастилия с незначительным или средне развитым (у особей из южной части ареала) бугровидным разрастанием его передне-наружного угла.  $M^3$  по степени укороченности уступает только таковой у *C. citellus* и, как и у этого вида, не имеет заднего гребня.  $P_4$  укорочен в передне-заднем направлении, в форме прямоугольника, вытянутого поперек зубного ряда. У него один задний корень, уплощенный в передне-заднем направлении, и лишь одно гнездо в задней части альвеолы зуба. Наружная из передних лопастей заметно крупнее внутренней; их передняя поверхность уплощенная, особенно наружной. Передний промежуточный бугорок маленький. Гипоконид как и у других видов группы *citellus* слабо обособлен, передняя ширина зуба из-за сильного развития наружной лопасти в среднем на 4% превышает заднюю (меньше, чем у *C. citellus*, но больше, чем у *C. xanthorhynchus*).  $M_1-M_2$  с небольшим гипоконидом и на нестертых зубах с явственным небольшим бугорком на переднем конце энтоконидной лопасти. Иногда имеются небольшие краевые внутренние бугорки в виде обособленных зубчиков. Задний гребень между передними буграми  $M_1$  как и у *C. citellus*, сравнительно слабо понижается в его средней части; у некоторого числа молодых особей следы его встречаются и на  $M_2$ .  $M_3$  как и у европейского суслика укорочен; строение его гипоконида и степень обособления энтоконидного отдела как у этого вида.

**Распространение.** Степи (полынные и злаковые по преимуществу) юго-восточного Забайкалья, восточной Монголии, Северного и Северо-Восточного Китая. В СССР населяет южную часть юго-восточного Забайкалья, к северу приблизительно до линии, проходящей через Нерчинский Завод, южнее Александровского Завода на ст. Оловянную на р. Ононе, где известен также с ее левобережья. Вверх по правому берегу этой реки встречается вплоть до государственной границы с МНР. В Монголии — на запад до верховьев р. Ульдзя, верховьев р. Керулен в 300 км к востоку от Улан-Батора, откуда граница поворачивает на юго-восток и выходит к монголо-китайской границе восточнее ст. Дзамын-Удэ на железной дороге Улан-Батор—Пекин. Как проходит граница в Северном Китае, на территории провинций Суйюань и Шаньси — неизвестно. Восточная граница огибает с юга хребет Б. Хинган, заходит языком к северу до Цицикара, откуда спускается на юг, проходя через Харбин и Шеньян, захватывает часть (южную?) Ляодунского полуострова и выходит в северокитайские степи севернее Пекина.

**История и систематическое положение.** С территории Северного Китая из плейстоценовых по преимуществу пещерных отложений известны

остатки мелких сусликов, отнесенные к «*C. mongolicus*». Однако точная систематическая принадлежность их неясна, как и *C. tomanensis* Tok. et Moogi, 1939 из среднего (?) — позднего плейстоцена п-ова Корея. Этот последний, по данным описавших его авторов (Tokunaga a. Moogi, 1939), крупнее, чем *C. dauricus*: длина верхних коренных — 12.7, 13, 13 мм, нижних — 12.5, ( $n = 5$ ), что действительно заметно больше, чем у крупного *C. d. mongolicus* M.-Edw., с которым они ведут сравнение. Однако другой существенный признак диагноза — значительная длина резцовых отверстий, более чем в полтора раза превышающих длину их у *C. d. mongolicus*, — не подтверждается при сравнении, правда с ограниченным числом экземпляров этого подвида. Требуется также специальное сопоставление корейской формы с предыдущим видом.

Даурский суслик более близок к *C. citellus*, чем малоазийский суслик; некоторыми авторами (например, Ellerman, 1940) считается лишь подвигом первого. Наиболее характерной следует считать следующую совокупность признаков вида: однотонная, без пестрин и светлой ряби, песчано-серая окраска верха в сочетании с черно-белой оторочкой хвоста; относительно короткий сочленовный отросток и узкий в основании угловой отдел нижней челюсти; сравнительно крупный  $P^3$ .

Кроме того, от европейского суслика отличается: уплощенным или лишь слабо выпуклым в поперечном направлении основанием носового отдела, относительно длинным лбом, подбородочным отверстием нижней челюсти, расположенным далее вперед, сочетанием длинного и низкого в его средней части резцового отдела, укороченным в передне-заднем направлении  $P_4$  постоянно имеющем лишь два корня.

От алашаньского суслика, кроме признаков, указанных выше для *C. citellus*, отличается: опущенными до подошвенных бугорков ступнями, более массивным носовым отделом, более слабыми надглазничными отростками, мелкими слуховыми барабанами, длинной нижней диастемой, более мелким  $P^3$ .

**Географическая изменчивость и подвиды.** Восточные части ареала населяют более длиннохвостые и, по-видимому, в среднем более крупные особи, чем западные. Окраска темнеет и несколько краснеет к востоку и светлеет и желтеет к югу (по крайней мере на западе области распространения).

Описано четыре подвида, однако вряд ли можно различить более трех.

1. *C. d. dauricus* Brandt (1943) — мелкая, сравнительно короткохвостая светлоокрашенная форма; красноватые тона развиты слабо. Носовой отдел черепа уплощенный в его основании, второй промежуточный бугорок на заднем гребне  $P^4$  встречается сравнительно редко. Р а с п р о с т р а н е н и е: юго-восточное Забайкалье, восточная Монголия.

2. *C. d. ramosus* Thomas (1909) (= *umbratus* Thomas, 1908) — более крупная и длиннохвостая форма; окраска верха темнее, чем у предыдущей, красноватые тона особенно в окраске боков более отчетливы. Носовой отдел черепа более выпуклый, второй промежуточный бугорок на заднем гребне  $P^4$  встречается чаще. Р а с п р о с т р а н е н и е: Северо-Восточный Китай.

3. *C. d. mongolicus* Milne-Edwards (1867) — недостаточно известная, крупная и, по-видимому, наиболее светлоокрашенная форма. Р а с п р о с т р а н е н и е: Северный Китай.

**Местообитания и численность.** Населяет преимущественно целинную ксерофитную степь; в условиях холмистого ландшафта обитает на склонах южной экспозиции, не избегая песчаных и мелкощебнистых почв. Среди высокотравных, луговых и заболоченных участков, а также на

пашнях и залежах не селится. Из вторичных местообитаний наиболее высокая численность наблюдается в местах постоянного выпаса скота, у населенных пунктов, ферм и на обочинах дорог (Кузнецов, 1929; Бибииков, 1949, и др.). Считается, что на участках, выбитых скотом, сусликам благоприятствует малая высота травостоя, увеличивающая возможность обзора. Д. И. Бибииков (1949) полагает, что основным фактором, привлекающим сюда сусликов, является обилие помета скота и находящихся под ним жуков и их личинок. Кроме того, на выгонах травы, объединенные скотом, постоянно вегетируют, сохраняя сочность и свежесть дольше, чем на участках целинной степи (Некипелов, 1959а). Охотно селится на сурчиных тарбагана; по данным Д. И. Бибиикова (1949), число нор здесь в 5—10 раз выше, чем вне них.

В Забайкалье плотность жилых нор в целинной степи колеблется от 1 до 8 на 1 га (Зверев, 1936).

В Монголии наибольшая плотность поселений отмечается вблизи поселков и мест постоянных летовок, где достигает 24—26 нор на 1 га.

В Северо-Восточном Китае, по наблюдениям И. Ф. Терещенко (1957), среднее число нор в целинной степи равно 29.9 на 1 га, а вблизи полей или даже на самих посевах гречихи, гаоляна и проса, на которые суслики вытесняются в связи с распашкой степи, — 8.3 норы на 1 га. В долине р. Ляохэ интенсивная распашка степи не привела к исчезновению сусликов. Межи, разделяющие небольшие поля, превратились в места их постоянных поселений, откуда зверьки расселяются на поля, как только для этого создадутся благоприятные условия. Численность колеблется в зависимости от состояния посева и произрастающей культуры. Так, на посевах гречихи, бобов и чумизы она постоянно выше, чем на посевах кукурузы, конопли и гаоляна, обладающих более высоким стеблем (Камнев, 1957б).

**Норы.** В отличие от большинства других видов, даурский суслик по крайней мере в северных частях области своего распространения ежегодно роет новые постоянные норы, как выводковые, так и зимовочные, а самцы и холостые самки летом живут во временных норах. По данным Д. И. Бибиикова (1952), постоянные норы не имеют привходных земляных холмиков, вертикальный ход у них отсутствует. Как правило, имеется только одно выходное отверстие, которым открывается пологий ход длиной 20—100 см. Обычно он переходит в круто опускающееся колено 45—120 см длиной. И тот и другой редко идут прямолинейно, а обычно делают повороты. Гнездовая камера шаровидной формы, 15—16 см в поперечнике, заполнена сухими листьями типчака, ковыля, узколистной осоки; вблизи населенных пунктов в составе подстилки находили также клочки ваты, тряпки, шерсть, перья птиц. Вблизи камеры имеются отнорки-тупики, 15—35 см длиной, используемые в качестве уборных.

В Северо-Восточном Китае П. И. Камнев (1957б) встречал постоянные норы как с расчищенными, так и с забитыми старыми ходами и полузасыпанными камерами, напоминающие сложные многолетние норы малого суслика. Таким образом, возможно, что на юге ареала даурский суслик все же использует одну нору в течение нескольких лет. Гнездовые камеры встречены здесь на глубине 60—75—100 см, длина ходов составляет 146—160—200 см.

Временные норы представляют собой простой ход 50—150 см длины, с диаметром входного отверстия 5—6 см, идущий в глубину на 30—70 см без камеры, но примерно у половины нор с короткими отнорками. В качестве временных убежищ используют части нор даурской пищухи,

монгольского тушканчика, некоторых полевок. Непосредственными наблюдениями установлено, что в течение дня суслики посещают несколько десятков временных нор.

**Пища.** Основное место в питании занимают цветы и вегетативные части растений. А. А. Московский (1957) в условиях клеточного содержания установил, что из 45 видов растений, обычных для забайкальских степей, зверьки поедают только 15, причем у большинства лишь цветоч-

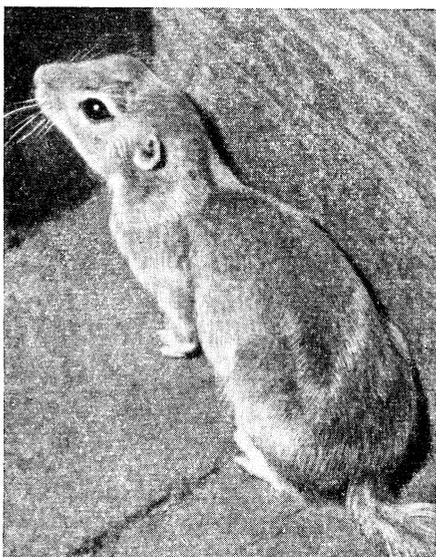


Рис. 56. Даурский суслик (*Citellus dauricus* Br.). Фото Б.С. Виноградова.

ные головки. Особенно охотно поедались цветы ириса (110—112 за день), а также остролодочника, козлеца, лапчатки, одного из видов астрагалов. В июне—августе преобладают цветы володушки и льнянки; особенно хорошо поедаются цветы и листья сараны. В то же время весной, несмотря на малое количество кормов, суслики совершенно не трогали цветы прострела и побеги лука.

Особое место в питании этого вида занимают насекомые, встречающиеся в 65% исследованных желудков (Бибилов, 1949, 1952). В ряде случаев остатки жуков были единственным их содержимым; это в основном чернотелки и их личинки, жужелицы, усачи, долгоносики, а также гусеницы бабочек. М. Г. Петухов и Б. И. Пешков (1958) пришли к выводу, что роль животных кормов особенно велика весной и осенью в период высыхания растительности.

Семена, составляющие незначительную часть пищевого рациона, поедаются преимущественно в конце лета и осенью. Подземные части растений, за исключением лукович сараны, поедаются мало.

**Размножение.** Половозрелыми становятся на втором году жизни; годовалые особи менее плодовиты, чем более старые. В Забайкалье гон начинается в первой половине апреля, с небольшими отклонениями и, как и в Монголии, в конце этого месяца—начале мая большинство самок беременны. В размножении принимает участие 87—97% самок, вероятная продолжительность беременности около 28 дней, среднее число эмбрионов 8,4, наибольшее — 13. Молодые рождаются в середине—второй половине мая, продолжительность лактации около 25 дней. (Павлов, 1934; Бибилов, 1949). У китайского подвида число плацентарных пятен у родивших самок в среднем 7,8 (от 4 до 12).

В последней декаде июня молодые зверьки выходят из нор и вскоре же начинают расселяться в близлежащие временные норы, а затем роют новые зимовочные. В это время прибылые суслики весят 80—90 г, при длине тела 140—160 мм, а в августе их размеры и вес уже почти не отличаются от таковых взрослых зверьков. Смена молочных переднекоренных происходит приблизительно через месяц после выхода прибылых животных на поверхность. По данным Д. И. Бибилова (1949), почти 85% их гибнет в течение первого года жизни; высокая смертность наблюдается и среди сусликов других возрастных групп, и особи старше

трех лет в популяции практически отсутствуют. Соотношение полов во всех возрастных группах примерно 1 : 1.

**Образ жизни.** Пробуждаются в конце марта—начале апреля, в зависимости от интенсивности снеготаяния и скорости прогревания почвы. Остаточные жировые запасы составляют в это время около 10% от веса тела у самцов и около 15% у самок. Они представляют собой энергетический резерв на случай наступления непогоды, когда зверьки отсиживаются в норах (Бибиков, 1952). В Забайкалье самцы залегают в конце июля—первой половине августа, самки — во второй половине этого месяца—начале сентября, молодые — в конце сентября—начале октября. Ко времени залегания количество жира у самцов достигает 150 г, у самок — 70 г, у молодых — 40 г (Бибиков, 1952). Как и у других видов сусликов, для нормального протекания спячки большое значение имеет целостность подстилки; ее нарушение может легко привести к гибели зверьков (Некипелов и Пешков, 1958; Некипелов, 1959а).

По наблюдениям Д. И. Бибикова (1949), весной и осенью зверьки находятся на поверхности в течение всего дня — с 8—9 час. утра до 18—19 час. В жаркие летние дни активность носит хорошо выраженный двухфазный характер. В это время суслики появляются после высыхания росы через 2—2.5 часа после восхода солнца, кормятся до 12—13 час., до 16 уходят в норы и исчезают вечером еще задолго до заката солнца.

Даурские суслики весьма подвижны. В период гона они могут пробегать до 1.5 км в день, а во время кормовых перекочек уходят на 600—700 м. Интенсивность передвижений меняется по годам (Некипелов, 1959а).

**Враги, паразиты и эпидемиологическое значение.** Гибель сусликов от хищников велика. По данным И. П. Бром (1952, 1954), остатки их встречены в экскрементах корсака (7.7% от числа случаев), степного хорька (11.5%), лисицы (8%). В. М. Липаев и П. П. Гарасов (1952) находили их кости в погадках балобанов и канюков. Б. И. Пешков (1957) указывает, что в пищевых остатках у гнезд сарычей остатки сусликов составляют 16%, балобанов — 17%, орлов — 6.6—11.7%, болотных сов — 17%.

Из 23 видов блох массовыми являются *Frontopsylla luculenta* J. et R. и *Ceratophyllus tesquorum* Wagn. Многочисленны также предимагинальные стадии двух видов иксодовых клещей и два вида вшей (Дарская, 1954; Емельянова и Жовтый, 1957).

В Забайкалье у этого суслика неоднократно выделялся возбудитель чумы, и, несмотря на его обычно низкую численность, как носитель вируса он стоит на втором месте после тарбагана. В то же время такая численность исключает возможность самостоятельного поддержания даурским сусликом чумной эпизоотии (Некипелов, 1959б).

**Хозяйственное значение.** В областях, где суслик поселяется вблизи посевов, он может причинять существенный вред зерновым, бахчевым и огородным культурам.

Шкурки в незначительном количестве используются как второстепенный вид пушнины.

16. *Citellus (Citellus) musicus* Menetriad (1832) — Горный кавказский суслик (рис. 57).

**Характеристика.** Длина тела до 245 мм, хвоста до 52 мм (относительная длина хвоста как у *C. pygmaeus* — 18—24% длины тела). По окраске

сходен с северными европейскими, а также с западными формами малого суслика: верх темный, буровато-серый, со слабо выраженной пятнистостью. Бока и брюшная поверхность серее, чем у этого вида из-за просвечивающих более длинных серых оснований волос. Темное окаймление светлого конца хвоста хорошо выражено.

Кондилобазальная длина черепа — 41.6—43.5—45.5 мм, длина верхних коренных — 10.0—10.4—11.0 мм, нижних — 9.35—9.6—9.8 мм. По форме и пропорциям, а также строению зубов ближе всего к западным и северным подвидам *C. pygmaeus*. От этого вида в целом, кроме большей величины, отличается: 1) относительно более коротким лбом; 2) более длинными носовыми костями; 3) более узким заглазничным сужением; 4) более мощными и более опущенными книзу надглазничными отростками; 5) обычно замкнутыми в отверстия надглазничными вырезками (у *C. pygmaeus* они если и замыкаются, то на более поздних возрастных стадиях); 6) более широким твердым небом со слабее расходящимися вперед зубными рядами. Зубы: 1)  $P^3$  относительно меньше; 2)  $P^4-M^2$  менее укорочены в передне-заднем направлении (как у большинства представителей подрода *Citellus*, кроме пустынных); 3)  $P_4$  также менее укорочен в передне-заднем направлении, с сильнее редуцированным гипоконидом, и передняя ширина зуба более чем на 10% превышает заднюю, обе передние лопасти зуба мало отличаются по величине, передняя поверхность их выпуклая, задний корень один; 4) задний гребень между передними буграми  $M_2$  слабо выражен, низкий в его средней части и быстро исчезает при стирании; 5) энтоконидный отдел  $M_3$  слабее обособлен от гипоконида по краю зуба; 6) наружные краевые промежуточные бугорки (мезостилиды) на нижних коренных, если имеются, то маленькие; 7) верхние резцы изогнуты круче, а нижние — более полого в их свободных отделах (как у большинства типичных представителей подрода *Citellus*).

**Распространение.** Горные степи и луга центральной части Кавказского хребта на высотах 1500—3100 м над ур. м., между Черным, Пастбищным и Скалистым хребтами с севера и северным склоном Главного хребта с юга, а также к востоку от Грозного, между Терским и Сунженским хребтами (Алхан-Чуртская широтная долина).

В верховьях р. Кубани обитает к югу от ее правого притока Худеса, в верховьях р. Малки — к югу от ее левого притока Гарбази, а также по верхнему и среднему течению р. Хасут. По правым притокам Малки проникает в бассейн верхнего Баксана к северу до теснины этой реки в Скалистом хребте. По долине р. Джигиом (правый приток Малки) проникает в верховья р. Чегем, откуда по р. Беши-Бузук-Су и по северному склону горы Чегем-Баши заходит и в долину Безенгийского Черека к северу до с. Усхур. За последние 15 лет отмечено проникновение суслика по верхнему Баксану к западу от устья р. Адыль-Су (Верещагин, 1959).

**История и систематическое положение.** Ископаемые остатки известны в западной части Главного хребта из отложений конца среднего плейстоцена (верховья р. Белой к западу от с. Хамышки). Кроме того, упоминается о находке костей какого-то мелкого суслика в ранне(?) голоценовых остатках из погадок филина в теснине р. Баксан (Верещагин, 1959). Значение первого из этих фактов трудно переоценить, поскольку для объяснения существования изолированных горных колоний данного вида до настоящего времени использовались лишь косвенные палеогеографические соображения. При этом одни исследователи принимали возраст этой изоляции средне- или позднеплейстоценовым (Щукин, 1925; Свириденко, 1927), допуская проникновение суслика в горы в период

наибольшего развития степей; другие (Верещагин, 1959) склоняются к признанию более позднего, голоценового расселения его в центральной части Главного хребта, в обход передовых облесенных горных цепей или в такие отрезки голоцена, когда они не представляли собой экологического барьера. В то же время для изолированных алханчуртских колоний

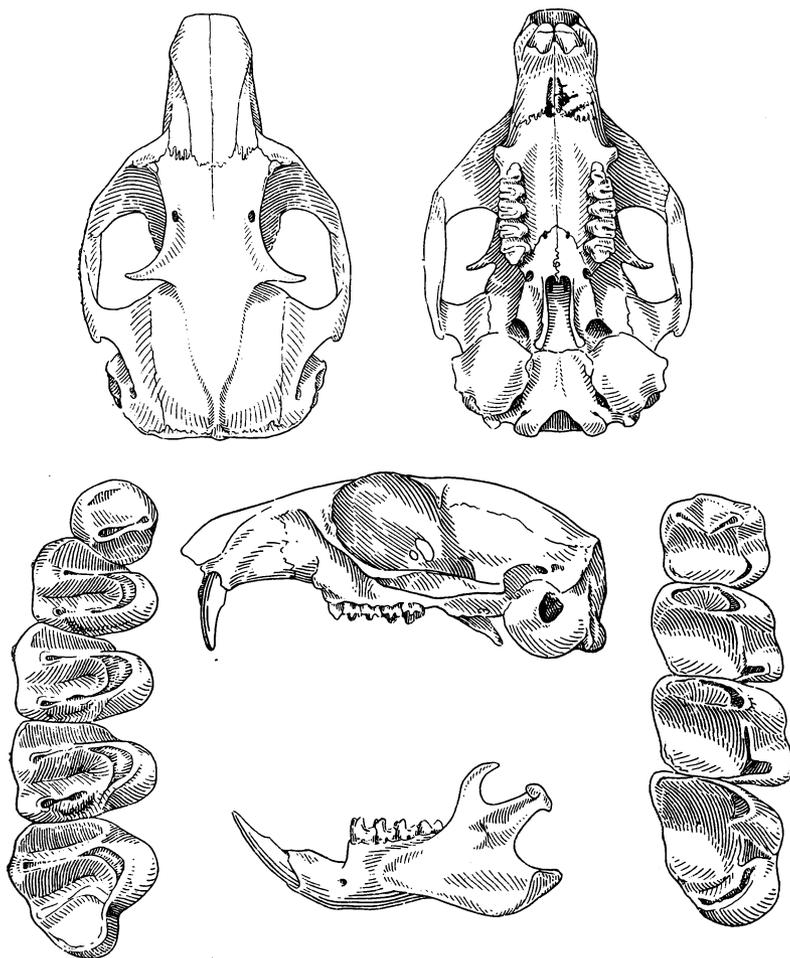


Рис. 57. Череп горного кавказского суслика (*Citellus musicus* Men.),  $\times 1.3$ .

тот же автор указывает среднечетвертичный возраст, допуская возможность переживания суслика и на Главном хребте даже с начала четвертичного периода. Находка остатков вымершего подвида (см. ниже) горного кавказского суслика в верховьях р. Белой указывает на то, что в конце среднего плейстоцена прилегающее к месту находки, ныне облесенное Лагонакское плато было заселено степной фауной грызунов (здесь же найдены кости сурка; Алексеева и Ломизе, 1960). Если такая природная обстановка была свойственна западной, более влажной части Большого Кавказа, то в направлении к востоку степень развития горно-степных ландшафтов вряд ли была в это время меньшей. Здесь горные

колонии сусликов в отдельных местах легко могли удержаться до современности, в отличие от верховьев р. Белой, откуда зверьки были вытеснены горными лесами. Эти соображения не исключают, разумеется, и возможностей неоднократного, в том числе и сравнительно позднего, проникновения сусликов в горы из предгорных степей. В горной стране, с такой сложной историей развития рельефа и ландшафтов, как Кавказ, вопросы давности поселений степных видов в горах должны решаться на основании данных палеонтологии и детальных сравнительно-морфологических исследований. В этом плане специального изучения требует алханчуртский подвид, по-видимому, со смешанными признаками *C. musicus* и *C. pygmaeus*.

Горный кавказский суслик был описан в качестве особого вида более 130 лет назад; самостоятельным видом считал его и И. Брандт (Brandt, 1843) в своей первой монографии наземных белчихих. В дальнейшем большинство авторов (Сатунин, 1907; Мартино, 1915; Оболенский, 1927; Огнев, 1947) считало горного кавказского суслика подвидом малого. П. А. Свириденко (1937) показал, что первоначальное мнение Менетрие и Брандта было более правильным. К этим же представлениям склонялся и А. И. Аргиропуло (Виноградов и Аргиропуло, 1941), а также И. М. Громов (1961а, 1963). Здесь, следуя представлениям П. А. Свириденко, мы восстанавливаем видовую самостоятельность *C. musicus*. Он обнаруживает большее сходство с темноокрашенными и относительно узкоскулыми формами малого суслика из частей его ареала, лежащих к западу от Волги и в северном Заволжье. Лишь значительные ширина черепа на уровне передних углов орбит и ширина (высота) скуловых дуг — признаки восточных (пустынных) форм *C. pygmaeus*. В то же время такие признаки, как пропорции верхних коренных и отсутствие полного заднего гребня между передними бугорками  $M_2$ , сближают *C. musicus* с типичными видами подрода *Citellus* более, чем малого суслика.

**Географическая изменчивость и подвиды.** Известно два современных подвида; здесь описывается также один ископаемый.

1. *C. m. musicus* Menetrié (1832) — размеры сравнительно крупные, окраска верха относительно темная, пятнистый рисунок выражен слабо, брюшная поверхность палево-желтоватая. Экземпляры с более рыжеватыми тонами в окраске верха выделяются в *natio saturatus* Ognev (1947). Распространение: верховья Кубани, Малки, Баксана.

2. *C. m. bohemi* Krassovsky (1932) — мельче типичного подвида, окраска верха светлее, пятнистость выражена более отчетливо; в светлой окраске брюшной поверхности преобладают желтовато-ржавые тона. Распространение: Алханчуртская широтная долина к востоку от Грозного.

3. *C. m. sviridenkoi* I. Gromov subsp. nov. (foss.) (рис. 58, 2). Диагноз: восходящий отдел челюсти узкий, и совместная наименьшая ширина венечного и сочленовного отростков в их основании менее 85% наибольшей ширины углового отдела. Оба эти отростка поставлены более вертикально, чем у современных форм, венечный слабо изогнут в направлении назад, сочленовный — быстро суживается к вершине. Подвид назван в честь видного украинского териолога Павла Алексеевича Свириденко. Тип: левая нижнечелюстная ветвь (без  $M_3$  и его альвеолы) взрослой особи с зубами на средней стадии стирания; № 374/372 в колл. Геологического института АН СССР, сборы Л. А. Алексеевой, 1957 г. Размеры: наибольшая длина челюсти — 30.6 мм, нижних коренных — около 9.2 мм,  $P_4-M_2$  — 6.5 мм. Тафономические данные: остатки происходят из сильно сцементированной костеносной брекчии, отложившейся на дне карстового колодца. Челюсть не несет следов

окатки; как костное вещество, так и зубы, цвета близкого к естественному, и эмаль резца сохранила еще легкую желтоватую окраску. Местонахождение и возраст: хребет Азиш-Тау (1400—1500 м над ур. м.) на восточной окраине Лагонакского плато в междуречье р. Белой и ее левого притока р. Курджипс. На основании состава сопутствующей фауны возраст определяется концом среднего—началом позднего плейстоцена (Алексеева и Ломизе, 1960). Систематические замечания: совокупность таких признаков, как крупные размеры, отсутствие гипоконида на  $P_4$  и наличие у него лишь одного заднего корня, равно как и отсутствие заднего гребня между передними буграми  $M_2$ , заставляет отнести азиштаусского суслика к *C. musicus*. Кроме признаков, указанных в диагнозе, характерны: мелкая и широкая задняя вырезка и почти равномерно полукруглая венечная, так как входящий, обращенный вершиной вперед угол в основании венечного и углового отростков едва намечен. Угловой отдел широкий, загнута внутрь часть его заметно меньше, чем у *C. pygmaeus*. Сочленовный отросток узкий под сочленовной головкой. От среднечетвертичных сусликов из группы *musicoides*, к которым *C. m. sviridenkoi* subsp. nov. приближается по величине, вертикально поставленному венечному отростку и наличию одного заднего корня  $P_4$ , помимо остальных признаков диагноза и описания, отличается также относительно более длинной диастемой. Вполне вероятно, что описываемая здесь форма является самостоятельным видом. Значительный интерес представляет ее отношение к нижнечетвертичному *Citellus* sp.? из Грузии (Векуа, 1961). Палеэкологические данные: в составе сопутствующей фауны млекопитающих найдены: пещерная гиена, кавказский тур, муфлонообразный баран, сурок из группы *bobak* (Алексеева и Ломизе, 1960), а также полевка из группы *arvalis-socialis*. Все это указывает на наличие в конце среднего плейстоцена степей на месте нынешнего горно-лесного пояса.

**Местообитания и численность.** Населяют склоны гор с полынно-злаковой растительностью; селятся на разнотравно-злаковых пастбищах, субальпийских лугах с высоким травостоем, на альпийских с низкорослой растительностью; роют норы на посевах ячменя и залежных землях. По данным П. А. Свириденко (1937), селятся также на лесных полянах, опушках и вырубках. Начиная с тридцатых годов наблюдается увеличение площади, занятой поселениями сусликов в связи с вырубкой лесных массивов. Численность всюду невысока, но на отдельных участках достигает 185 особей на 1 га (Шурыгина, 1955).

**Норы.** Постоянные норы не имеют вертикальных ходов, выброса земли перед входом, а гнездовые камеры, как правило, располагаются выше входных отверстий, что можно рассматривать как приспособление против затопления. В зависимости от сложности строения различают несколько типов постоянных нор. Более простые имеют один выход и одну камеру; общая длина их ходов — 140—315 см. Они обычно принадлежат самцам или молодым самкам. Выводковые норы устроены более сложно: они имеют 2—3 выхода и 2—5 камер. Наиболее сложные норы возникают в результате соединения нескольких простых, когда взрослые самки и самцы, а также молодые зверьки используют старые соседние норы, соединяя их, обновляя ходы и роя новые камеры. Общая протяженность ходов таких нор достигает нескольких десятков метров (Свириденко, 1937). Гнездовые камеры имеют меньшие размеры и располагаются ближе к поверхности, чем у малого суслика (средние цифры соответственно 48 и 83,5 см глубины). Общая же длина ходов у горного кавказского суслика больше, чем у малого.

Временные норы имеют протяженность до 1 м и глубину не более 30 см (Шурыгина, 1955).

По данным П. А. Свириденко (1937), кавказский горный суслик избегает твердого грунта и селится на мягких рыхлых почвах, благодаря чему весенняя и дождевая вода быстро всасывается и не попадает в гнездовые камеры. Кроме того, такие почвы дают возможность быстро зарываться при преследовании. Упомянутый автор обнаруживал при раскопке нор земляные пробки до метра длиной.

**Питание.** Исследуя содержимое желудков, А. Ф. Орлова (1959б) показала, что основу питания составляют зеленые части растений, причем предпочитаемыми являются различные злаки и клевера. Из числа первых это овсяница, мятлики, костер, бородач (*Andropogon*) и щетинник (*Setaria*). Охотно поедаются также осот, подорожники (не только листья, но и цветы и плоды), астрагалы, чистец и др. Примесь животной пищи всегда очень незначительна.

**Размножение.** Как и у других горных видов, зависит от высоты местности. Период гона начинается в апреле и продолжается около месяца. Беременные самки встречаются со второй декады апреля; продолжительность беременности — 20—22 дня. Количество эмбрионов невелико — 4—6 (Орлова, 1959а); число детенышей — 5—6. Рост и развитие происходят значительно медленнее, чем у малого суслика. По наблюдениям в неволе (Свириденко, 1937), новорожденные суслията весят в среднем 6.2 г, при длине тела 45 мм. В шестидневном возрасте те же показатели 7.5 г и 57 мм. В 19 дней зверьки покрыты густой короткой шерстью, но еще слепые; пятнистость хорошо заметна. На 23-й день они прозревают и у них открываются ушные раковины. Вес их в это время равен в среднем 25 г, длина тела — 90 мм. В месячном возрасте начинают питаться самостоятельно, но еще долгое время не покидают гнездовой норы. Расселение начинается в середине июля.

Интенсивность размножения находится в зависимости от возраста сусликов и их упитанности. А. Ф. Орлова (1959а) наблюдала у истощенных зверьков неполный сперматогенез у самцов и яловость у самок. Обычно не размножается также большая часть самок приплода предшествующего года и старых (четырёхлетних) особей.

В популяции число годовалых зверьков и зверьков старших возрастных групп приблизительно равно. Соотношение полов 1:1, однако в составе последних самцы преобладают.

Растянутый период размножения, малое количество эмбрионов и детенышей в помете можно рассматривать как приспособление к условиям существования в сухих горных долинах с малым количеством осадков.

**Образ жизни.** Время пробуждения в зависимости от высоты местности колеблется между концом марта (остепненные склоны среднегорья) и началом мая (высокогорье), в общих чертах совпадая со сроками снеготаяния (Свириденко, 1937). Сроки залегания также растянуты и зависят, кроме того, и от упитанности зверьков. На высоте 1200—1400 м над ур. м. старые самцы залегают в начале августа, самки — в начале сентября, прибылые зверьки в конце этого месяца. Позднее залегание в спячку обусловлено медленным жиринакоплением, что особенно заметно у молодых зверьков (Орлова, 1959б).

В солнечную погоду выходят из нор с восходом солнца, около 6 час.; выход сильно растягивается в зависимости от экспозиции и крутизны склонов, определяющих в горах сроки освещенности. К 12 час. активность зверьков снижается, а к 15—16 снова возрастает и продолжается

до захода солнца. Как и у других видов, в пасмурную погоду количество активных зверьков резко падает (Свириденко, 1937; Орлова, 19596).

**Хозяйственное значение.** Причиняют значительные повреждения посевам ячменя и овса, а в некоторых местах и посадкам картофеля. Вредят сенокосам и пастбищам выеданием ценных растений и роющей деятельностью. Дождевые и талые воды смывают разрыхленный зверьками верхний слой земли, образуются «плешины», которые, захватывая все большие участки, обесценивают угодья (Свириденко, 1937).

17. *Citellus* (conf. *Citellus*) *musicoides* I. Gromov (1957) (foss.), (рис. 58, 1).

Крупный суслик из группы *pygmaeus*, не уступающий по величине *C. musicus* Мён., с длиной нижнего ряда коренных 8.7—9.2—9.5 мм (для верхних полная длина неизвестна).

**Тип.** Левая нижнечелюстная ветвь взрослого зверька (зубы в начале средней стадии стирания), без  $M_3$  и с поврежденным венечным отростком, № 24 700, колл. ЗИН АН СССР, сборы экспедиции ЗИН АН СССР, 1950 г., современный прирусловой аллювий у пос. Мергеневский на Урале. Кроме того, значительное число фрагментов черепа и костей скелета из других мест среднего и нижнего течения этой реки (большая часть остатков мелких сусликов отсюда принадлежит *C. p. palaeocaspicus* I. Grom.).

**Размеры.** Тип: наибольшая длина челюсти — 27.6 мм, длина нижних коренных — 9.5 мм, расстояние от подбородочного отверстия до задней вырезки — 16.7 мм.

**Тафономические данные.** Механическая и цветовая сохранность характерна для костей, отлагавшихся в русловом и прирусловом аллювии (древний тип сохранности).

**Возраст и местонахождение.** Достоверно известен только из района Среднего Урала (пос. Мергеневский). На основании характера сохранности возраст остатков определяется концом среднего плейстоцена. В 1963 г. остатки, по-видимому, неотличимые от костей этого вида, собраны в казарском аллювии классического местонахождения фауны этого возраста — в Черном Яре на Волге (экспедиции Геологического института АН СССР, а также ВСЕГЕИ).

**Характеристика.**  $R_4$  со сравнительно тонким передним и одним задним корнями, последний нередко с хорошо заметным в его верхней трети следом от прирастания редуцированного задне-внутреннего корня (у казакского горного суслика это прирастание произошло на более ранней стадии его редукации). Передний промежуточный зубец хорошо развит, и длина зуба равна его ширине; гипоконид умеренной величины, и задняя ширина в среднем на 7% превышает переднюю. Задний гребень между передними буграми (металофид) умеренно развит на  $M_1$  и сравнительно слабо (исчезает на средней стадии стирания) на  $M_2$  — степень развития его в обоих случаях слабее, чем у восточных форм *C. pygmaeus*, включая и восточных *C. p. palaeocaspicus*. Диастема также относительно короче, чем у других сусликов группы *pygmaeus*, челюсть на уровне ее середины ниже, а задняя вырезка глубже.

**Сравнительные замечания.** Ранее (Громов, 19576) считалось вероятным, что первоначально описанный в качестве подвида малого суслика *C. musicoides* является самостоятельным вымершим видом из группы *pygmaeus*. Дальнейшие исследования по систематике мелких сусликов позволили убедиться в правильности этого предположения. Этот суслик

имеет, в частности, характерные для малого суслика пропорции сочленовного отростка, относительно широкий угловой отдел нижней челюсти и вынесенное вперед подбородочное отверстие.

К настоящему времени остатки мелких сусликов конца среднего плейстоцена известны на Русской равнине также из современного аллювия р. Днепр между Киевом и Каховкой (колл. Института зоологии АН УССР, остатки более древнего типа сохранности) и из позднемустьерской пещерной стоянки Чокурча в предгорном Крыму.

Первые из них немногочисленны, производят впечатление значительно более разнородных в отношении геологического возраста по сравнению с более молодыми позднплейстоценовыми отсюда же, отчего было бы неправильно пользоваться для их сравнительной характеристики суммарными морфометрическими показателями всей совокупности остатков. Сопоставление особенностей строения средне- и позднплейстоценовых нижнечелюстных ветвей в пределах северного (Киев—Черкассы) и южного (Запорожье—Каховка) участков днепровской долины указывает на то, что более древние из северных характеризуются типом строения  $P_4$ , свойственным *C. severskensis* sp. nov., а южные — *C. p. palaeocaspicus*. В то же время в обоих районах имеются и общие особенности: более крупные размеры древних остатков (разница на севере больше, чем на юге), более длинный  $M_3$ , более глубокая задняя вырезка (у северных глубже, чем у южных), расположенное более впереди подбородочное отверстие (средняя величина соответствующего индекса немного не достигает 40%). При этом на севере более древние суслики имеют челюсти «легкого» строения (ниже горизонтальная ветвь, уже венечный отросток и др.), тогда как на юге характер тех же показателей свидетельствует об обратном. В настоящее время невозможно с необходимой уверенностью дать таксономическую оценку этим различиям. Так или иначе и среди остатков из южной части днепровской долины не встречено ни одной челюстной ветви, которую по совокупности признаков можно было бы отнести к *C. musicoides*, хотя отдельные признаки этого вида (кроме длины диастемы) выражены у некоторых из них не слабее, чем у экземпляров типичной серии.

Более отчетлива близость *C. musicoides* к чокурчинскому суслику; некоторые из таких признаков были указаны ранее (Громов, 1961а), хотя и отнесены ископаемые крымские зверьки к *C. conf. citellus*. Для нижнечелюстных ветвей это сходство заключается: 1) в значительных размерах (длина нижних коренных — 8.7—9.3—10.4 мм); 2) в малой укороченности  $P_4$  в передне-заднем направлении и сравнительно небольшой задней ширине этого зуба; 3) в слабом развитии заднего гребня между передними буграми  $M_2$ ; 4) в укороченной, хотя и не так сильно, как у *C. musicoides*, нижней диастеме ( $M = 60.2$  для  $n = 4$ ) и сравнительно тонкой челюсти на уровне ее середины. Были также указаны некоторые общие признаки в строении осевого черепа (Громов, 1961а). Однако между крымскими и нижеуральскими остатками имеются и различия: 1) едва намеченный у первых гипоконид  $P_4$ , что при почти квадратных очертаниях коронки напоминает строение этого зуба у *C. citellus*; 2) более узкий под головкой сочленовный отросток (сходство с *C. severskensis* sp. nov.); 3) расположенное более далеко назад подбородочное отверстие.

На отличие *C. musicoides* от приблизительно одновозрастного *C. musicus sviridenkoi* subsp. nov. указано выше (стр. 253).

Таким образом, окончательное решение вопроса о систематическом положении и родственных отношениях мелких сусликов, населявших юг Русской равнины в конце среднего плейстоцена, на имеющемся материале

невозможно. Необходимы более обильные и точнее датированные сборы лучшей сохранности, в том числе и из собственно среднечетвертичных (миндель-рисских и рисских) отложений. Проработка его должна выяснить ближайшую историю сусликов группы *pygmaeus* и *suslicus*, подобно тому, как остатки миндельского возраста укажут на более глубокие их корни среди сусликов, тяготеющих к *primigenius*—*nogaici*.

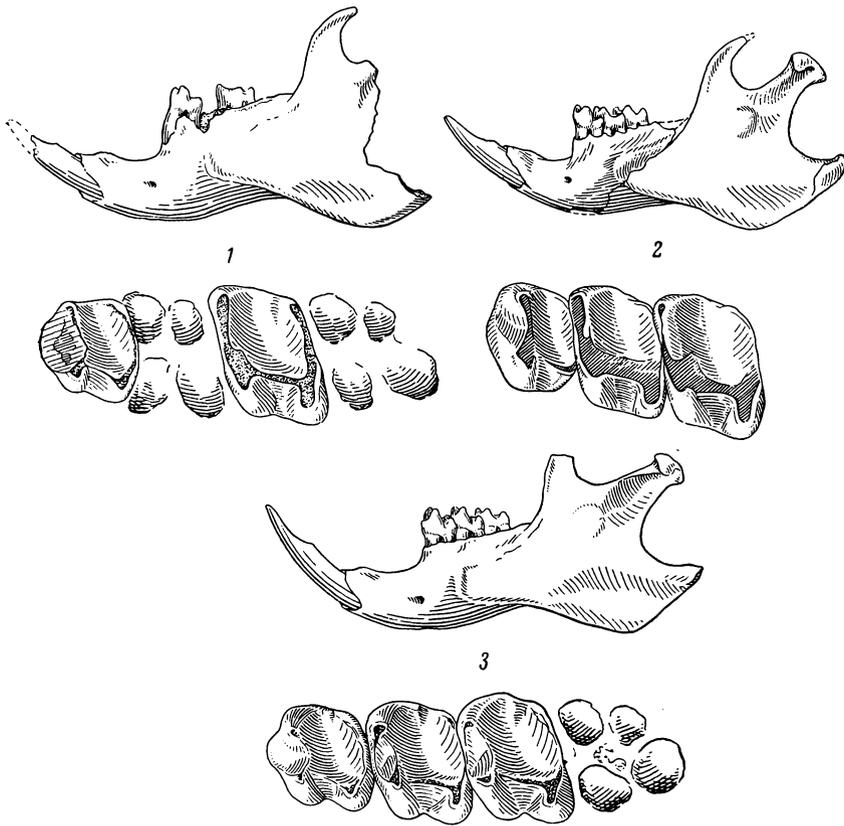


Рис. 58. Нижние челюсти ископаемых сусликов из «группы *pygmaeus*».

1 — *Citellus musicoides* I. Grom., тип, средний плейстоцен Нижнего Поволжья и Приуралья; 2 — *C. musicus sviridenkoi* I. Grom., subsp. nov., тип, средний плейстоцен западной части Главного Кавказского хребта; 3 — *C. pygmaeus palaeocaspicus* I. Grom., тип, поздний плейстоцен Юго-Востока РСФСР.

18. *Citellus* (aff. *Colobotis*) *pygmaeus* Pallas (1778) — Малый суслик (рис. 58, 3, 59, 60, 61).

**Характеристика.** Длина тела до 230 мм, хвоста до 40 мм (обычно 18—25% длины тела). Окраска верха буровато-серая, с примесью охристых тонов различной интенсивности и с желтоватой крапчатостью, выраженной в различной степени. Бока, брюшная поверхность и конечности спереди серовато-охристые. Голова и шея снизу обычно светлее общего тона окраски нижней поверхности; брюшко сероватое от просвечивающих темных оснований волос. Верхняя поверхность головы часто заметно темнее спины и с более развитыми охристыми тонами. Потемнение под глазами и на щеках не имеет вида обособленного пятна и красноватых тонов в окраске (наблюдаются иногда лишь у самцов некоторых форм в весен-

нее время). Хвост светлый, серовато-охристый, со светлым концом или со светлой краевой каймой; черное окаймление обычно отсутствует, реже развито слабо на конце хвоста.

Кондилобазальная длина черепа — 36.1—38.3—42.6 мм, длина верхних коренных — 9.25—9.7—10.1 мм, нижних — 8.05—8.9—9.2 мм. Верхняя линия профиля выпуклая, заметно опущенная в затылочном отделе. В области задних концов носовых костей череп уплощен. Очертания в скуловых дугах округлые: скуловые дуги сравнительно круто отходят от черепа и передний край скулового отростка верхнечелюстной кости расположен под близким к прямому углом к продольной оси черепа, а в заднем отделе обычно расставлены относительно широко (сходство с сусликами подрода *Colobotis*). В последнем случае наблюдается также довольно резкое сужение скуловых дуг в направлении назад от переднего края скуловых отростков височных костей. Теменные гребни, если и сливаются в сагиттальный, то не более чем на протяжении  $\frac{1}{4}$  длины мозговой коробки. Лобный отдел не короче, чем у крапчатого суслика, но шире, чем у других видов подрода, как в области надглазничных вырезок, так и в основании надглазничных отростков (сходство с *Colobotis*); первые из них глубокие, нередко с возрастом замыкаются в отверстия. Надглазничные отростки массивные, сравнительно слабо опущенные (сходство с *C. xanthoprymnus*). Зарезцовые углубления твердого нёба отсутствуют. Задняя вырезка нижней челюсти сравнительно глубокая (как у *C. suslicus*), подбородочное отверстие слабее сдвинуто назад, чем у других видов подрода. Сочленовный отросток укорочен (как у *C. dauricus*), сравнительно узкий в основании (как у *C. suslicus*, но шире, чем у *C. dauricus*) и относительно широкий под сочленовной головкой (сходство с *C. citellus* и *C. xanthoprymnus*). Углубление на наружной поверхности этого отростка хорошо выражено, наиболее глубокое в его средней части, а в переднем отделе нередко ограничено альвеолярным бугром резца. По относительной ширине углового отдела не отличается от большинства других видов подрода (кроме *C. dauricus* и, может быть, *C. citellus*). Венечный отросток заметно изогнут в направлении назад; ширина его основания значительная, как у европейского суслика. Нижняя диастема короче, а резцовый отдел выше в его средней части, чем у других видов подрода (сходство с *Colobotis*). Массетерная площадка узкая в ее переднем отделе и ее относительная высота здесь меньше, чем у других видов подрода (кроме *C. musicus*).

Коренные зубы высококоронковые, причем у верхних коронки выше, чем у *C. suslicus*, а  $M^2$  и  $M^3$  соответственно сильнее укорочены в передне-заднем направлении. Нижние коренные, несмотря на значительную высоту коронки, менее укорочены, чем у этого вида, приблизительно как у *C. citellus*. Площадка пара- и метастиля  $M^1$ — $M^2$  хорошо обособлена от протокона, слабо или совсем не суживается по направлению к нему, и очертания зубов неправильно прямоугольные; мезокон на этих зубах отсутствует. Углубления, разделяющие передние гребни  $P^4$ — $M^1$  на наружный и внутренний участки, хорошо выражены и заметны до конца средней стадии стирания. Промежуточный бугорок заднего гребня небольшой, округлый, сильнее обособлен от протокона, чем от метакона; на  $P^4$  развит и обособлен слабее, чем на заднекоренных.  $P^3$  не уменьшен (как у *C. suslicus*), с двумя вершинами, большей частью равновеликими, но слабо разделенными; площадка заднего воротничка сравнительно велика, не меньше, чем у *C. xanthoprymnus*.  $P^4$  как и у этого вида, укорочен в передне-заднем направлении, с небольшой площадкой парастиля и умеренно выраженным бугровидным разрастанием передне-наружного угла.

$M^3$  длиннее, чем у других видов подрода (сходство с *Colobotis*), а его передняя ширина в среднем равна длине. Задний гребень на этом зубе хорошо выражен, не прерванный, иногда со слабо обособленным бугорком посередине.



Рис. 59. Малый суслик (*Citellus pygmaeus* Pall.) (из Виноградова и Громова, 1952).

Пропорции  $P_4$  изменчивы: от формы, близкой к квадрату, до вытянутого поперек зубного ряда прямоугольника. Задних корней 1—2. В большинстве популяций задне-внутренний корень не короче задне-наружного, и приблизительно у половины всех особей не срастается с ним в верхнем отделе. На востоке области распространения чаще наблюдается полная редукция задне-внутреннего корня и соответственно одно гнездо для него и задней части альвеолы, или небольшое углубление для ступенчатого выроста на месте этого корня. Наружная из передних лопастей  $P_4$  за-

метно крупнее внутренней, с уплощенной передней поверхностью; передний промежуточный бугорок в виде небольшого вздутия в основании внутреннего края наружной лопасти или отсутствует. Гипоконид на этом зубе едва намечен или отсутствует, и передняя ширина зуба в среднем на 5.5% превышает заднюю (сходство с *C. dauricus* и сусликами подрода *Colobotis*).  $M_1$ — $M_2$  с узким, горизонтально расположенным гипоконидом. Энтоконидный отдел в виде лопасти с узким краем, а бугорок энтоконида на нем обычно отсутствует и у особей с нестертыми зубами. Краевые внутренние промежуточные бугорки очень мелкие, слабо обособлены от метаконида и быстро исчезают при стирании; нередко они вовсе отсутствуют. Задний гребень между передними буграми хорошо развит как на  $M_1$ , так и на  $M_2$ , а на ранней стадии стирания нередко заметен и на  $M_3$ ; таким образом, площадка тригонидна на первых двух заднекоренных не сливается с углублением талонида.  $M_3$  относительно длинный (как у *C. suslicus*), с небольшим, сильно повернутым кверху гипоконидом. Энтоконидный отдел хорошо от него обособлен как на жевательной поверхности, так и на краю зуба.

**Распространение.** Пустынные степи и полупустыни от нижнего Днепра на западе и района Караганды и западной окраины Бетпак-Далы на востоке. Северная граница проходит по левобережьям рек Ворсклы и ее притока р. Коломак, правобережью Сев. Донца, охватывает Цимлянский песчаный массив, поднимается к северу почти от Урюпинска, поворачивает к востоку на Вязовку и Саратов, следует левым берегом Волги, где немного не доходит до Куйбышева (с. Андросовка) и далее на пос. Хайбуллинский (крайний юго-восток Башкирской АССР), пос. Айдерлинский (150 км северо-восточнее Орска), Кустанай, Атбасар, Шадринск, Целиноград, Караганда. На юге распространен до черноморского и азовского побережий, предгорного Крыма, а к востоку от Ростова-на-Дону приблизительно до Ставрополя, Пятигорска, Моздока, Маглобека, районов севернее Грозного и Гудермеса; в Дагестане — до селений Хамамат-Юрт, Аксая, Лавровского, Кизыл-Юрта, Буйнакса и по каспийскому побережью до района в 160 км южнее Каякентского рыбного промысла № 4 (данные 1954 г.). К востоку от Каспия отсутствует на Бузачинском и Мангышлакском полуостровах, а на Устюрте распространен к югу, по видимому, до 43° с. ш. в его западной части и до северной окраины сора Барса-Кельмес (колодец Кос-Булак) на востоке; севернее 44°15' с. ш. (колодец Кара-Кудук) южная граница следует берегом Аральского моря до устья Сыр-Дарьи, по ее правобережью до района истоков р. Сарысу и по западной окраине Бетпак-Дала к Караганде. Имеются указания на нахождение малого суслика значительно восточнее указанных границ (Афанасьев и др., 1953), однако они не подтверждены достоверными данными: к этому виду нередко ошибочно относят молодых зверьков одного из подвидов краснощекого суслика (*C. erythrogeus brevicauda* Brandt).

В Предкавказье за последние 10—12 лет граница распространения малого суслика, еще в девяностых годах проникшего в Приманьчье, непрерывно сдвигается к югу (Мионов и др., 1952) по опустыненным в результате хозяйственной деятельности человека степным участкам. Средняя скорость этого продвижения составляет 2.5—3 км в год и в скором времени можно ожидать здесь смыкания областей распространения *C. pygmaeus* и близкого горного вида *C. musicus* (Верещагин, 1959). Столь же быстро, оттесняя к северу крапчатого суслика, распространяется малый суслик и в Саратовском Правобережье. Есть основания полагать, что большая часть ареала к западу от Дона — также результат сравнительно недавнего расселения, начавшегося во времена доисториче-

ского и раннеисторического голоцена, и что хозяйственная деятельность человека, ведущая к опустынению степей, и здесь явилась одним из решающих его факторов (Формозов, 1962).

**История и систематическое положение.** Достоверные ископаемые остатки известны с позднего плейстоцена и пока лишь с территории ев-

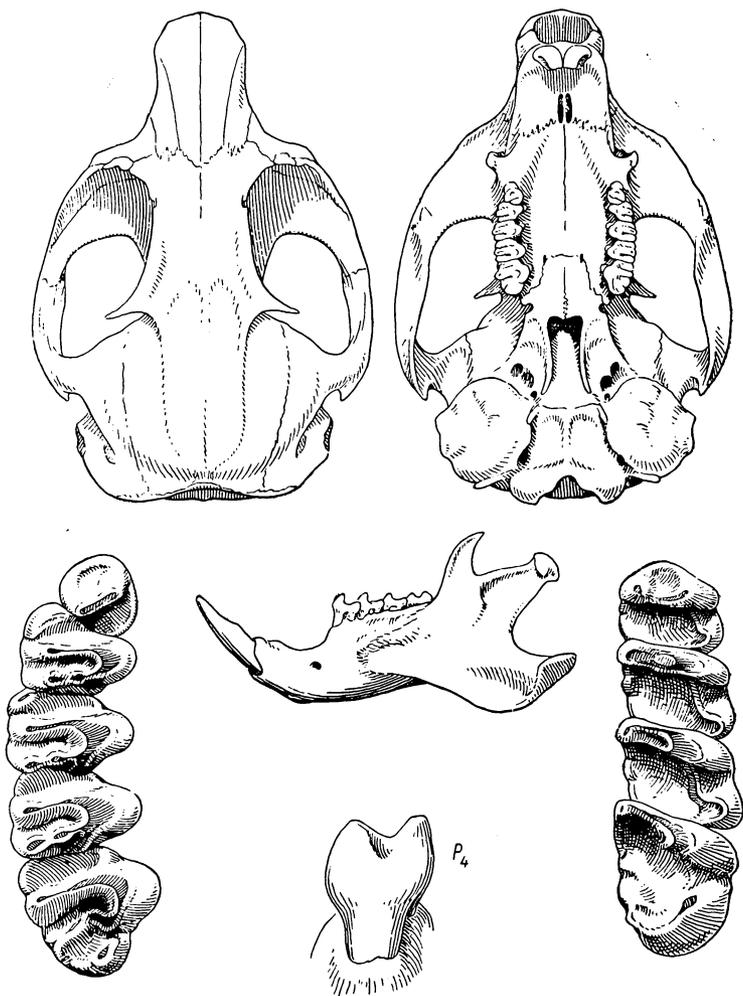


Рис. 60. Череп малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.),  $\times 1.7$ .

ропейской части СССР (группа остатков средней древности из отложений современного аллювия Урала, Волги и Дона в их нижнем течении). Предковой формой следует, по-видимому, считать *C. musicoides*, восходящую к раннеантропогенным сусликам *primigenius-nogaici* через какой-то ближе неизвестный мелкий вид конца раннего—начала среднего антропогена. Из современных видов к малому суслику наиболее близок *C. musicus* Men., сохранивший ряд признаков этой формы.

С. И. Оболенский (1927) отнес *C. pygmaeus* к сусликам подрода *Colobotis*; это же позднее сделал и С. И. Огнев (1947). Однако данный вид

занимает в известной мере промежуточное положение между типичными представителями этого подрода и подрода *Citellus*, являясь в этом смысле аналогом *C. relictus*. При этом улавливается вполне определенная эколого-географическая закономерность: подвиды малого суслика, обитающие в восточной части области распространения в условиях более континентального климата и населяющие более пустынные местообитания ближе к сусликам подрода *Colobotis*, чем западные, живущие в более степных условиях и представляющие собой более типичных *Citellus* s. str. В отношении строения черепа эти же особенности отмечаются и для молодых особей из любой части ареала, причем сходство в обоих случаях касается и таких сравнительно постоянных признаков, как строение зубов.

К совокупности особенностей строения, сближающих сусликов подрода *Colobotis* и *C. pygmaeus*, но не достигающих свойственной первым степени развития, помимо указанных выше в описании, относятся также следующие: более длинные и полого изогнутые в их свободном отделе и менее широко расставленные в альвеолярном верхние резцы, отчего углубление вдоль верхнего края боковой стенки носового отдела сильнее ограничено снизу; более короткие в их свободном отделе нижние резцы с утолщенной верхней частью стенки их альвеолы; сильнее приподнятые верхние края глазниц; шире расставленные в их передних отделах верхние края межчелюстных костей; сильнее развитая загнутая внутрь часть углового отдела нижней челюсти. Отдельные из этих признаков могут в не меньшей степени быть выражены и у типичных представителей подрода *Citellus* из числа видов, обитающих в пустынных условиях (например, у *C. xanthoprymnus* и *C. dauricus*). В то же время такие достаточно постоянные признаки, как пропорции слуховых барабанов, длина которых вследствие слабого развития костной трубки слухового прохода превышает ширину (на уровне переднего края слухового отверстия), а также отсутствие вздутия носовых костей в их конечной трети сближают малого суслика с сусликами подрода *Citellus*.

**Географическая изменчивость и подвиды.** Размеры уменьшаются к востоку и к югу, хвост укорачивается. Окраска, как указывали еще В. Э. Мартино (1915) и С. И. Огнев (1947), бледнеет и тусклеет в том же направлении: крапчатость делается менее заметной, потемнение окраски верхней поверхности головы становится менее интенсивным и в ней появляются охристые тона, темное окаймление на конце хвоста исчезает. В строении черепа в направлении к востоку и к югу происходит, как уже указывалось выше, усиление «фульвоидных» черт. Основные из них следующие: очертания черепа делаются более округлыми, так как скуловые дуги круче отходят от черепа в их переднем отделе и шире расставлены в заднем, а верхняя линия профиля более выпуклой; межглазничный промежуток становится шире, края его более приподнятыми, а глазница более крупной, скуловые дуги выше; верхние зубные ряды сильнее сближаются в их заднем отделе. В нижней челюсти у зверьков из более пустынных районов задняя вырезка глубже, сочленовный отросток короче, подбородочное отверстие сильнее сдвинуто вперед, массетерная площадка в ее переднем отделе уже, загнутая внутрь часть углового отдела больше. В строении зубов отмечается: более толстый корень  $R^3$ , более крупный зубцевидный бугор на передне-наружном углу площадки парастилия  $P^4$ , более длинный  $M^3$ ; более укороченный в передне-заднем направлении  $P_4$ , с более мощным и нередко ступенчато изогнутым вперед передним корнем и сильнее редуцированным (часто вообще отсутствует) задне-внутренним. Все эти изменения менее отчетливы при сравнении южных популяций с северными и более отчетливы у восточных по сравнению с запад-

ными. При этом во втором случае клинальный характер изменчивости несколько нарушается тем, что зверьки из области Волго-Уральских и Урало-Эмбинских пустынь (типичная форма вида) сильнее отличаются от сусликов смежных территорий своими хорошо выраженными «фульвоидными» чертами. Ранее мы уже указывали на вероятный функциональный смысл подобных отличий, наблюдающихся и у большого суслика (*C. major* Pall.) по сравнению с желтым (*C. fulvus* Licht.) (Громов, 1961б). В данном случае большая часть их также указывает на усиление жевательной мускулатуры у пустынных форм в связи с необходимостью пережевывать более твердую пищу и, по-видимому, частично с рытьем с помощью резцов в более твердом грунте. В первом случае режущие движения преобладают над перетирающими. Другая часть признаков свидетельствует об увеличении глазного яблока и усилении его костной защиты: в условиях открытого ландшафта с разреженным травостоем к зрительному анализатору предъявляются иные требования, чем в степи с ее ограниченным из-за густой растительности обзором.

Число описанных ныне живущих подвидов достигает 13; наиболее высокую цифру приводит Эллерман (Ellerman, 1940), без достаточных оснований относящий в подвиды малого суслика, кроме *C. musicus*, также *C. brevicauda* Br. и *C. carruthersi* Thomas, т. е. уже формы из группы *erythrogegens*. В действительности число их, вероятно, менее 10, тогда как ископаемых более 2, приведенных ниже. При описании первых из них авторы, помимо размеров, основывались преимущественно на особенностях окраски. Как оказалось, в ряде случаев она характеризует не географическую, а лишь индивидуальную, сезонную (в частности, различия по годам) или биотопическую изменчивость. Настоятельно необходимая ревизия должна основываться на более стойких и тщательно проверенных признаках, тем более, что экземпляры музейных коллекций, нередко приготовленные из недостаточно обезжиренных шкурок, успели настолько изменить окраску, что она уже не соответствует первоначальному описанию ее у типовых серий. Так или иначе выяснение истинного характера географической изменчивости малого суслика является едва ли не одной из самых сложных задач внутривидовой систематики наземных белых. Здесь приводятся краткие сведения о десяти современных подвидах, тех же, что указаны и в «Определителе млекопитающих СССР», т. 1 (1963).

1. *C. p. pygmaeus* Pallas (1778) — окраска верха глинисто-желто-бурая, верх головы довольно яркий, рыжевато-желтый, светлая, расплывчатая пестричность имеется; на конце хвоста черной каймы нет. Распространение: южная часть Волго-Уральского и Урало-Эмбинского междуречий, кроме западных районов первого из них.

2. *C. p. mugosaricus* Lichtenstein (1823) — окраска спины насыщеннее и темнее, чем у типичной формы, сильнее развиты сероватые тона. Распространение: Мугоджары, район Иргиза и Тургая.

3. *C. p. nikolskii* Heptner (1934) (= *kasachstanicus* Goodvin, 1935) — окрашен светлее предыдущего; крапчатый рисунок не выражен. Распространение: приаральские полупустыни и пустыни. Устюрт, Мангыстау, пески Арыкум.

4. *C. p. herbicola* Martino (1914) — окраска верха темнее и серее, чем у типичной формы, на конце хвоста имеется черная или темно-бурая кайма. Распространение: Актюбинская обл. и западные части Карагандинской и Южно-Казахстанской обл., к югу до р. Чу.

5. *C. p. pallidus* Orlov (1927) — окраска верха светлее и серее, чем у типичной формы, темя однотонное, сероватое. Распространение:

Калмыцкие степи к западу от р. Кумы, пустыни Низового Заволжья и приустьевой части Волги.

6. *C. p. septentrionalis* Obolensky (1927) — окраска верха темнее, чем у типичной формы, брюшной стороны — несколько ярче; макушка головы яркая, рыжеватая. Распространение: Куйбышевская обл. к югу, возможно, до широты Уральска.

7. *C. p. kalabuchovi* Ognev (1937) — общий тон окраски верха бледный, палево-серый, крапчатость выражена довольно отчетливо; хвост без черной концевой каймы. Распространение: Северное Предкавказье, верхнее и среднее течение р. Сала, верхнее течение р. Маньча.

8. *C. p. planicola* Satunin (1909) — в окраске верха преобладают сероватые тона, глинисто-желтые выражены слабо; темная кайма на концевой части хвоста имеется. Распространение: низовья левобережного Терека и полупустыни Грозненской обл.

9. *C. p. satunini* Sviridenko (1922) — близок к предыдущему, отличаясь заметной примесью палево-желтого тона в окраске спины и более бледной крапчатостью. В окраске верхней поверхности хвоста проступают ржавые тона. Распространение: равнинный и предгорный Дагестан.

10. *C. p. brauneri* Martino (1916) — близок к *C. p. planicola*, но окраска желтее, иногда с ржавыми тонами, крапчатость обычно хорошо выражена. Распространение: западная часть ареала вида до приазовских степей включительно.

11. *C. p. palaeocaspicus* I. Gromov (1957) (foss.) (рис. 58, 3) — размеры несколько крупнее, чем у современных подвидов: длина нижних коренных в среднем превышает 8.6 мм. Резцовый отдел челюсти относительно ниже в средней части, сочленовный отросток короче и шире под сочленовной головкой. Задне-внутренний корень  $P_4$  длиннее и менее сросшийся с наружным в его верхнем отделе, чем у современных южных подвидов *C. rugtaeius*. Тип: частично поврежденная левая нижнечелюстная ветвь взрослого животного (зубы на средней стадии стирания), № 24701, колл. ЗИН АН СССР, пос. Мургеневский, Уральской обл., сборы экспедиции ЗИН АН СССР, 1950 г. Размеры: длина зубного ряда 9.1 мм, диастемы — 6.0 мм, высота резцового отдела — 4.75, ширина основания вечноотростка — 3.5 мм. Тафономические данные: механическая и цветовая сохранность характерна для костей, происходящих из отложений руслового и прируслового аллювия. Местонахождения и возраст: нижний Урал между устьем р. Кушум и районом в 200 км к северу от Гурьева. Описан (Громов, 1957б) по переотложенным остаткам из современного руслового аллювия; на основании особенностей сохранности возраст определен как позднечетвертичный (предположительно позднехвалынский и древне-раннеголоценовый). Кроме того, низовья Волги, Дона и левобережного Днепра в среднем (?) — позднем плейстоцене и начале голоцена. Систематические замечания: типовая коллекция представлена небольшим числом довольно фрагментарных остатков (в основном нижнечелюстных ветвей). Несколько более обильные сборы автора с пляжей Нижнего Дона и Волги, а также из небольшого числа местонахождений *in situ* отнесены к *C. p. conf. palaeocaspicus*, причем были отмечены (Громов, 1957а) их большая геологическая разновозрастность, чем у первых, некоторые морфологические отличия и меньшая разница по сравнению с ныне живущим *C. rugtaeius* с той же территории. Наконец, значительную близость к этому подвиду обнаруживают довольно многочисленные остатки с пляжей нижнего Днепра на участке Запорожье—Каховка (колл. Института зоологии АН УССР). Эти сборы геологически более разновозрастны, а морфологически ближе

к донским, чем к уральским. Однако среди них имеется примесь остатков одновременно обитавшего здесь же *C. conf. severskensis* sp. nov., и морфологическая характеристика костей малого древнекаспийского суслика не является достаточно четкой. Значительным недостатком этой последней для подвида в целом является также и почти полное отсутствие остатков осевого черепа с Урала и Дона (здесь, кроме того, все остатки черепа лишены коренных зубов). Следующие особенности более надежно характеризуют нижнечелюстные ветви из трех упомянутых районов.

Нижний Урал: сравнительно мелкий  $P^3$  и короткий  $P^4$  (по данным измерения альвеол); значительно укороченный в передне-заднем направлении  $P_4$ , с хорошо развитым гипоконидом; сравнительно небольшая передняя ширина этого зуба; сравнительно длинный  $M_3$ ; более высокий в его средней части резцовый отдел; сравнительно узкий под головкой сочленовный отросток, равно как и венечный в его основании.

Нижний Дон:  $P^3$  крупнее,  $P^4$  длиннее, чем у уральских; строение  $P_4$  неизвестно, однако отличий в пропорциях альвеолы зуба нет;  $M_3$  короче; резцовый отдел ниже в его средней части, а сочленовный отросток шире под головкой; венечный отросток уже в основании, чем у уральских челюстей.

Нижний Днепр: строение  $P^3$  и  $P^4$  неизвестно (остатки осевого черепа не отличимы от таковых *C. severskensis*);  $P_4$  сравнительно сильно укорочен в передне-заднем направлении, со слабо развитым гипоконидом; передняя ширина этого зуба значительная; длина  $M_3$  как у донских челюстей; по высоте резцового отдела занимает промежуточное положение между донскими и уральскими; сочленовный отросток шире под головкой, а венечный — уже в основании, чем у тех и других.

Степень отличий в упомянутой совокупности признаков невелика, что впрочем всегда может зависеть от различий в комбинации разной степени геологической и биологической разновозрастности, свойственной остаткам из аллювия.

Изложенное не позволяет пока придавать таксономического значения указанным отличиям остатков *C. p. palaeocaspicus* с Урала, Дона и Днепра. В то же время по аналогии с внутривидовой изменчивостью современного *C. pygmaeus* следует считать вероятным, что в позднем плейстоцене она была не меньше, чем ныне, особенно учитывая значительную пестроту ландшафтов этого времени.

Более отчетливы отличия от ископаемых форм: от *C. musicoides* — меньшие размеры и более длинная диастема, от *C. p. jugulensis* subsp. nov. — меньшая величина и более короткое расстояние между передним краем массетерной площадки и подбородочным отверстием. Возможно, что древнекаспийского малого суслика придется в дальнейшем считать самостоятельным видом. Р а с п р о с т р а н е н и е: от низового Приуралья до предгорного Крыма и нижнеднепровского левобережья, где обитал одновременно с *C. severskensis*. Проходила ли граница между видами группы *suslicus* и *pygmaeus* по нижнему Пра-Днепру и то, как далеко был распространен древнекаспийский малый суслик на территории левобережной Украины к северу — не выяснено. П а л е о э к о л о г и ч е с к и е д а н н ы е: населял средние (?) и позднелепистоценовые и древне—раннеголоценовые аридные степи. В составе сопутствующей фауны грызунов на Нижнем Дону и в низовом Приднепровье преобладают обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus* L.) и обыкновенная и общественная полевка (*Microtus arvalis* Pall. et *socialis* Pall.), а желтая пеструшка (*Lagurus luteus* Eversm.) представлена относительно большим числом остатков, чем степ-

ная (*L. lagurus* Pall.). На нижнем Урале хомяк имеет подчиненное значение, а наряду с упомянутыми видами полевок заметную роль играют пустынные элементы: слепушонка (*Ellobius talpinus* Pall.), тушканчики и песчанки.

12. *C. p. jigulensis* I. Grom. subsp. nov (foss.) (рис. 61, 1, 2). Д и а г н о з: размеры в среднем крупнее, чем у современного *C. p. septentrionalis* Obol. из Куйбышевского Заволжья (длина нижних коренных — 8.75, 8.85, 9.0, 9.2 мм и 8.0—8.6—9.2 мм; верхних — 10 мм и более). Р<sub>4</sub> мельче, с тонким и укороченным задне-внутренним корнем. Диастема длиннее (64.4, 66.8, 68.9, 72.5 мм и 51.9—63.9—72.7 мм), расстояние между подбородочным отверстием и передним краем массетерной площадки больше (41.1, 41.7, 41.8, 46.1 мм и 32.9—38.9—44.3 мм). Тип: правая нижнечелюстная ветвь взрослого животного (зубы в конце первой стадии стирания), без реза, с поврежденным венечным отростком и угловым отделом. № 50988 колл. ЗИН АН СССР, Жигули, сел. Ширяево, А. В. Татар, 1957 г. Размеры: длина зубного ряда — 8.85 мм, диастемы — 6.1 мм, высота режцового отдела — 4.6 мм, ширина основания венечного отростка — 3.2 мм. Тафономические данные: механическая сохранность характерна для остатков, происходящих из погадок. Костное вещество, эмаль и дентин зубов не окрашены. Местонахождение и возраст: северо-восточная часть Самарской Луки, урочище Липовая Поляна, пещера в береговом склоне, ранний голоцен. Паратипы — от древнего до среднего голоцена. Систематические замечания: мелкий суслик Жигулей из начальных отделов голоцена сперва был отнесен к *C. conf. citelloides* Korm. (Громов, 1957г), а позднее к группе *pygmaeus* (Громов, 1961а). Действительно, эта форма значительно ближе к современному малому суслику, чем предыдущая, что, однако, является суммарной характеристикой для небольшого числа остатков черепа из разных отделов голоцена: двух фрагментов из древнего и двух из раннего, одного из среднего и двух из позднего. Даже на этом небольшом материале видно, что более древние остатки резко отличаются от позднеголоценовых, сходных с челюстями современного *C. pygmaeus* уже и по строению Р<sub>4</sub>, у которого гипоконид отсутствует, а передняя ширина зуба составляет 116% задней (рис. 61). В качестве своеобразной особенности подвида можно отметить наличие обособленного промежуточного бугорка на заднем гребне М<sup>3</sup>, иногда не сливающегося с протоконом — строение, изредка встречающееся у представителей современных восточных подвигов *C. pygmaeus*, но не найденное у других ископаемых форм подрода. Палеобиологические данные: сопутствующая жигулевскому малому суслику фауна грызунов свидетельствует о лесостепном ландшафте Самарской Луки в начале голоцена. В его нижних слоях она содержит еще сравнительно ксерофильные виды, как вымершие позднее (желтая пеструшка — *Lagurus luteus* Pall. и мохноногий тушканчик *Dipus sagitta septentrionalis* I. Grom.), так и свойственные ныне полупустынному Заволжью (хомяк Эверсманна — *Allocricetus evermanni* Brandt, степная пищуха — *Ochotona pusilla* Pall.). По направлению к современности относительное обилие форм открытого ландшафта убывает (Громов, 1957г).

13. *C. pygmaeus* subsp.? Остатки малых сусликов раннеисторического голоцена немногочисленны, и только незначительная часть их датирована более точно. Таковы, например, черепа и кости зверьков, извлеченные из придонных отложений, образовавшихся на дне каменных цистерн для вина в древнегреческом городе Мирмский на Керченском полуострове (III—II вв. до н. э.). Позднеголоценовые остатки с пляжей южнорусских рек в силу известных тафономических закономерностей (отлагаются

в области аккумуляции осадков, а не размыва) крайне редки (на востоке реже, чем на западе). Поздние остатки из «кротовин», как правило, не привязаны к горизонтам ископаемой почвы и мало пригодны для сравнительной морфометрической обработки. Тем не менее обнаруживается, что все они отличаются от костей современного *C. pygmaeus* и в первую очередь меньшей величиной. По-видимому, некоторое возрастание размеров

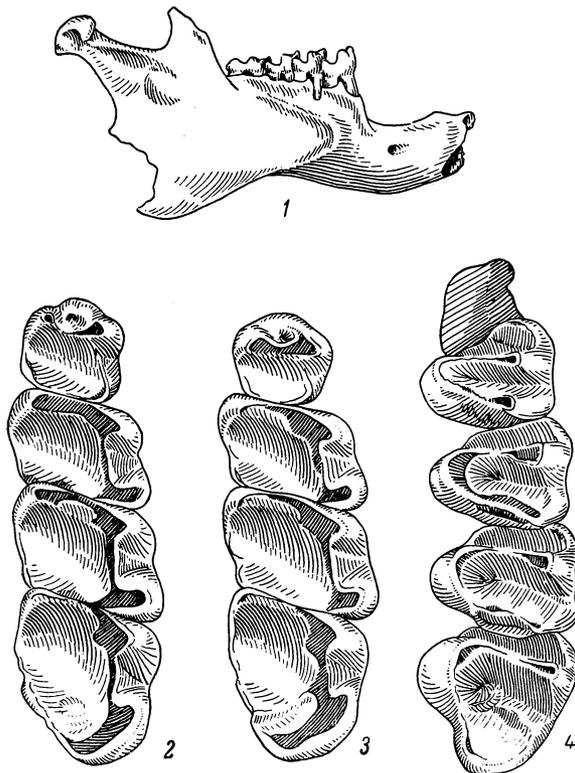


Рис. 61. Нижняя челюсть и зубы *Citellus pygmaeus jugulensis* I. Grom., subsp. nov., голоцен, Самарская Лука.

1 — правая ветвь нижней челюсти, тип, ранний голоцен,  $\times 2$ ; 2 — зубы типового экземпляра; 3 — правые нижние коренные, поздний голоцен; 4 — левые верхние коренные, то же.

современного вида, как и широкое расселение его между Доном и Днепром, — явления сравнительно позднего времени.

**Местообитания и численность.** Излюбленными местообитаниями являются участки разнотравно-ковыльной степи с разреженной растительностью и полынные пустыни и полупустыни на целинных и залежных землях. Высокий сомкнутый травостой, однообразие растительности на больших площадях, незначительное количество эфемеров и ксерофитных полукустарников — факторы, ограничивающие распространение и численность сусликов, в частности, в типичных ковыльных степях. Изменение растительности степи под влиянием выпаса положительно сказывается как на том, так и на другом, поскольку дерновинные злаки уступают при этом место ксерофильным полукустарникам и эфемерам. По данным

Н. Б. Бирули (1944), плотность нор на «тырлах» (места стоянок скота с сильно выбитой растительностью) составляет в среднем 494, а на участках выпаса средней интенсивности — 250 нор на 1 га. Можно думать, что интенсивное освоение в прошлом Сулако-Терской равнины и резкое увеличение там скотосбойных участков способствовало заселению малым сусликом равнинного и предгорного Дагестана (Лавровский, 1957).

Зона пустынь заселяется не одинаково. Более равномерно распределение поселений и выше плотность (80—135 нор на 1 га) в западных пустынях, где преобладают полынные и полынно-солянковые растительные группировки. На востоке, среди полынно-боялычных и каменистых пустынь, а также по интразональным биотопам по долинам рек и межгорным понижениям казахского мелкосопочника норы встречаются лишь спорадически, а плотность населения значительно меньше (2,4 норы на 1 га) (Ходашова, 1953). В условиях пересеченного рельефа селятся как по склонам, так и в понижениях, однако избегают низин, затапливаемых талой водой. Здесь и на распаханых землях обитают лишь единичные особи.

Заселение посевов зерновых культур зависит от вида растений, места, занимаемого культурой в севообороте, и расположения поля. Так, на посевах озимой пшеницы заселяется только их краевая полоса, где зверьки устраивают лишь временные норы, залегая в спячку на целине. Посевы яровой пшеницы, если ее предшественником являются многолетние травы, нередко оказываются заселенными уже к моменту сева. Сначала суслики питаются здесь сорняками и порослью прошлогодней люцерны, затем переходят на незрелые колосья и, наконец, на зерно; обычно здесь же залегают в спячку.

На Украине населяют уцелевшие участки целины, большая часть которых представляет собой выбитые скотом выгоны. Здесь расположены постоянные поселения, и отсюда происходит заселение близлежащих посевов (Формозов, 1934б; Мамонтов, 1946; Пегельман, 1955; Схолль, 1956, и др.). Другое постоянное местообитание, как и всюду в районах интенсивного земледелия, — посевы многолетних трав, люцерны и эспарцета. Здесь имеется хорошая постоянная кормовая база, и зверьки в течение длительного времени гарантированы от распашки (Мигулин, 1938). В заповедной степи Аскания Нова селятся главным образом по сурчинам, обочинам дорог и краям массивов заповедной ковыльной степи (Иваненко, 1938). В Крыму широко распространены в сухих степях северной части полуострова, а на востоке его заходят и в горы с сухой, ксерофильной растительностью.

На Северном Кавказе обитают в разнотравно-злаковых и типчаково-ковыльных стациях, а местами и в глинистой степи с зарослями тамариска и в полупустыне (близ Махач-Калы).

На территории Калмыкии сравнительно равномерно заселяют все пространство пустынь и полупустынь, за исключением песков, солончakov и пойменных лугов. Излюбленными стациями являются склоны бугров и небольших возвышенностей с плотными почвами. (Орлов и Фенюк, 1927).

В Волгоградской обл. заселены преимущественно чернополынники на возвышенных участках; в отдельных местах плотность достигает здесь 400 нор на 1 га (Михальченко, 1953).

В южной части Волго-Уральской полупустыни поселения приурочены к степным или чаще полупустынным биотопам на уплотненной супесчаной или суглинистой почве, в особенности к «ашикам» — клочкам степи, разбросанным среди песков (Ралль и Худякова, 1933). Сходный харак-

тер имеет распределение сусликов на Уральском левобережье и Урало-Эмбинском междуречье.

На Устюрте, севернее котловины Барса-Кельмес, обычно поселяются на биюргунниках или полынных участках с разреженным травостоем (Костин, 1956).

По данным К. С. Ходашовой (1953), в западной части Казахстана наиболее благоприятны для существования суслика чернополынно-мятликовые солонцы с небольшим количеством злаков, где плотность нор достигает 740—750 на 1 га. На белополынных участках она значительно ниже — до 160 на 1 га, так как кормовые условия здесь хуже: мало мятлика и других нажировочных кормов, рано прекращает вегетировать белая полынь.

В северном Приарале селятся по окраинам бугристых песков, краям западин, саев и различных искусственных выемок. Весной здесь много эфемеров и в течение всего лета есть обильный корм в виде полыни и колосков пырея. Плотность нор в этих местах составляет 70 на 1 га. Севернее Аральска, между Тургайской долиной и западной частью Приаральских Каракумов, расположен наиболее благоприятный для малого суслика участок в пределах северных пустынь Казахстана. Вместо однообразной глинистой пустыни с массивами бугристых песков, участки слабоволнистых задернованных песков с белополынно-эркековыми ассоциациями и мятликом слагают здесь мозаичный ландшафт; плотность нор доходит до 140—150 на 1 га.

В Центральном Казахстане, в Тургайской столовой стране, наиболее многочисленны в глинистой полупустыне (Ходашова, 1953). Однообразный растительный покров, в котором преобладают белополынно-мятликовые ассоциации, способствует сплошному и равномерному заселению территории, а обилие мятлика — достижению популяцией высокой численности. В Тургайской долине распространены неравномерно, что связано со значительной пестротой почвенно-растительных условий. Как и в Заволжье, наибольшая численность наблюдается на чернополынно- и белополынно-мятликовых солонцах; на песках она несколько ниже и наиболее низка среди солянковых и злаково-белополынных участков.

Восточнее Тургая поселения сусликов связаны с пониженными участками рельефа; они отсутствуют на останцовых массивах Улутау и Джаксы-Арганаты, встречаясь только по солонцам равнинных участков. Плотность составляет здесь 57—58 нор на 1 га; на солонцах в низовьях р. Нуры она значительно ниже — в среднем 6,6 нор на 1 га.

Невысока численность и в районе Бетпак-Далы, где заселяются преимущественно полынно-боялычные участки на вершинах и склонах увалов: 2,4 норы на 1 га.

Таким образом, наиболее высокая численность малого суслика отмечается в Поволжье и на западе Казахстана, в чернополынно-мятликовых ассоциациях пустынь. На севере распространение этого вида ограничивается злаковыми степями с высоким травостоем, мешающим обзору и передвижению, а на юге — плохими кормовыми условиями некоторых типов пустынь с преобладанием эфемеров и незначительным количеством злаков и полыней (Ходашова, 1953).

**Норы.** Строение нор сложнее, чем у других видов, в том числе и мелких. Данные их микроклиматического изучения (Калабухов, 1929; Ралль, 1939; Беляев, 1954, и др.) свидетельствуют о том, что уже на глубине 1 м температура норы мало зависит от изменений температуры наружного воздуха, а влажность в 2.—2,7 раза выше наружной;

уходя в норы, суслики избегают неблагоприятного воздействия климата пустынь.

Как известно, суслик роет летом нору с наклонным ходом; осенью он усложняет ее, прорывая из камеры или из наклонного хода вертикальный, но не доводит его до поверхности, а нарытой землей забивает наклонный ход. Весной он вскрывает вертикальный ход изнутри и по нему выходит на поверхность; земляного выброса у такого выходного отверстия не бывает. Располагаются норы, как правило, группами от 2 до 10 и более. Холмик, образованный землей, выбрасываемой при постройке наклонных нор, — «сусликовина», или «курганчик» — является центром такой группы, и возле него прорываются новые постоянные норы. Вертикальные выходы открываются при этом не на самом холмике, а по его периферии, в радиусе до 5 м (Бируля, 1936).

По наблюдениям Н. Б. Бирули и И. Б. Литвинова (1941), можно выделить три стадии развития нор: 1) первично-временные норы одиночных зверьков, с наклонным ходом и простым внутренним устройством; 2) постоянные норы одиночных сусликов и выводковые, с вертикальным ходом и более сложным внутренним строением; 3) вторично-временные норы предыдущей группы, находящиеся на разных стадиях разрушения и подновления.

Первично-временные норы характеризуются отсутствием гнезда и гнездовой камеры, небольшой длиной единственного хода (50—90 см), уходящего под землю под углом до 50°; устраиваются на новом месте и не связаны со старыми. Постоянные норы всегда имеют вертикальный выход, гнездовую камеру с гнездом из свежего материала. Среди них различают норы одиночных зверьков — старых самцов, самок после периода лактации и прибылых зверьков после расселения — и выводковые.

В норах одиночных зверьков имеется одно гнездо, обычно из сухих узколистных злаков, располагающееся на глубине около 1 м; главный ход, соединяющий гнездо с поверхностью земли, до 2 м длиной, образует 1—2 колена; оторки (1—2) бывают не всегда. Общая длина ходов достигает 285 см. Выводковые норы напоминают одиночные, отличаясь от них наличием дополнительных выходов и большей длиной оторков; общая длина ходов достигает 375 см.

Вторично-временные норы отличаются от постоянных лишь отсутствием свежего гнездового материала.

А. М. Беляев (1954) приводит следующие размеры нор малого суслика в Казахстане. Наибольшая глубина постоянных нор — 180 см, наибольшее количество колен — 7, камер — 3, наибольшая длина ходов до 400 см. Временные норы; глубина — 30—110 см, наибольшее число колен — 3, камер — 1, наибольшая длина ходов — 300 см.

В целинной степи, в местах давних поселений сусликов, обращают на себя внимание сусликовины, или курганчики, образовавшиеся в результате роющей деятельности многих поколений зверьков. Сусликовины в зависимости от их возраста бывают различных размеров — до 50 см высоты и более 7—8 м в диаметре; на них обычно растут солевыносливие растения, а весь набор видов отличается от окружающего. По данным А. Н. Формозова и А. Г. Воронова (1939), из 123 сусликовин, обследованных ими на чернопыльных солонцах Актюбинской обл., около половины (49.6%) имели длину наибольшего диаметра 1—2 м и высоту до 20 см (40.7%). В то же время почти у 10% он превышал длину 4 м, а около 5% были 30—50 см высотой. К. С. Ходашова (1953) в качестве наибольших размеров сусликовин указывает длину 5—7 и даже 9—10 м. В Западном Казахстане А. М. Беляев (1954) насчитывал в среднем

до 15—30 сусликов на 1 га; степь в этих районах носит мелкобугристый характер («териогенный ландшафт»).

Сусликовины являются центром кормовой территории группы сусликов в 2—3 особи. Вершина курганчика служит для них постоянным «наблюдательным пунктом»; между ними разбросаны многочисленные временные норы, служащие для укрытия в момент внезапной опасности и во время кормежки. Постоянные норы здесь редки. Сусликовин обычно не бывает на посевах и старых залежах, а также в местах новых поселений. Изредка они встречаются по краям посевов, где постоянно распахиваются.

Н. И. Калабухов и В. В. Раевский (1936), Н. Б. Бируля (1936, 1941), Н. Б. Бируля и И. Б. Литвинов (1941) и другие показали, что особенности строения курганчиков и их размеры достаточно хорошо отражают возраст поселений сусликов и могут служить показателем времени их возникновения. С. Н. Варшавский (1962) выделяет шесть возрастных типов поселений.

1. Возникающие поселения; курганчики небольшие, диаметром в среднем 1 м и высотой менее 10 см; около них — 1—2 постоянные норы; характерны для периферии ареала.

2. Молодые поселения; курганчики плоские, диаметром до 2 м и высотой до 18 см; рядом с ними обычно 3—5 постоянных нор; характерны для всей окраинной зоны ареала.

3. Средневозрастные поселения; диаметр курганчиков 2—2.8 м, высота до 18—26 см; располагаются несколько далее от границы ареала.

4. Старые поселения; курганчики крупные, диаметр их 3—3.8 м, высота 29—35 см; вокруг них — 10—15 постоянных нор; характерны для внутренних частей ареала.

5. Очень старые поселения; курганчики достигают 5 м в диаметре при высоте 38—40 см; число постоянных нор около них достигает 20; центральные части ареала.

6. Древние поселения; сусликовины крупные, диаметром до 4—8 м, высотой 45—60 см; число постоянных нор, их окружающих — 30—35; район древних и очень древних поселений, по мнению упомянутого автора, можно рассматривать как исторический центр возникновения современного ареала; он располагается по южной окраине степей, откуда и шло расселение вида.

Число нор и их заселенность — наиболее употребительные показатели численности сусликов. Обе величины сильно меняются и зависят от большого числа факторов. Плотность распределения нор зависит от характера почвы, растительности, микрорельефа, хозяйственного использования территории, колебаний численности популяции и ряда других причин.

По наблюдениям А. М. Беляева (1954), в Зеленовском районе Уральской обл., на полынно-солонцеватых участках с высокой плотностью нор, численность сусликов составляла в весенний период около 10% от числа нор. Однако этот показатель не является постоянным и сильно колеблется по сезонам в зависимости от хода размножения и местных миграций. На посевах в результате засыпания нор при вспашке остаются лишь обитаемые норы; на выпасах часть необитаемых нор затаптывается скотом, что также повышает процент заселенности. Возрастает эта последняя и в период расселения молодых зверьков. Так, по данным того же автора, в Целиноградской и Семипалатинской областях число нор после расселения возросло с 70 до 130 на 1 га, а их заселенность с 12 до 43%.

**Питание.** В оценке особенностей питания малого суслика взгляды различных авторов не совпадают. Одни полагают, что это травоядный вид,

питающийся преимущественно сочными вегетативными частями растений (Ралль и др., 1936; Фалькенштейн, 1946; Мершалова, 1952; Ходашова, 1953). Другие указывают на значительную роль в питании семян (Кузякин и др., 1955; Найден, Попов и Рыжкова, 1955; Фенюк и др., 1955) или общее преобладание концентрированных кормов (Бутовский, 1955). Третьи считают малого суслика переходной формой, наряду с зелеными частями растений в равной мере потребляющего и семенные корма (Воронов, 1947, 1954; Беляев, 1954; Быковский, 1954). В результате специально поставленных опытов в природе и лаборатории Т. М. Мокеева и Е. Д. Схолль (1958) пришли к выводу об отсутствии у этого вида в Западном Казахстане специализации в питании определенными видами растений. Поедаются практически почти все виды, произрастающие в местах обитания зверьков. В то же время для этого вида, как и для других видов сусликов, характерна сезонная смена кормов: весной в пище преобладают зеленые части растений, а концентрированные корма имеют наибольшее значение в период осенней наживки.

Для Западного Казахстана П. М. Бутовский (1960) различает: ранневесенний период, когда зверьки поедают прошлогодние побеги польней, ростки злаков, луковички; поздневесенний, когда основным кормом являются луковички и семена эфемеров; раннелетний — поедаются главным образом колоски злаков, польнь, луковички тюльпанов; позднелетний, когда основу питания составляют луковички мятлика, плоды и семена главным образом злаков.

Помимо сезонных различий, наблюдаются также некоторые географические и возрастные особенности питания.

Так, на Украине зеленые части занимают в рационе сусликов ведущее место во все времена года. Однако на посевах кукурузы и подсолнечника в ранневесенний период, а также на посевах пшеницы перед залеганием в спячку семена этих растений являются здесь основным кормом. Изобилие семян на посевах в конце лета создает особо благоприятные условия для молодых зверьков, залегающих в спячку позднее взрослых. Кроме того, суслики на Украине постоянно поедают насекомых; этим, по-видимому, как-то компенсируется недостаток концентрированных кормов, особенно в весенний период. В целом же мало изменяющаяся по годам, высокая интенсивность размножения малого суслика на территории Украины и Казахстана свидетельствует о благополучии здесь популяции этого вида (Беляев, 1954; Кубанцев, 1955; Схолль, 1956).

В Западном Казахстане основная роль в питании принадлежит видам дикой целинной растительности, а животная пища (насекомые) имеет меньшее значение. Имеющиеся экспериментальные данные (Мокеева и Схолль, 1958) свидетельствуют о высокой потребности малого суслика в концентрированных кормах. Так, рацион, состоящий из семян злаков и воды, был вполне полноценным, тогда как кормление одним зеленым кормом приводило к гибели зверьков, в первую очередь молодых. Возможно, что суровые условия зимовки в Казахстане отобрали здесь популяцию с большей потребностью в концентрированных кормах, чем на Украине, что обеспечивает сусликам большее накопление жировых запасов.

Таким образом, по-видимому, прав А. Г. Воронов (1954), считающий, что для малого суслика характерен тип питания переходный между видами, питающимися кормами с большим содержанием клетчатки, и теми, основу питания которых составляют концентрированные корма.

**Размножение.** Гон начинается через несколько дней после пробуждения и продолжается 18—25 дней. Спаривание, по-видимому, происходит

в норах. Беременность — 25—26 дней (Ралль, Флегонтова, Шейкина, 1933). Количество эмбрионов, приходящееся на одну самку, не постоянно и колеблется в зависимости от условий года и широты местности. Так, на границе Уральской и Волгоградской областей оно составило 6.3 (Солдатова, 1955), на Северном Кавказе — 6.13 (Калабухов и Раевский, 1936). По данным А. А. Лавровского и Я. Ф. Шатаса (1948), число эмбрионов варьирует до 1 до 15, а среднее число молодых в выводке от 3 до 6. Разница объясняется эмбриональной смертностью, которая также сильно колеблется из года в год (Калабухов и Раевский, 1936). Количество самок, участвующих в размножении, изменяется от 11.5 до 99%. Как и у других видов, оно зависит от характера весны (холодная, затяжная весна вызывает позднее и растянутое пробуждение и ненормальный ход всех этапов размножения) и условий наживровки предшествующего года: сухое и жаркое лето, холодная зима с глубоким промерзанием почвы могут не только снижать интенсивность размножения, но приводить и к гибели зверьков (Поляков, 1941; Орлова, 1955; Кубанцев, 1955). Впрочем в районах интенсивного земледелия суслики легко избегают неблагоприятных воздействий засухи, кормясь на посевах, отчего интенсивность размножения в таких местах постоянно сохраняется высокой (Схольд, 1956).

Массовое рождение молодых обычно приходится на первую половину мая, а в возрасте 20—22 дней они появляются на поверхности (Ралль, Флегонтова и Шейкина, 1933). В это время плотность населения возрастает в 3—3.5 раза и прирост популяции может составлять до 213% (Калабухов и Раевский, 1936). Через полторы-две недели молодняк начинает расселяться. Продолжительность этого периода определяется состоянием растительности. Наличие достаточного количества пищи у выводковой норы может задержать расселение, в засушливые же годы оно начинается раньше (Варшавский и Крылова, 1939). От выводка обычно отделяются по 1—2 зверька в течение 7—10 дней. Они занимают ближайшие брошенные норы или роют новые. По данным А. Н. Солдатовой (1955), в 1952 г. в Западном Казахстане расселение началось примерно через две недели после выхода молодых. С. Н. Варшавский и К. Г. Крылова (1939) указывают срок в 5—6 дней, Ю. М. Ралль, А. А. Флегонтова и Шейкина (1933) — 10 дней. Те же авторы сообщают, что в Уральской обл. расселение длится 10—15 дней, тогда как в Ростовской — около месяца (Калабухов и Раевский, 1936); иногда приводятся и более длинные сроки.

Продолжительность жизни малого суслика изучалась Н. И. Калабуховым в Сальских степях Ростовской обл. Автором было окольцовано свыше 4.5 тыс. зверьков, из них почти 3.3 тыс. прибылых. Оказалось, что в течение первого года жизни гибнет 68.5%, в возрасте 1—2 года — 21%, 2—3 лет — 9.8%, 3 лет и выше — 0.7%. Таким образом, до залегания в спячку в результате истребления главным образом молодых зверьков змеями, хищными птицами и млекопитающими гибнет около  $\frac{2}{3}$  популяции. А поскольку гибель происходит и во время спячки, то оказывается, что к периоду размножения в ней остается 10—15% исходного состава.

В годы, следующие за годами с высокой интенсивностью размножения, прибылые зверьки приплода прошлого года составляют в весенней популяции 60—70% (Калабухов, 1933; Гладкина и Мейер, 1958). Истребительные мероприятия также резко повышают относительное обилие годовалых зверьков: они более устойчивы к отравленным приманкам и более подвижны, отчего в первую очередь проникают на обработанную территорию (Мейер, 1956).

**Образ жизни.** Сроки пробуждения, как правило, совпадают со сроками стаивания снегового покрова и зависят от широты местности и хода весны.

На Северном Кавказе суслики обычно просыпаются в первой половине марта, на Украине — во второй; в северных районах Западного Казахстана — в начале апреля (Кубанцев, 1955; Схолль, 1956). Вес старых сусликов в период пробуждения составляет в среднем 150—200 г, годовалых — 90—120 г; подкожный и полостной жир у них в это время почти полностью отсутствует.

Наряду с зимней спячкой взрослым особям малого суслика свойственно летнее тепловое оцепенение, связанное с выгоранием растительности и возникающим вследствие этого водным голоданием. Оно наступает обычно в конце лета (однако не каждый год) и с понижением температуры воздуха переходит в более глубокий зимний сон. Исследуя это явление, Н. И. Калабухов (1956) установил, что температура тела сусликов в это время значительно выше, чем во время зимней спячки, а следовательно, и обмен веществ происходит более интенсивно. Поэтому падение веса тела спящих летом сусликов идет быстрее, чем зимой: зверьки теряют 1.1—1.2% веса тела в сутки против 0.16—0.5% в зимнее время.

В зимнюю спячку начинают залегать в период массового расселения молодняка. К этому времени первыми залегающие старые самцы сильно жиреют и вес отдельных особей достигает 500 г.

Малому суслику свойствен двухфазный ритм дневной активности (Мартино, 1915; Огнев, 1924; Ходашова и Солдатова, 1955, и др.). В летние месяцы в дневные часы, когда температура поверхности земли и приземного слоя воздуха особенно высока, суслики подолгу отсиживают в норах, показываясь на поверхности лишь на несколько минут. Весной время дневного перерыва активности значительно короче; в пасмурную погоду, как и у других видов, выход задерживается. Подвижность зверьков меняется одновременно с активностью, кроме того, в утренние часы она выше, чем в вечерние, когда почти исключительно связана с питанием (Иванов, 1957). Однако основным фактором, ее определяющим, является физиологическое состояние животных. Весной взрослые самцы составляют наиболее подвижную часть популяции, в летние месяцы — наоборот. В период расселения наиболее подвижны прибылые зверьки (Варшавский, 1938; Иванов, 1957).

Малому суслику свойственны сравнительно широкие переселения и миграции. П. А. Свириденко (1927) приводит ряд фактов, свидетельствующих о наличии массовых переселений, например, из Калмыцкой АССР в Сальские степи во время сильной засухи 1924—1925 гг. Используя метод кольцевания, Н. И. Калабухов и В. В. Раевский (1935) установили, что основной причиной миграции является изменение количества пищи, причем наиболее склонны к миграциям прибылые зверьки. В нормальных условиях — это вполне оседлый вид. По данным этих авторов, 56.6% окольцованных зверьков были выловлены на участке кольцевания. В опыте Н. В. Ипатьевой, Б. С. Кубанцева и М. Н. Мейер в Западном Казахстане 77% сусликов в течение 2 лет переселились не далее 250 м от места выпуска; отдельные же особи были добыты за 2 и даже 7 км от него.

В тесной связи с активностью и подвижностью зверьков стоит вопрос об их внутривидовых взаимоотношениях. Малый суслик — колоннальное животное. В то же время каждый взрослый грызун имеет свою индивидуальную нору, а по мнению некоторых авторов, кроме того, и индивидуальный участок, который им охраняется, в связи с чем общение между отдельными особями, если не считать периода гона ограничено

(Траут, 1929; Варшавский, 1954; Наумов, 1954, 1956; Солдатова, 1955; Ходашова и Солдатова, 1955). С другой стороны, ряд исследователей подчеркивает наличие тесного контакта между особями в популяции: зверьки кормятся на одних и тех же участках и забегают в одни и те же норы (Тинкер, 1940; Поляков, Гладкина и Мокеева, 1954; Беляев, 1954; Иванов и Поляков, 1957, и др.). Возможно, что такие противоречивые мнения объясняются тем, что наблюдения велись в разных местах ареала, отличающихся как по характеру поселений, так и по численности. При низкой численности в пределах индивидуальных участков можно выделить предпочитаемые места кормежек и изредка посещаемые их части. Площадь и границы первых меняются по сезонам и зависят от характера суточной активности; на них расположена большая часть временных нор. При высокой численности зверьков размеры индивидуальных участков резко сокращаются, перекрываются, а иногда их и вообще не представляется возможным выделить (Солдатова, 1962).

**Враги, паразиты и эпидемиологическое значение.** Из пернатых хищников основными врагами являются орлы — степной и могильник, в питании которых суслики играют первостепенную роль. Уничтожают их также луни, коршуны, балобаны, совы; на молодых нападают даже сойки и вороны. Из млекопитающих в значительных количествах истребляются обыкновенной лисицей, корсаком, хорями и перевязкой.

На малом суслике паразитирует 17 видов блох, из которых собственно сусликовыми являются 5, из них массовыми 2: *Neopsylla setosa* Wagn. и *Ceratophyllus tesquorum* Wagn. Из этих 5 видов неоднократно выделялись культуры чумного микроба (Ралль, 1960). К чуме весьма чувствителен; наиболее устойчивы к заболеванию старые самцы, молодые же быстро погибают при заражении. Первостепенное эпизоотологическое значение имеют в Волго-Уральских и Предкавказских степях и глинистых пустынях Волго-Уральского междуречья, где являются основными носителями чумной инфекции.

**Хозяйственное значение.** Причиняют большой вред сельскохозяйственным культурам и пастбищам. Наиболее велики убытки в зоне интенсивного земледелия: степных частях Украины, Предкавказья и Поволжья. Повреждаются все основные сельскохозяйственные культуры — пшеница, подсолнечник, кукуруза, а также огородные и бахчевые растения. Уничтожают посевы многолетних трав, повреждают саженцы и сеянцы древесных пород полезащитных лесонасаждений. На Украине в 1953 г. только в одном колхозе сусликами уничтожено 185 ц пшеницы, 242 ц кукурузы и 242 ц подсолнечника (Схолль, 1956). В Западном Казахстане, несмотря на проводимую борьбу, еще и сейчас ежегодно уничтожается около 10% урожая зерновых (Поляков, 1956). В Волгоградской, Куйбышевской и Оренбургской областях в 1961 г. суслики по далеко неполным данным уничтожили 1708 га посевов подсолнечника, 28 га кукурузы и 3810 га пшеницы (Гладкина, и др., 1962).

Значительные повреждения, нанесенные молодым посадкам дуба в Волгоградской обл. (в среднем 30% всходов), были отмечены А. С. Строгановой и К. А. Юдиным (1950). На целинных выпасах суслики поедают наиболее ценные в кормовом отношении растения. При численности зверьков 20—30 особей на 1 га ими уничтожается около половины кормовых запасов пастбищ, а систематическое поедание корневищ и надземных частей растений, а также выедание луковиц приводит к смене растительных формаций; ценные кормовые травы исчезают, а на их месте появляются сорняки (Поляков, 1956). Большой вред приносят суслики и своей роющей деятельностью. Многочисленные сусликовины и пороги

сильно засоляют почву, ухудшают ее свойства и этим понижают общую урожайность пастбищных растений. В то же время на длительно необитаемой сусликовине происходит расслоение верхних слоев почвы; на заброшенном курганчике этот процесс ускоряется, и среди солонцевого бугра появляются пятна светло-каштановой почвы, поросшие злаками (Ходашова и Динесман, 1961).

Борьба с малым сусликом проводится механическими, химическими и бактериальными методами. Начиная с 50-х годов основным средством уничтожения являются зерновые приманки, отравленные фосфидом цинка. Уже в 1954 г. они применялись на площади около 1 млн га (Поляков, 1956). В настоящее время ежегодно обрабатываемая площадь (против всех видов сусликов) составляет более 14 млн га, т. е. до 30% общей площади, заселенной зверьками в основных сельскохозяйственных районах Союза. В 1961 г. только в Казахской ССР борьба с сусликами проводилась на площади в 3 300 800 га. Однако численность этих вредителей в ряде мест, например на Украине, не только не снизилась, но за последние 2—3 года даже повысилась. Причиной являются неудовлетворительная организация и качество истребительных работ (Гладкина и др., 1962).

Промысловое значение малого суслика невелико, так как качество его шкурки уступает таковому других видов. Тем не менее в одном только Западном Казахстане их ежегодно заготавливается несколько миллионов. Мясо и жир могут быть использованы как корм на зверо- и свинофермах.

### 3. Подрод COLOBOTIS Brandt, 1843 — ПУСТЫННО-СТЕПНЫЕ СУСЛИКИ

**Характеристика.** Зверьки средних и крупных размеров, короткоухие и короткохвостые: длина хвоста до  $\frac{2}{5}$  длины тела. Окраска варьирует от явственно крапчатой до одноцветной; подошвы ступней опушены или голые. Защечные мешки редуцированы, и парные зарезцовые углубления твердого неба отсутствуют, реже едва намечены.

Осевой череп выпуклый с сильно опускающейся в его переднем и заднем отделах верхней линией профиля. Очертания его в скуловых дугах округло-яйцевидные, так как эти последние расставлены широко в их задних отделах, а передние сравнительно круто расходятся в стороны. Наибольшая ширина черепа в скуловых дугах обычно значительно превышает расстояние от *inion* до заднего конца носовых костей. Лицевой отдел укороченный; длина верхней диастемы большей частью равна длине зубного ряда или несколько меньше ее. У большинства видов *rostrum* резко расширяется в его конечной трети, так как верхние края межчелюстных костей сильно расходятся в стороны, а носовые — вздуты на том же уровне. Строение носовых отростков межчелюстных костей как у сусликов подрода *Citellus*. Теменные гребни у большинства видов сходятся в сагиттальный, нередко более чем на половине длины мозговой коробки, а несошедшиеся их части образуют у взрослых особей остроугольный, а не лировидный рисунок. Края межглазничной области несколько сходятся в направлении вперед, умеренно или сильно приподняты над ее поверхностью; надглазничные отростки длинные и обычно слабее опущены вниз, чем у сусликов подрода *Citellus*. Наружная стенка трубки слухового прохода хорошо развита. Сосцевидные отростки длинные, у большинства видов выступают вниз за уровень поверхности слуховых пузырей. Коренные отчетливо высококоронковые. Строение метаконуля, степень развития площадки мезостилия и краевых промежу-

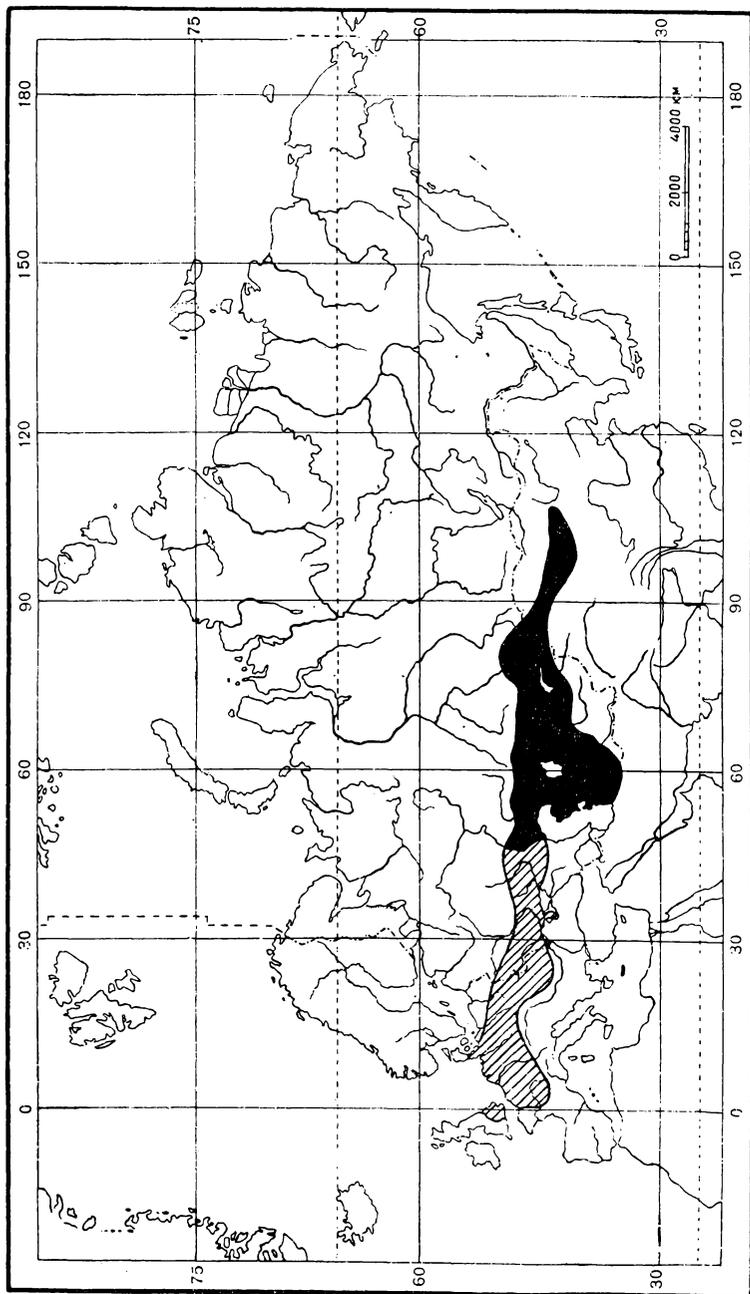


Рис. 62. Распространение сусликов подрода *Colobotis* (заштрихован ареал вымерших форм).

точных бугорков на нижних коренных как у представителей подрода *Citellus*. Передний промежуточный бугорок, равно как и гипоконид  $P_4$ , большей частью едва намечен, и передняя ширина этого зуба у современных форм постоянно несколько превышает заднюю. Задний гребень между передними буграми  $M_1$  (металофид) полный, сравнительно слабо понижающийся в середине, без тенденции к редукции его внутренней ветви.

**Распространение и зональная приуроченность.** Подрод эндемичен для разнотравных и злаковых степей, а также пустынь Евразии, в плейстоцене его крупные вымершие виды входили в состав фауны холодных, так называемых перигляциальных степей и были широко распространены к западу и северо-западу от современных границ ареала (рис. 62). То же известно и для двух его современных западных видов еще в раннеисторическое время.

**История и систематический состав.** Достоверные остатки ранее конца среднего плейстоцена неизвестны. Они принадлежат 2—3 видам, населявшим ныне не существующую западную часть ареала подрода. Вслед за С. И. Оболенским (1927) мы понимаем объем этого последнего уже, чем И. Брандт (Brandt, 1843), относивший к нему всех сусликов Старого Света. В нашем представлении он соответствует *divisio* «А» упомянутой работы Брандта и включает 4—5 современных видов. Иных взглядов придерживаются многие зарубежные систематики, относящие всех евразийских сусликов к подроду *Citellus*. Это в значительной степени объясняется недостаточным знакомством их с видами фауны СССР, что ясно следует из текста ряда работ (Howell, 1938; Ellerman, 1940, и др.).

Вся совокупность известных видов подрода объединяется в две группы: группу «*superciliosus—major*», включающую два современных и один известный к настоящему времени ископаемый вид, и группу «*fulvus*» с одним видом. Формирование признаков подрода произошло, как и для подрода *Citellus*, скорее всего где-то на рубеже плиоцена и антропогена, когда на территории центральных частей современного ареала подрода *Colobotis* могла существовать форма, исходная для средневерхне-четвертичного *C. superciliosus* Каур., сохраняющего еще ряд признаков *C. fulvus* Pall. (стр. 298—304). В пределах первой группы оба современных вида — *C. major* Pall. и *C. erythrogegens* Brandt — близки между собой и должны были иметь общего, еще неизвестного по ископаемым остаткам предка. Эта близость выражается еще и в том, что в отличие от других палеарктических сусликов, значительная часть ареала заселена формой со смешанными чертами строения черепа — *C. major heptneri* Vas. У нее в свою очередь, по-видимому, имеется узкая зона гибридизации с *C. erythrogegens*, возникшая в результате вторичного соприкосновения ареалов.

Как уже упоминалось, малый суслик (*C. pygmaeus*) связывает подроды *Colobotis* и *Citellus*.

1. *Citellus (Colobotis) fulvus* Lichtenstein (1823) — Желтый суслик, или суслик-песчаник (рис. 63—65).

**Характеристика.** Длина тела до 385 мм, хвоста до 120 мм. Окраска верха однотонная, песчано-желтая, иногда с красноватым оттенком, испещренная черными и черно-белыми остевыми волосами. Бока, конечности и нижняя поверхность окрашены светлее и нередко с примесью красноватых тонов. Большая часть верхней поверхности головы окрашена сходно со спиной. В отличие от других видов подрода, на щеках и

под глазами лишь иногда намечаются размытые буроватые пятна. Хвост с хорошо развитым черно-белым окаймлением; нижняя его поверхность часто окрашена темнее и краснее, чем брюхо. Сезонный диморфизм меха

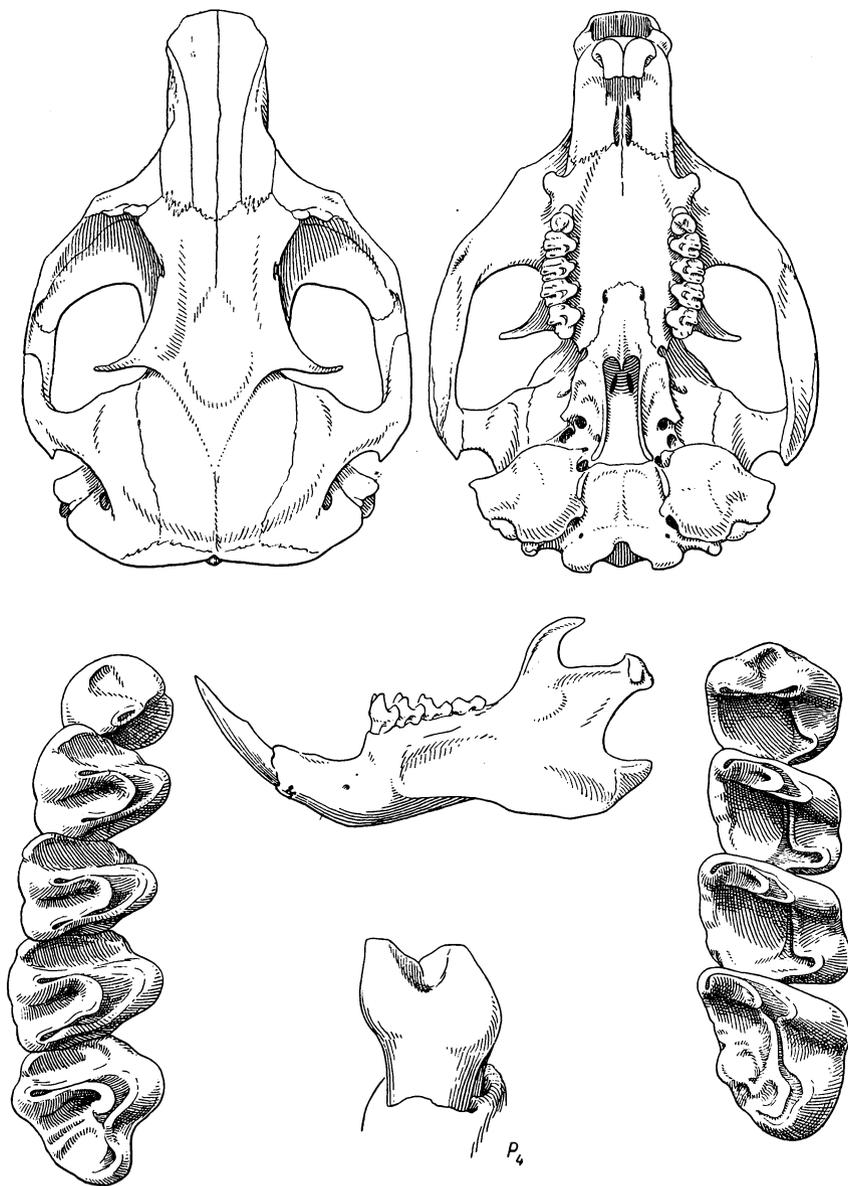


Рис. 63. Череп желтого суслика (*Citellus fulvus* Licht.),  $\times 1.7$ .

выражен сильнее, чем у других видов подрода: зимний мех длиннее, подпушь гуще.

Кондилобазальная длина черепа — 49.6—56.6—68.0 мм, длина верхних коренных — 12.5—14.2—16.2 мм, нижних — 11.7—13.1—14.6 мм. Верхняя линия профиля более выпуклая, чем у других видов подрода, за

счет сильнее опущенного затылочного отдела и приподнятых краев межглазничной области. Очертания в скуловых дугах округлые: они сравнительно круто расходятся в направлении назад в их передних отделах и шире расставлены в их задней трети, на уровне передних краев скуловых отростков височных костей. Схождение их отсюда в направлении назад заметно выражено. Теменные гребни сильнее и на более ранних, чем у других видов, возрастных стадиях сливаются в сагиттальный. Лобный отдел сравнительно сильно расширяется в направлении назад. Края его, равно как и края надглазничных отростков, резко приподняты, и у форм со сравнительно узким межглазничным промежутком здесь может образовываться желобообразное углубление. Надглазничные вырезки глубокие, нередко почти замкнутые. Надглазничные отростки крупнее и шире, чем у других видов подрода, сочленовное углубление на задних отделах скуловых дуг выражено сильнее, костная трубка слухового прохода длиннее. Задняя вырезка нижней челюсти сравнительно неглубокая и узкая, сочленовный отросток относительно короткий, уже под головкой и в основании, чем у *C. major*, углубление на его наружной поверхности широкое и мелкое, не так далеко, как у других видов, распространяющееся по направлению к сочленовой головке. Угловой отдел также относительно узкий в основании, а нижняя диастема укороченная (как у *C. erythrogenys*), высота резцового отдела как у *C. major*. Массетерная площадка относительно высокая в ее переднем отделе.

Коренные зубы слабее, чем у других видов подрода, укорочены в передне-заднем направлении, причем разница больше для нижних коренных и для  $P^4-M^1$ .  $P^3$  относительно велик, со склонностью к редукции передне-наружной площадки воротничка.  $P^4$  укорочен слабее, чем у других современных видов подрода.  $M^3$  короче, чем у *C. major*, но талон его более обособлен, чем у этого вида.  $P_4$  с одним или двумя задними корнями, внутренний из которых, как правило, короче половины длины наружного и слит с ним на значительном протяжении его длины. Гипоконид этого зуба редуцирован (сильнее только у *C. erythrogenys*), и разница между передней и задней шириной этого зуба значительная. Передняя наружная лопасть (протоконид) асимметричная, больше внутренней, и наибольшая ширина коронки находится над шейкой зуба. Эта последняя выражена сравнительно слабо.  $M_3$  относительно короткий (сходство с *C. erythrogenys*), с крупным, повернутым вперед гипоконидом и слабо обособленным энтоконидным бугром. Свободные отделы резцов относительно короткие, сравнительно полого изогнутые в верхней челюсти и круто в нижней.

**Распространение.** Пустыни и полупустыни равнин, а также пустынно-степные районы предгорий до 1400 м над ур. м., от Низового Заволжья до Центрального и Юго-Восточного Казахстана; к югу до северного Ирана и Афганистана. В конце плейстоцена и начале голоцена встречался также между Волгой и Доном.

В СССР к северу приблизительно до линии Вольск, Фурманово, Калмыково, Уральского правобережья до района к северу от Уральска и левобережья — к югу от Оренбурга, верховьев рр. Ирғиз и Улькаюк. Семпозерного и Кизыл-тала, р. Терс-Аккан и оз. Кургальджин; отсюда граница поворачивает к югу к верховьям р. Сарысу, следует по ее долине до Ащикольских озер, поворачивает на восток по долине р. Чу и по южной части Чу-Илийских гор и через плоскогорье Карай выходит к р. Или у пос. Илийского. К югу от этой границы заселяет равнинные части Казахстана и Средней Азии, избегая обширных массивов песчаных

пустынь, на западе до Приатречья и северных предгорий Копет-Дага; восточнее, по долинам рр. Теджена и Мургаба и на Карабиле распространен до государственной границы. Встречается по лёссовым отрогам Зеравшанского, Гиссарского и Таласского хребтов. По долине р. Сыр-Дарьи доходит до Ферганских ворот, по долине р. Чу — несколько восточнее г. Фрунзе. На востоке наблюдается смещение границы области распространения, происходящее в восточном направлении, на южном ее отрезке со скоростью 250—300 км за последние 30 лет. На западе ареала численность вида резко сократилась в связи с перепромыслом.

В качестве пушного животного успешно акклиматизирован на о. Барса-Кельмес на Аральском море; за пределами ареала выпуск произведен в восточной части Карагандинской обл.

**История и систематическое положение.** Ископаемые остатки известны с позднего (конца среднего?) плейстоцена как с территории современного ареала (среднее и южное Приуралье), так и за его пределами (Нижний Дон). Западнее достоверных остатков не найдено, в том числе и на территории Зап. Европы. Существующие в литературе указания должны быть отнесены к вымершим видам подрода из группы *C. superciliosus* Каур. Как было нами показано ранее (Громов, 1961б) и подробнее разбирается ниже (стр. 297), у этого вида имеется ряд признаков «фульвоидного» характера. В плейстоцене, между Волгой и Доном *C. fulvus* жил в составе фауны грызунов, близкой к таковой современного пустынно-степного Заволжья, куда входили такие виды, как эверсманнов хомяк (*Allocricetus evermanni* Brandt), приаральский толстохвостый тушканчик (*Pygerethmus platyurus* Licht.) и, по-видимому, большая песчанка (*Rhombomys opimus* Licht.), позднее здесь не сохранившиеся (Громов, 1957а). Общий характер изменения вида по направлению к современности, как в Приуралье, так и на исчезнувшей западной части ареала, заключается в измельчании и приобретении признаков, указывающих на общее ослабление жевательной мускулатуры, свойственных и современному заволжскому *C. fulvus orlovi* Ognev.

Желтый суслик — хорошо обособленный вид, у которого признаки подрода выражены наиболее отчетливо. Черты приспособления к пустынному образу жизни, в том числе и в строении черепа, сочетаются у него с рядом примитивных особенностей, характеризующих также и вымершие формы подрода. На примере *C. fulvus* особенно отчетливо видно, что от близкого к нему большого, или рыжеватого, суслика (*C. major*) вид в целом отличается только совокупностью черепных признаков в их среднем значении — обстоятельство чрезвычайно важное для правильной таксономической оценки различий, устанавливаемых для ископаемых остатков.

Отличия в строении черепа всех трех современных видов подрода и их вероятный функциональный смысл были нами подробно обсуждены ранее (Громов, 1961б). Однако в этой работе виды *C. fulvus* и *C. erythrogepus* не рассматривались нами в полном объеме. Исследование южных подвидов обоих видов заставило иначе оценить совокупность видовых признаков, сохранив установленные ранее различия лишь для части из них.

Как было указано еще В. С. Бажановым (1945), по правилу приоритета название *C. fulvus* Licht. должно отойти в синонимы более раннего названия *C. maximus*, данного П. Палласом в 1778 г. Этот ученый указал не только на величину и внешние особенности вида, но и на его распространение: «... ad inferiorem Jaikum in campis squalidis salsolarum et anabaseos abundantia faecundis» (Pallas, 1778, стр. 122). Однако мы пола-

гаем, что следует сохранить первое из них в качестве *nomina conservanda*; ему хорошо соответствует и русское название вида, изменять которое нет оснований.

**Географическая изменчивость и подвиды.** Клинальная изменчивость выражена слабо, более четко в центральной части ареала. Она свойственна размерам, которые уменьшаются к югу и юго-востоку, и частью окраске; последняя светлеет в том же направлении и в ней исчезают красновато-охристые тона. С другой стороны, локальные условия отдельных массивов пустынь и полупустынь по преимуществу песчаных на севере и западе ареала вида и лёссовых в его южных частях привели к формированию хорошо отличных подвидов, характеризующихся в том числе и признаками строения черепа (Громов, 1961б). При этом у подвидов из крайних участков области распространения северо-западной и юго-восточной они имеют отчетливый ювенильный характер.

Образует 4—5 современных подвидов; известен один ископаемый.

1. *C. f. orlovi* Ognev (1937) (= *C. maximus* Pallas, 1778) — размеры лишь немногим меньше, чем у типичной формы; в окраске характерна примесь рыжеватых тонов, а черное испещрение развито сравнительно слабо. Коренные менее сжаты в передне-заднем направлении, чем у других подвидов.  $P^3$  относительно мал (как у *C. f. oxianus* Thos.),  $P_4$  более чем у 80% особей с одним задним корнем. Лобный отдел относительно короткий, умеренно расширяющийся в направлении назад, носовой — сравнительно слабо расширяется на конце. Слуховые барабаны относительно мало вздуты, костная трубка слухового прохода длинная. Теменные гребни у старых особей сходятся в сагиттальный по крайней мере на половине длины мозговой капсулы. Резцовый отдел нижней челюсти средней длины, относительно выше, чем у других подвидов. Венечный отросток в его основании сравнительно широкий, как и сочленовный под головкой (сходство с типичным подвидом). От *C. f. fulvus* Licht. отличается также более круто изогнутым нижним резцом с относительно коротким свободным отделом и рядом других признаков (Громов, 1961б).

Крупная форма, сформировавшаяся с конца плейстоцена, с закрепившимися в онтогенезе ювенильными признаками, однако число их меньше, а выражены они слабее, чем у *C. f. nigrimontanus* Antip. Распространение: Волго-Уральское междуречье.

2. *C. f. fulvus* Lichtenstein (1823) — размеры крупные; окраска со слабо развитыми рыжеватыми тонами, сильно затемненная черным от темных остевых волос и их окончаний. Коренные сравнительно сильно сжаты в передне-заднем направлении, лишь едва слабее, чем у *C. f. nigrimontanus*.  $P^3$  относительно велик (как у предыдущего подвида),  $P_4$  у большинства особей с одним задним корнем. Лобный отдел относительно короткий, сильно расширяющийся в направлении назад; конец носового отдела сильно вздут. Слуховые барабаны как у предыдущего подвида. Теменные гребни у старых особей сходятся в сагиттальный на  $1/2$  длины мозговой капсулы или далее впереди. Резцовый отдел нижней челюсти длиннее, чем у других подвидов, относительно высокий (выше только у *C. f. orlovi*). Относительная ширина основания венечного отростка и сочленовного под головкой как у этого последнего, но сам *pr. articularis* длиннее, чем у других форм. Свободный отдел нижнего резца длиннее, чем у заволжского подвида, а сам зуб изогнут более полого.

Желтый суслик с Мангышлакского полуострова, возможно, принадлежит к особой *patio*, а экземпляры из Кызыл-Ординской обл. (пески Арыскуп) носят характер переходных к *C. f. nigrimontanus*.

Из позднего плейстоцена нижнего Приуралья известны остатки крупной формы, более близкой к типичному подвиду, чем к обитающему здесь сейчас *C. f. orlovi*; в то же время по некоторым признакам эта форма близка к следующей. Распространение: Западный и Центральный Казахстан.

3. *C. f. minor* I. Gromov (1961) (foss). (рис. 64) — характеризуется небольшими размерами нижней челюсти (общая длина 37.7—41.5 мм), относительной крупнозубостью, круто изогнутым нижним резцом и укороченной диастемой. Кроме того, сочетает ряд признаков современных заволжской и типичной форм (Громов, 1957). Распространение и возраст: пустынные и пустынно-степные ландшафты между Волгой и Доном в позднем плейстоцене — раннем(?) голоцене.

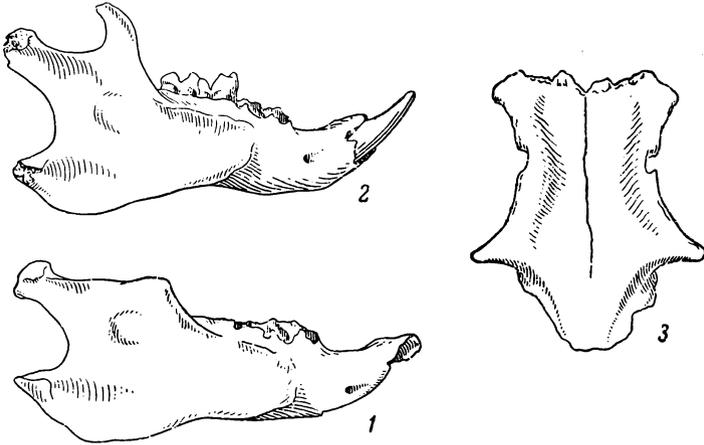


Рис. 64. Череп ископаемого желтого суслика (*Citellus fulvus minor* I. Grom),  $\times 1.3$ , поздний плейстоцен — ранний? голоцен, Волго-Донской водораздел.

1 — тип; 2—3 — паратипы.

4. *C. f. oxianus* Thomas (1915) — размеры мелкие; окраска летнего меха светлая, довольно ярких желтоватых тонов, с незначительной примесью рыжеватых и слабо развитым черным испещрением. Коренные меньше, чем у других подвидов, сжаты в передне-заднем направлении; относительная величина  $P^3$  как у типичного подвида,  $P_4$  у подавляющего числа экземпляров с одним задним корнем. Лобный отдел относительно длинный, лишь едва короче, чем у следующего подвида, несильно расширяющийся в направлении назад. Носовой отдел в его конечной трети вздут и расширен сравнительно слабо. Слуховые барабаны умеренно вздуты, костная трубка слухового прохода короче, чем у типичного подвида. Строение теменных гребней как у этого последнего. Резцовый отдел нижней челюсти относительно длинный и тонкий (тоньше только у *C. f. nigrimontanus*). Венечный отросток узкий в основании, а сочленовный — под головкой. От других подвидов отличается также относительно более широким в основании угловым отделом и коротким расстоянием между подбородочным отверстием и передним краем массивной площадки нижней челюсти.

Североафганского желтого суслика (*C. f. hypoleucos* Satunin, 1909), несколько более крупного, с очень светлой, белесой окраской летнего меха, коротким  $M^3$ , укороченным сочленовным отростком и относительно

узким носовым отделом до сличения его с экземплярами из южной Туркмении правильнее считать за самостоятельную *patio*. Распространение: пустыни Узбекистана и северной Туркмении; южная Туркмения и северный Афганистан?

5. *C. f. nigrimontanus* Antipin (1942) — мельче других подвидов; признаки окраски, указанные автором, в том числе более темная окраска хвоста, требуют проверки. Коренные сравнительно сильно сжаты в передне-заднем направлении.  $P^3$  относительно велик, как у типичного подвида,  $P_4$  более чем у 80% экземпляров с двумя задними корнями. Лобный отдел длиннее и слабее расширяется в направлении назад, чем у других подвидов. Слуховые барабаны сильно вздуты, костная трубка слухового прохода укороченная. Теменные гребни даже у старых особей редко сходятся в сагиттальный более чем на половине длины мозговой капсулы. Резцовый отдел нижней челюсти относительно короткий и тонкий; венечный отросток и сочленовный под головкой — относительно узкие.

Признаки подвида, в том числе и малая величина, сильнее всего выражены у особей из крайнего юго-востока ареала (Джамбулская и Алма-Атинская области Казахстана), где, по-видимому, успели обособиться по крайней мере до степени *patio*. Суслики же из района описания подвида (предгорья восточных склонов хр. Каратау) ближе к зверькам предыдущей формы.

Мелкая форма с закрепленными в онтогенезе ювенильными признаками в строении черепа. Распространение: Юго-Восточный Казахстан: хр. Каратау и ареал вида к востоку от него.

**Местообитания и численность.** Населяет преимущественно песчаные, а в юго-восточных частях ареала также глинистые и лёссовые полупустыни и пустыни. В степной полосе, где редок, единственными местообитаниями являются чернопочвы и чернопочвы-солянковые солонцы. В ряде районов распространен спорадически; в некоторых из них это объясняется перепромыслом в первой половине сороковых годов текущего столетия (Варшавский, 1952). Наибольшей плотности достигает на участках со сравнительно высоким уровнем грунтовых вод, обеспечивающих пышное развитие растений эфемерового комплекса — основной весенней пищи в речных долинах, межбарханных и других понижениях местности. В закрепленных песках плотность населения зависит от степени их зарастания (Наумов и Спангенберг, 1929); незакрепленных песков повсеместно избегает. Населяет земли культурного ландшафта: роет норы по обочинам дорог, на межах, вдоль глиняных заборов-дувалов, берегов арыков, на старых курганах и могильниках, среди заброшенных мусульманских кладбищ.

В оазисах Узбекистана на посевах не заходит, и на культурных землях норы могут оказаться только при распашке целины (Колесников, 1953а; Костин, 1956). По окраинам Кызылкумов и в ряде мест Ташкентской обл. в весенний период обычны на полях (Султанов, 1960). В предгорной зоне Казахстана встречаются главным образом на посевах люцерны (Афанасьев, 1959). В Заволжье часто селятся среди посевов зерновых культур и очень редко на бахчах (Орлов, 1929).

В Заволжье населяет почти исключительно закрепленные пески, в особенности понижения среди них — «лиманы», — с сочной травянистой растительностью; здесь насчитывается до 10—15, а в период расселения — до 40 нор на 1 га. Сравнительно плотно заселены также и песчаные степи (5—7 и до 10 нор на 1 га) и ровные пространства с супесчаной почвой (до 4 нор на 1 га). Спорадически встречается в глинистых степях

и в песках, находящихся на начальных стадиях закрепления, в том числе и среди пескоукрепительных посадок (Орлов, 1929). В сходных условиях обитает в Рын-Песках и в Волгоградской обл. (Строганова, 1954); в засушливые годы охотно селится по опушкам полезащитных лесополос.

В полупустынях и пустынях Казахстана поселения сосредоточены среди участков, богатых растительными кормами в ранневесенний период: межбарханных понижений, окраин бугристых песков, а также по солонцам, где в растительном покрове преобладает биюргун. Здесь, в весенний период, на пропитанной талыми водами почве пышно развивается



Рис. 65. Молодой желтый суслик (*Citellus fulvus* Licht.). Фото А. Толебаева.

покров из эфемеров (Ходашова, 1953). В западных полупустынях, в районе Тургайской столовой страны, плотность особенно высока на чернополянных и солянковых солонцах (80—90 нор на 1 га) и несколько ниже на кокпековых и биюргунных (50—62 норы). Значительная плотность заселения первых связана с обилием эфемеров и высокими кормовыми качествами черной полыни и многочисленного здесь пырея. В глинистых и щебнистых плакорных северных пустынях, в большей их части неблагоприятных для поселения желтого суслика, большое количество нор встречается только в зарослях биюргунников (до 80 нор на 1 га). В бугристых песках, где обширные массивы слабо закрепленных песков чередуются с межбарханными понижениями, живут изолированными колониями среди последних: здесь, на глинистых и суглинистых почвах развиты полынно-солянковые растительные ассоциации с обилием эфемеров. В Приаральских Каракумах и в северной части песков Муюнкум илотность в таких местах доходит до 50 нор на 1 га.

В центральной части ареала встречается почти повсеместно. Наибольшая плотность характерна для слабо всхолмленных задернованных песков с белополянно-осочковыми ассоциациями (в среднем около 40 нор на 1 га). Далее, в порядке ее убывания следуют белополянно-пырейные и биюргунные ассоциации (20—26 нор), полынно-солянковые (10 нор), бугристые пески Каракумов и Муюнкумов (4 норы) и полынно-боялычные глинистые участки Бетпак-Дала. На восточной окраине Центрально-

казахстанского мелкосопочника наибольшая плотность (до 80 нор на 1 га) наблюдается в различных чернополынниках и солянковых полупустынях. а также в его горной части по лощинам со злаково-разнотравной растительностью по склонам и чернополынникам, и солонцеватыми лугами по их дну.

В северо-западной Туркмении, в центральных и северных Каракумах, помимо закрепленных песков, заселяет глинистые такыры и межгрядовые котловины, в растительном покрове которых преобладают эфемеры (Нургельдыев, 1956). В сходных условиях встречается на Устюрте и в районе дельты Аму-Дарьи.

На крайнем юго-востоке ареала желтый суслик избегает песчаных пустынь, для которых характерна бедность растительного покрова и укороченный вегетационный период, населяя равнинную и предгорную глинистую и щебнистую пустыни. На территории первой из них тяготеет к окраине предгорной полосы, с выходами оврагов, разрезающих холмы предгорий, а также к днищам котловин, занятых небольшими водоемами.

В горах, окаймляющих Чуйскую долину, поднимается до 1700 м над ур. м. (Токтосунов, 1960).

**Норы.** Общий план строения и основные типы постоянных и временных нор как у малого суслика. Входы обычно располагаются на возвышенных, не заливаемых водой участках и весной хорошо заметны благодаря небольшим земляным выбросам, позднее развеваемым ветром. Они открываются на дне небольшого округлого или овального воронкообразного углубления, длиной до 30—35 см, которое образуется при зарывании вертикального хода: вскоре после выхода из спячки суслик вновь отрывает наклонный.

М. И. Исмагилов (1955а) указывает на зависимость длины ходов как от характера почвы, так и от возраста зверьков. В глинистых почвах труднее подающихся рытью, они короче, чем в песчаных; у старых сусликов длиннее, чем у молодых, и могут превышать 30 м. Сечение хода у крупных экземпляров 20 × 15 см (Барса-Кельмес), у мелкого подвида из долины р. Чу высота колеблется от 6 до 15 см, ширина — от 5 до 10 см. Специальные небольшие камеры (около 14 × 18 см), или отнорки служат в качестве «уборных» (Орлов, 1929; Тимофеев, 1934). Гнездовые камеры располагаются на глубине от 70—80 до 200 см, их наибольший диаметр от 20 до 30 см; длина ходов до камеры различна в разных частях ареала, изменяясь в пределах от 3 до 20 м. В качестве подстилки в Заволжье часто используются сухие листья и стебли песчаного камыша, на о. Барса-Кельмес — стебли злаков, корни полыни и пырея.

За исключением периода размножения нора является жилищем одного зверька. Однако М. И. Исмагиловым на о. Барса-Кельмес найдены сложные зимовочные норы с несколькими камерами и 10 и более ходами, в которых зимует по несколько зверьков.

**Питание.** По данным Х. Кыдырбаева (1958), растительная пища найдена в 93% содержимого желудков. Основу питания составляют: в северных частях ареала — пырей, различные виды полыней и степного разнотравья, в южных — полыни и различные солянки. Поедаются в основном надземные части растений; весной и в засушливый летний период суслики охотно кормятся и их подземными частями. В связи с тем, что за короткий активный период суслик должен накопить большое количество жира, зверьки очень прожорливы и тратят на кормежку 60—70% времени нахождения вне норы. В природных условиях вес пищи, поедаемой за одну жировку, составляет обычно 50—80 г, доходя в некоторых

случаях до 140 г (Кыдырбаев, 1958); в условиях неволи — от 175 до 390 г (от 150 до 180 при поедании пырея и до 200 г при поедании полыней).

В Восточном Казахстане в ранневесенний период основным кормом являются сухие веточки полыни, боялыча, черкеза, саксаула и ряда других полукустарников. Позднее, когда свежего зеленого корма еще мало, поедаются подземные части эфемеровых растений. В начале лета — полынь и злаки, в разгар лета, как и весной, — луковицы и клубни, а также наиболее сочные, богатые влагой растения, как биюргун, малькомия и солянка *Petrosimonia* (Кыдырбаев, 1958). По наблюдениям С. П. Наумова и Е. П. Спангенберга (1929), для добычи влаги из этой последней суслик делает ямку у ее корневища и надгрызает обнаженный стебель, после чего на пораненном месте сразу выступают капли жидкости. Зверьки, обитающие поблизости от населенных пунктов, поедают опавшие фрукты, многие овощи, а также зерна культурных злаков.

Животные корма имеют подчиненное значение, чаще встречаясь в северных районах области распространения. В Южном Казахстане Х. Кыдырбаев обнаружил животную пищу лишь в 3—12% случаев. Значение кормов этого рода возрастает лишь при недостатке полноценного растительного корма, засушливым летом или весной при сильных засухах и холодах. Так, в 1955 г., во время сильной весенне-летней засухи в Джамбулском районе Южного Казахстана, животный корм встречался в 12% желудков. Поедаются насекомые — муравьи, жуки, саранчовые, а также трупы мышевидных грызунов и мелких птиц, попавших в капканы.

По утверждению Д. Н. Кашкарова и Л. Лейн-Соколовой (1927), желтый суслик получает воду только из растений. Однако, как указал В. К. Тимофеев (1934), оно справедливо только для безводных районов. Там же, где пресные водоемы имеются, зверьки не отказываются от воды и, судя по следам, ходят к ним на водопой (Ходашова, 1953; Исмагилов, 1955а).

**Размножение.** Гон начинается сразу после выхода на поверхность после спячки. Так, в 1956 г. на юге Казахстана первые самки, вышедшие из нор, были добыты 8 марта, а уже 10 за ними начали гоняться самцы (Кыдырбаев, 1959). Средняя продолжительность гона — 10—15 дней, но в поздние, холодные весны он сильно растянут (до 40 дней), протекает недружно, и среди половозрелых самок оказывается много холостых. Так, на о. Барса-Кельмес в холодную, бескормную весну 1955 г. спаривание сильно истощенных голодом сусликов протекало вяло, закончилось позднее, чем обычно, а количество участвовавших в размножении самок составило всего 70% (Слудский, 1938).

Беременность длится около 30 дней (Орлов, 1929; Исмагилов, 1953б; Кыдырбаев, 1958); рождение молодых охватывает период 10—20 дней. В зависимости от широты местности в разные годы первые родившие самки отмечались: в Заволжье — в течение всей второй половины апреля, на о. Барса-Кельмес — от 17 марта до 10 апреля. Число зародышей колеблется от 1 до 17; наибольшее среднее число эмбрионов — 8.4—10.8 — отмечено в западных, северных и центральных частях ареала, наименьшее — 4.0 — в его юго-восточной части. Оно мало изменяется по годам, в отличие от эмбриональной смертности, которая особенно велика на севере области распространения (резорбируется до 1.4 эмбриона на самку). На число молодых влияет также и их смертность до выхода из нор; в восточной части ареала она может достигать в среднем 1,6 детеныша на выводок (Кыдырбаев, 1959). Позднее, в период расселения, большое число прибылых зверьков гибнет от хищников, и в итоге на

каждую родившую самку приходится не более 2—3 молодых. В связи с крупными размерами и поздним достижением половой зрелости (в возрасте двух лет и лишь у части самок несколько раньше, в 11—12 месяцев) находится большое число самок, не участвующих в размножении. В Джамбулском районе Южного Казахстана оно меняется от 24.0 до 51.7% (Кыдырбаев, 1959), в Кызылординском — 30—40% (Наумов и Спангенберг, 1929), на о. Барса-Кельмес средняя многолетняя цифра равна 31% (Исмагилов, 1953б), наибольшая — 71.4% (Слудский, 1938).

Новорожденный суслик весит около 15 г при длине тела до 60 мм. Через 20 дней суслята покрываются шерстью, на 20—22-й день открывают глаза, в 30-дневном возрасте начинают выходить из нор. Растут молодые очень быстро и к моменту залегания в спячку достигают веса и размера половозрелых зверьков.

Соотношение полов в разных частях ареала изменчиво, в том числе и по годам, чаще самки несколько преобладают, а в тех случаях, когда оно равно 1:1, нередко среди прибылых сусликов самки все же многочисленнее самцов. В Западном Казахстане относительное число самок колеблется по годам от 56 до 65% (Орлов, 1929); в Южном, в 1939 г. самки составляли 44.5% популяции. В общем составе последней к концу активного периода насчитывается в среднем 14—18.5% неполовозрелых особей.

**Образ жизни.** Активный период короче, чем у других видов. Массовое появление происходит только при установлении теплых и ясных дней и может сильно задерживаться при неблагоприятных условиях погоды: обилии весенних осадков, заморозков, чередующихся с оттепелями, буров и метелей.

Пробудившиеся от спячки суслики хорошо упитаны, но быстро теряют свои жировые запасы в период весенней бескормицы и за время гона, когда зверьки очень активны, самцы, разыскивая самок, много бегают, дерутся друг с другом, оставляя на снегу многочисленные следы, клочки шерсти и кровь. По окончании гона зверьки начинают усиленно питаться и вес их быстро возрастает. В Джамбулском районе в период выхода из спячки вес самок доходил до 400 г, самцов до 600 г; через месяц возрос до 453 г у холостых самок и 597 г у самцов.

Выход молодых на поверхность происходит в северных и центральных частях ареала в начале или середине мая, в южных — в конце марта—начале апреля. В первые дни суслята не отходят от норы далее 10—12 м. Через неделю это расстояние увеличивается до 15—20 м и недели через две молодые начинают расселяться, вырывая собственные норки в радиусе 25—30 м от выводковой норы или подновляя старые.

Во второй половине активного периода суслики, спасаясь от жары и сухости, подолгу остаются в норах, появляясь на поверхности на короткий срок лишь рано утром, и чаще встречаются поблизости от пресных водоемов и в других местах, где сохраняется сочный корм.

На большей части ареала желтому суслику свойственно летнее теплое оцепенение, переходящее в зимний сон. Взрослые зверьки при повышении дневных температур до 45°, забираясь в норы, засыпают; в это время прибылые зверьки еще усиленно питаются и залегают позднее. Лишь в благоприятные в кормовом отношении годы с большим количеством осадков наблюдается одновременное залегание в спячку и тех и других. Перед залеганием зверьки забивают нору земляной пробкой.

Д. Н. Кашкаров и Л. Лейн-Соколова (1927), подробно описавшие явление спячки у желтого суслика, полагают, что она является приспособительной особенностью, возникшей в связи с выгоранием растительности

и основных кормовых растений. При уменьшении содержащейся в них влаги до 20% суслик залегает в спячку. Точные опыты Н. И. Калабухова (1936) показали, что непосредственной ее причиной, как и у малого суслика, действительно является недостаток влаги, поступающий в его организм из пищи. В наиболее засушливых пустынных районах спячка длится до 8 месяцев, что дало повод обоим первым авторам назвать желтого суслика «эфмером пустыни». Наиболее короткая спячка — около 6 месяцев — присуща сусликам Заволжья. Е. И. Орлов (1929), наблюдавший в некоторые годы активных зверьков еще в августе и даже сентябре, полагает, что здесь имеется (и то не каждый год) позднелетняя спячка, переходящая в зимний сон. Объясняется это тем, что в летне-осенние месяцы, являющиеся в Средней Азии наиболее жаркими и сухими, в Заволжье выпадает максимум осадков, и суслики, особенно обитающие в пониженных местах с высоким уровнем стояния грунтовых вод, не страдают от сухости корма. Более позднее залегание живущих в таких местах зверьков наблюдалось и в других частях ареала вида, например, в пойме Сыр-Дарьи (Наумов и Спангенберг, 1929).

Как правило, спячка взрослых, хорошо упитанных зверьков не прерывается, тогда как молодые, особенно недостаточно упитанные, просыпаются и выходят на поверхность в поисках корма. Это чаще всего имеет место в годы с засушливым летом, неблагоприятные по условиям наживки.

Кривая суточной активности взрослых зверьков двувершинная, но полуденный перерыв короче, чем у других видов. Прибылые же зверьки жары не боятся и деятельны весь день. Характерно наличие сезонных передвижений, связанных с уходом из мест, заливаемых тальми водами, а также поисками свежей, невыгоревшей растительности. И те и другие наиболее выражены в местах с пересеченным рельефом и отсутствуют на равнинных пространствах пустынь и полупустынь.

Враги, паразиты, эпидемиологическое значение. Орлы — степной и мотыльщик — основные враги желтого суслика из числа пернатых хищников на всем протяжении ареала. В Приаралье (Наумов и Спангенберг, 1929) его активно уничтожает канюк-курганник, причем в Приаральских Каракумах желтые суслики составляют до 30% добычи, которой выкармливаются птенцы, а также беркут, коршун и бороголовый ворон (северные Каракумы). На о. Барса-Кельмес в период пролета его уничтожают луни, мохноногий канюк, черный коршун, сизая и серебристая чайки, пустельга, балобан и орлан-белохвост. Последний в условиях неволи за сутки съедал пять молодых сусликов весом по 600 г, мохноногий канюк — четырех, степной лунь — одного. По окончании пролета главными врагами суслика становятся чайки, в особенности серебристая и сизая, и в меньшей степени обыкновенная и черноголовый хохотун (Тимофеев, 1943; Исмаилов, 1953а). Из млекопитающих главным врагом является степной хорь и в меньшей степени перевязка, а также волк и лисицы. На молодых зверьков нападает ушастый еж. Прямых данных о поедании желтого суслика змеями нет.

Число видов блох, паразитирующих на этом виде, достигает десяти; в Заволжье наиболее типичными являются *Oropsylla silantievi* Wagn. и *O. ilovaiskii* Wagn. et Ioff (Ралль, 1960). Из ряда видов выделялись возбудители чумы. Из клещей отмечено паразитирование *Ripicephalus pumilio* P. Sch. (Исмаилов, 1953а), из эндопаразитов — ряда видов цестод, нематод и акантоцефалов.

Желтый суслик — природный носитель возбудителей клещевого возвратного тифа.

**Хозяйственное значение.** Ценный пушной зверек, занимающий среди так называемой малоценной пушнины первое место. Ранневесенние шкурки легко поддаются имитации под норку. Сало съедобное и пригодно для технических целей. Вред, причиняемый посевам сельскохозяйственных культур, невелик почти всюду, за исключением поливных земель юго-востока ареала. Известно повреждение хлебных злаков, хлопка и люцерны, посевов тау-сагыза, а также огородов, плодово-ягодных садов, виноградников, гнездовых посевов дуба. Является пастбищным конкурентом диких копытных — сайги и джейрана (Слудский, 1938; Исмагилов, 1953б).

2. *Citellus (Colobotis) major* Pallas (1778) — Большой, или рыжеватый суслик (рис. 66).

**Характеристика.** Длина тела до 300 мм, хвоста до 105 мм. Окраска верха довольно темная, охристо-коричневая, испещренная белыми концами волос, образующими, вместе с коричневыми предконцевыми поясками, интенсивную рябь, иногда принимающую характер пятнистости. Верхняя поверхность головы и переносье серебристо-серые. Над глазами и особенно под ними рыжие или коричневые пятна, наиболее отчетливые у зверьков в зимнем меху и у восточных форм. Хвост с хорошо развитым светлым окаймлением; в окраске его нижней поверхности рыжеватые тона нередко выражены сильнее, чем на брюхе. Сезонный диморфизм меха выражен.

Кондилобазальная длина черепа — 38.0—45.1—1.57 мм, длина верхних коренных — 10.9—11.7—12.5 мм, нижних — 10.5—10.8—12.6 мм. Верхняя линия профиля умеренно выпуклая, преимущественно за счет слабее приподнятых краев межглазничной области. Очертания в скуловых дугах яйцевидные: они сравнительно полого расходятся в направлении назад в их переднем отделе и несколько уже, чем у желтого суслика, расставлены в заднем, на уровне передних краев скуловых отростков височных костей. Схождение их отсюда в направлении назад заметно выражено. Теменные гребни сливаются в сагиттальный на возрастных стадиях более ранних, чем у *C. fulvus*. Лобный отдел сравнительно слабо расширяется в направлении назад, края надглазничных отростков, особенно в области их основания, приподняты слабее, чем у этого вида, и желобообразного углубления на межглазничном пространстве не образуется. Надглазничные вырезки мелкие, не бывают замкнутыми. Надглазничные отростки умеренной величины, относительно узкие в их основании; сочленовное углубление на задних отделах скуловых дуг выражено сравнительно слабо; костная трубка слухового прохода лишь едва короче, чем у желтого суслика. Задняя вырезка нижней челюсти в среднем глубже и шире, чем у *C. fulvus*. Сочленовный отросток относительно длинный и широкий под головкой и в основании; углубление на его наружной поверхности глубокое, доходящее кверху почти до сочленовой головки. Основание углового отдела относительно широкое. Нижняя диастема сравнительно длинная, резцовый отдел средней высоты. Массетерная площадка относительно низкая в ее переднем отделе. По степени укороченности передних коренных ( $M_1^1$ ) ближе к *C. erythrogenys*, а по тому же признаку для задних  $M_2^2$ ) занимает промежуточное положение между желтым и краснощеким сусликами.  $P^3$  относительно мал; передне-наружная площадка его воротничка больше, чем у *C. fulvus*, нередко не меньше задне-внутренней.  $P^4$  укорочен в передне-заднем направлении (как у *C. erythrogenys*).  $M^3$  относительно длиннее, чем у *C. fulvus*, со слабее обособленным тало-

ном.  $P_4$  постоянно с двумя задними корнями, причем внутренний из них существенно короче наружного, либо свободен по всей длине, либо (у западных форм) незначительно слит с наружным в верхнем отделе. Гипоконид едва обособлен, но все же разница между передней и задней шириной этого зуба несколько меньше, чем у *C. fulvus*. Передняя наружная лопасть  $P_4$  не столь асимметрична, как у желтого суслика, и наибольшая передняя ширина зуба приходится примерно на середину коронки. Шейка зуба над передним корнем хорошо выражена.  $M_3$  относительно длинный, гипоконид его сравнительно невелик и мало повернут вперед, энтоконидный бугор хорошо обособлен. Свободные отделы резцов верхней и нижней челюсти относительно длинные, полого изогнутые.

**Распространение.** Равнинные и предгорные (не выше 500 м над ур. м.) злаковые и разнотравные степи между Волгой и Иртышом; по остепенным участкам проникает в полупустыню и в лесостепь. Еще в историческое время встречался на Донском левобережье и, возможно, на Украине.

К северу приблизительно до линии: Морки (Марийская АССР), Малмыж (юг Кировской обл.), Чистополь, где переходит на левый берег Камы; далее по левобережью рр. Камы и Белой (на правый берег последней переходит только в районе дер. Ново-Бикметово Бураевского района Башкирской АССР), правому берегу р. Б. Ик и левому р. Сакмары огибает Уральский хребет, следуя на Орск, Баймак, Барк-Узьяк, Магнитогорск, Верхне-Уральск, район несколько восточнее Челябинска, юго-восточнее Свердловска, Ялуторовск, Ишим, Тюкалинск, Омск. Западная граница: левый берег р. Волги между г. Волжским (северо-западнее Казани) и устьем р. Б. Иргиз, кроме участка к югу от Ульяновска и до северных частей Самарской Луки, где узкой полосой встречается и на ее правобережье. К югу распространен приблизительно до Вольска, Уральска, левобережного Зауралья, урочища Кизыл-Тау в Магатском районе Гурьевской обл., среднего течения Эмбы; далее южная граница огибает Мугоджары, проходит через Карабутак и оз. Кушмурун, огибает с юга оз. Кургальджин и, следуя северной окраиной Казахского нагорья, выходит к Иртышу между Павлодаром и Семипалатинском.

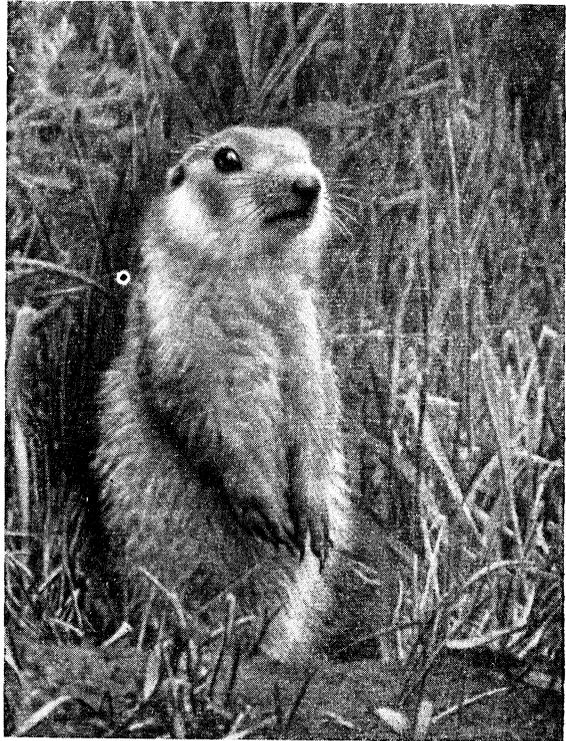


Рис. 66. Большой, или рыжеватый суслик (*Citellus major* Pall.). Фото Н. Д. Митрофанова.

**История и систематическое положение.** Достоверные ископаемые остатки *C. major* X—XI вв. н. э. известны из раскопок на территории станции Цимлянской на правом берегу р. Дон. И. Г. Пидопличко (1951), на основании косвенных соображений, считает вероятным, что основным фактором, обусловившим исчезновение этого вида из Украины уже в историческое время, явилось хозяйственное воздействие человека на природу степей и лесостепья. Остатки древнеголоценового возраста найдены также в пещерных отложениях Самарской луки и в некоторых других местах современного ареала между Волгой на западе и Уральским хребтом и р. Урал на востоке. Косточки крупных сусликов позднплейстоценового возраста с территории между Волгой и Днепром относятся к *C. superciliosus* Каур (= *birulai* I. Gromov), виду, предковому по отношению к *C. fulvus* и *C. major* (Громов, 1961б).

Недостаточное количество материалов по крупным сусликам древне- и раннеголоценового возраста не позволяет с необходимой уверенностью установить время и территорию, на которой произошло формирование современного вида. Вероятнее всего, что это произошло на территории к востоку от Волги и лишь в голоцене. Во всяком случае в южных частях ареала *C. superciliosus*, как например в предгорном Крыму, для территории которого сейчас известны наиболее многочисленные остатки этого вида из отложений позднего плейстоцена и голоцена, он, по-видимому, не пережил эпоху мезолита и к этому времени не эволюционировал здесь существенно в направлении *C. major*. На территории европейской части СССР в состав так называемой смешанной фауны Новгорода-Северского также входила одна из форм *C. superciliosus* (стр. 310), вместе с численно преобладавшим над ним мелким *C. severskensis* sp. nov. и такими видами «мышевидных» грызунов, как лемминги (*Lemmus* и *Dicrostonyx*), степная пеструшка (*Lagurus lagurus* Pall.) и узкочерепная полевка (*Microtus gregalis* Pall.). Принадлежащий же уже к *C. major* среднерусский средне—позднеголоценовый крупный суслик по ископаемым остаткам нам пока неизвестен.

Из современных видов ближайшей родственной формой является краснощекий суслик (*C. erythrogenys*). Оба вида безусловно молодые, недавно разошедшиеся, образуют помеси на границе юго-восточной части ареала *C. major*. По-видимому, такая гибридная популяция описана в качестве особого подвида *C. e. brunnescens* Beljaev (см. ниже). За исключением этих особей, оба вида отличаются не только совокупностью черепных признаков, как *C. major* и *C. fulvus*, но и по крайней мере двумя такими, которые позволяют отличить практически каждый череп краснощекого суслика от черепа большого (захождение наблюдалось менее чем у 1% исследованных особей). Напротив, отличия в окраске оказываются у этой пары видов менее резкими, чем у большого и желтого сусликов.

**Географическая изменчивость и подвиды.** Размеры несколько уменьшаются по направлению к востоку, а в Заволжье — и к югу. Окраска тускнеет и бледнеет в тех же направлениях: песчаные тона в расцветке спины становятся преобладающими, крапчатость — менее отчетливой, красновато-охристая окраска брюшной поверхности не столь интенсивной, светлое окаймление хвоста делается уже. В то же время окраска щечных пятен не светлеет; наоборот, у восточных форм они имеют яркий, каштаново-коричневый оттенок. В строении черепа у восточных форм появляются примитивные признаки, сближающие их с *C. fulvus*, с одной стороны, и с *C. erythrogenys*, с другой (Громов, 1961б). Так, по направлению к востоку увеличивается крутизна расхождения скуловых дуг в их передних отделах, отчего череп приобретает более округ-

лые очертания, глазницы делаются крупнее, а края их сильнее приподнимаются над поверхностью лобного отдела — признаки, свойственные также черепу желтого суслика. Кроме того, у восточных форм *C. major* лицевой отдел черепа укорачивается (хорошо заметно по уменьшению относительной длины верхней и нижней диастем), сочленовное углубление на височных отростках скуловой кости делается глубже, а сочленовный отросток нижней челюсти — короче и уже в основании. В строении  $P_4$  отмечается редукция задне-внутреннего корня и уменьшенные различия в передней и задней ширине коронки.

Известно три современных подвида; здесь отмечено и наличие ископаемой формы, для выделения которой пока недостаточно материала.

Из числа современных форм особенно четко дифференцирован крайний восточный подвид *C. m. heptneri* Vas. Причисление крупных сусликов прииртышских и кустанайских степей различными авторами то к *C. major*, то к *C. erythrogegens* отражает их переходный характер. В то же время по серой окраске верха головы и серебристому от белых окончаний волос налету в окраске спины любой экземпляр *C. m. heptneri* может быть легко отличен от любого из экземпляров северных подвидов *C. erythrogegens*. Заслуживает быть отмеченной значительная близость в строении черепа между позднеплейстоценовым *C. superciliolosus* и современными *C. major* из восточной части ареала, что с несомненностью указывает на сходство в условиях существования сусликов группы *major* в западноевропейском плейстоцене и на востоке Западной Сибири в период становления современной формы. Эта близость является одним из примеров сходства особенностей строения позднеплейстоценовых форм грызунов из пределов западных частей области их распространения с современными восточными формами тех же видов, неоднократно указывавшегося ранее (Громов, 1957б, 1961а).

Что же касается *C. e. brunnescens* Beljaev, распространенного вдоль южной границы *C. m. heptneri*, то по двум упомянутым выше признакам окраски это несомненно краснощекие суслики (экземпляры, послужившие для описания, осмотрены И. М. Громовым). Ближе они к этому виду также и по относительно короткому хвосту и небольшой ступне. В то же время характер пятнистости на голове — яркие коричневые пятна на щеках и отсутствие пятна на переносье — признаки восточной формы большого суслика.

1. *C. m. major* Pallas (1778) — крупная темноокрашенная форма с наиболее сильно развитыми охристыми тонами в окраске брюшной стороны и рыжими в окраске светлых частей головы. Пятна на щеках и над глазами сравнительно крупные, размытые; пятно на переносье имеется или отсутствует; светлое кольцо вокруг глаз малозаметное. Скуловые дуги полого расходятся в направлении назад.  $P^3$  относительно мелкий; коронарная длина  $P_4$  в среднем не более чем на 10% превышает ширину зуба. Верхняя и нижняя диастемы относительно длинные; челюсть на уровне середины нижней диастемы относительно высокая. Распространение: северо-западная часть ареала к югу приблизительно до широты Уральска, где уже встречаются особи, переходные к следующему подвиду. Подвидовая принадлежность зверьков из северных частей ареала в Зауралье не выяснена.

2. *C. m. argyropuloi* Vajakov (1947) — в среднем несколько мельче предыдущего с более светлой окраской верха и менее выраженными красноватыми тонами в окраске светлых частей головы. Очертания черепа в скуловых дугах более округлые.  $P^3$  относительно крупнее, чем у типичной формы; длина  $P_4$  в среднем на 20% превышает заднюю ши-

рину зуба. Заднекоренные сравнительно слабо укорочены в передне-заднем направлении. Верхняя и нижняя диастемы укорочены, высота резцового отдела нижней челюсти меньше, чем у предыдущей формы. Распространение: Западный Казахстан — бассейн рр. Уила, верхней Эмбы и Темира; юго-западное Приишимье (внутренняя часть большой излучины Ишима к западу от линии, проходящей приблизительно от Киймы на Есиль).

3. *C. m. heptneri* Vasiljeva (1964) (= *C. «major» ungae* Martino (1923)) — наиболее мелкая форма со слабо развитыми охристыми тонами в окраске светлых частей головы, где на фоне белесого меха резко выделяются отчетливо ограниченные щечные пятна каштаново-коричневой окраски и светлое окологлазничное кольцо. Надглазничные пятна имеются такого же цвета, как и щечные; пятно на переносье, как правило, отсутствует. Серая окраска верха головы с буроватыми тонами, не распространяется на шею и переднюю часть спины, где нередко бывает светлый поперечный участок. Очертания черепа округлые, края глазниц сильно приподняты. Относительные размеры  $P^3$  больше, чем у обеих предыдущих форм; длина  $P_4$  в среднем на 15% превышает его заднюю ширину. Подбородочное отверстие более чем у обоих других современных подвидов приближено к переднему краю массетерной площадки. Коренные, в особенности  $P^4$ , сильнее укорочены в передне-заднем направлении. Распространение: от кустанайских степей до Иртыша.

4. *C. m.* subsp.? (foss.). Ранее указывалось (Громов, 1961б), что остатки сусликов из района Рыбной Слободы на Каме весьма близки к современному большому суслику. Отсутствие дополнительных материалов не позволяет решить вопрос окончательно. В дополнение к сказанному в упомянутой работе можно добавить, что степень укороченности коренных камских сусликов находится на пределе числовых значений этих величин, характеризующих *C. major* в целом, а укороченность диастемы, малая относительная высота резцового отдела и укороченность сочленовного отростка — на пределе значений, характеризующих более примитивный, восточный подвид большого суслика. В то же время по относительным размерам  $P^3$  — это еще *C. superciliosus*. Таким образом, остатки из Рыбной Слободы еще ближе к *C. maior*, чем голоценовые остатки из жигулевских пещер (стр. 314), несмотря на то, что возраст, судя по особенностям цветовой сохранности, старше жигулевских.

**Местобитания и численность.** Населяет биотопы, в составе растительности которых постоянно представлены виды северного разнотравья, отчего этого суслика нередко называют «луговым». Обычен в ковыльных и полынно-типчаковых степях, на лугах по долинам рек, по опушкам лесных колков; предпочитает черноземные, супесчаные и легкие суглинистые почвы. Селится на выгонах, по склонам оврагов, обочинам дорог, на различных приусадебных землях. В горы не поднимается выше 400—600 м над ур. м.

На территории Татарской АССР численность выше всего среди сухих участков лесостепи, по суходольным выгонам и склонам оврагов. Часто селится на посевах многолетних трав. В Прикамье местообитания более разнообразны. Обычен по степным склонам речных террас, на полях, среди песчаных дюн, образовавшихся на месте сведенного леса (Понов, 1960).

Под Куйбышевом поселяются на сохранившихся невозделанными участках земли близ посевов, на песчаных гривах, огородах. В районе Бузулука, по данным М. К. Серебренникова (1926), селится на черно-

земных участках степи с преобладанием ковыльной растительности, в особенности по склонам речных долин. В лесостепной части колонии располагаются по опушкам лесных колков, на остепненных участках, образовавшихся после вырубки (Бузулукский бор).

В степной полосе Южного Урала в 20-х годах нашего столетия селился на старых залежах и в ковыльной целинной степи в брошенных порах сурков; сейчас здесь численность всюду невелика, и поселения не образуют колоний.

У южной границы ареала, в североказахстанских степях распространен спорадично. В подзоне сухих степей заселяются только влажные биотопы, преимущественно злаковые луга и зарастающие пески речных долин, балки, поросшие степным разнотравьем. По долинам, имеющим меридиональное направление, проникает к югу, в зону полупустыни, где колонии часто далеко разобщены и изолированы друг от друга.

Численность вида еще в начале нашего столетия в отдельных земельно-хозяйственных районах была настолько значительна, что зверьки представляли серьезную угрозу посевам зерновых в Среднем Поволжье и в степях Южного Урала (Серебренников, 1926; Кузнецов, 1928). В настоящее время в результате сплошных распахов целинных и залежных земель, а также истребительных мероприятий, она резко сократилась, а местами вид и вовсе исчез.

**Норы.** Различные типы нор большого суслика (Бажанов, 1932; Тихвинский, 1932; Попов, 1960) представляют собой варианты тех же двух основных категорий нор — постоянных и временных, — которые имеются и у других видов. Первые из них чаще располагаются на возвышенностях мезо- и микрорельефа, на насыпях у канав, по краям оврагов; большая их часть имеет одно входное отверстие, редко два, наклонные и вертикальные ходы и земляные холмики у этих последних. Глубина постоянных нор достигает 100—120 см, общая длина ходов — 2—2.5 м, диаметр входных отверстий — 9—15 см. Гнездовая камера располагается в середине или в конце хода, ее обычные размеры 14 × 25 × 18 см; встречаются норы с двумя камерами. В качестве «уборной» используются 1—2 отнорка. Временные норы менее глубоки и проще устроены; вырываются как вблизи постоянных нор, так и удаленных от них местах кормежки и на территории временных местообитаний. Весной, после выхода из спячки, зверьки оставляют норы, в которых зимовали, и переселяются во временные, углубляя и усложняя их. Позднее оставленные норы вычищаются, обновляются и заселяются вновь.

**Питание.** В составе растительных кормов преобладают злаки и цветковые северного разнотравья. Имеются указания на поедание насекомых, мышевидных грызунов, мелких птиц и их птенцов и кладок, однако животный корм, по-видимому, не имеет для этого вида такого значения, как например для длиннохвостого и даурского сусликов.

После пробуждения из спячки питаются прикорневыми частями растений и луковичами, далее переходят на цветы и листья; культурные злаки поедаются в особенности в стадии молочной и восковой спелости. В. С. Бажанов (1932) приводит для Заволжья список из 32 растений, в том числе из культурных — пшеницу, рожь, просо, подсолнечник и др. В условиях неволи В. И. Тихвинский (1932) среди предпочитаемых видов указывает гречишу, гусиную лапку, дикую рябинку, лебеду, клевера, люцерну и др. За сутки суслик съедает от 40 до 279 г зеленого корма. На юге области распространения, в Актюбинских степях основную роль в питании играют виды северного разнотравья; они же (тюльпан, астрагал, лактук, цикорий и др.) охотнее поедались и в неволе. Взрослый зве-

рек съедал за сутки в среднем 57.2 г, что составляет 8.5% его живого веса (Формозов и Воронов, 1939).

**Размножение.** Как и у других видов, гон начинается вскоре после пробуждения самок от спячки, несколько запаздывающего по сравнению с пробуждением самцов, и в зависимости от погоды продолжается 10—12 дней. В южной части ареала он приходится на начало апреля, на севере — на его середину. Спаривание наблюдалось на поверхности, у норы. Холостыми остаются в основном молодые самки приплода прошлого года, вышедшие из спячки в конце периода гона. На основании косвенных данных полагают, что беременность длится около 25 дней (Тихвинский, 1932; Бажанов, 1948а). Интенсивность размножения сравнительно велика. Число эмбрионов — 2—16, чаще 8—9, рожденных детенышей — 6—16 (обычно 7—8) (Бажанов, 1948а). В южных районах Татарии среднее число эмбрионов возрастает до 10—11. Появление молодняка происходит здесь 7—22 мая (Тихвинский, 1932), в Оренбургской обл. — 10—20 мая (Бажанов, 1948а), в Актюбинской обл. — с конца апреля до 20 мая (Поляков, 1941). Слепые и голые новорожденные суслията имеют длину тела 49—50 мм и вес 6—9 г. В недельном возрасте спина их покрывается короткой и редкой шерстью, длина тела возрастает до 94.5 мм, вес до 30 г. В двухнедельном возрасте начинают прорезаться резцы, волосяной покров становится гуще, вибриссы и когти хорошо развиты, длина тела достигает 131 мм, вес — 51.6 г. В возрасте 19 дней молодые зверьки целиком покрыты шерстью, по окраске близки к таковой взрослых сусликов; начинается прозревание, продолжающееся до 3 дней. У трехнедельных сусликов прорезаются коренные, и вскоре зверьки начинают выходить из нор (Бажанов, 1948а). В это время они начинают самостоятельно питаться, а через неделю—полторы начинается их расселение, происходящее на первую половину—середину июня. К середине июля, в возрасте около 2.5 месяцев, зверьки имеют размеры тела взрослых особей (245—260 мм) и вес 500—570 г. Относительно соотношения полов данные разноречивы; у молодых зверьков оно близко к 1 : 1 (Никифорук, 1937).

**Образ жизни.** Пробуждение начинается в конце марта, в северной части ареала — в первой половине апреля, когда местами еще лежит снег. Зверьки появляются на короткое время в наиболее теплые часы дня. Сроки пробуждения зависят от условий весны и могут растянуться на 20—25 дней. Как и другие виды сусликов, особенно крупных, зверьки просыпаются еще хорошо упитанными, расходуя остатки жировых запасов в первые бескормные дни и в период гона.

Спячка длится 7.5—8.5 месяцев. Прямых указаний на наличие у этого вида летней спячки нет, однако в засушливые годы в Оренбургской обл. В. С. Бажанов (1947б) наряду с переселением сусликов во влажные биотопы уже во второй половине июня отмечал исчезновение старых самцов. Автору удалось вызвать летнюю спячку и экспериментально. Можно считать вероятным, что она свойственна этому виду и в природе, но лишь в засушливые годы в южных районах области распространения. В обычные годы старые самцы уходят на зимовку в середине—конце июля, самки — в августе, молодые продолжают бодрствовать до начала сентября. К началу спячки средний вес самцов и самок достигает 1000—1250 г, т. е. увеличивается вдвое по сравнению с весенним (Поляков, 1941).

Обычная для сусликов двухфазная суточная активность наиболее отчетлива у взрослых и старых зверьков в жаркое время года. Молодые активны большую часть дня, обычно без перерыва в полдень. От нор

обычно отходят на 100—200 м, а с высыханием растительности переселяются в более кормные места на значительные расстояния. Хорошо плавают и при недостатке корма могут в массе переплывать реки, даже такие широкие, как Урал (Огнев, 1947).

**Враги, паразиты, эпидемиологическое значение.** Из хищных птиц основными врагами являются орлы и коршуны; на севере на них, кроме того, охотятся сарыч, ушастая сова и большой подорлик (Тихвинский, 1932). Для более южных районов В. С. Бажанов указывает и степного луны. Из наземных хищников постоянными врагами являются светлый хорь, истребляющий сусликов не только летом, но и зимой, выкапывая их из нор. Уничтожают их также лисицы и барсуки, а молодых поедают горностаи и ласка.

Из блох на этом суслике паразитируют *Ceratophyllus tesquorum* Wagn., *Ctenophthalmus breviatus* Wagn. et Ioff, *Ophthalmopsylla volgensis* Wagn. et Ioff, *O. ilowaiskii* Wagn. et Ioff.

В природных условиях возбудители чумы были выделены с большого суслика в районе г. Уральска (Ралль, 1960). В эксперименте он оказывается более устойчивым к этому заболеванию, чем желтый и малый суслики.

**Хозяйственное значение.** Вредит многим культурным растениям. Поедает посевные семена и в особенности всходы. По данным В. А. Попова (1960), в радиусе 10—15 м от норы повреждается до 10% растений, а в некоторых местах посевы пшеницы оказываются настолько разреженными на больших площадках, что можно говорить о почти полном уничтожении на них урожая. Наносят серьезные повреждения посевам сахарной свеклы и полезным лесным насаждениям, особенно гнездовым посадкам дуба. Ухудшают химические свойства некоторых почв своей роящей деятельностью, способствуют разреживанию растительности. В связи с распашкой коренных мест обитания и массовым истреблением причиняемый вред сильно снизился.

Шкурки используются в качестве второстепенной пушнины, а мясо и жир — для кормления свиней и на звероводческих фермах.

### 3. *Citellus (Colobotis) superciliosus* Kaup (1839) (foss.) — Позднеплейстоценовый большой суслик (рис. 67—72, табл. 7—9).

Крупный позднеплейстоценовый суслик, близкий к современному *C. fulvus*, обнаруживающий в то же время отчетливые признаки сходства с *C. major* и в меньшей степени с *C. erythrogeus*.

**Тип.** Череп с нижней челюстью, со слегка деформированным носовым отделом и без скуловых дуг, ФРГ, г. Эппельсгейм (к югу от Вормса). Место хранения типа и других типовых материалов неизвестно (рисунок типа, рис. 67 — Atlas, contenant les ossements fossiles decrits par I. I. Kaup, Tab. XXV, fig. 3—4).

**Размеры.** Тип: верхняя длина черепа — 43.5 мм, кондилобазальная длина (лессы в окр. Праги) — 46.8—50.5—52.0 мм (n = 5), у восточных форм (Крым) — до 57.3 мм; длина верхних коренных: тип около 13.0 мм; 11.75—12.3—13.05 мм (n = 16) — окр. Праги; 12.4—13.2—23.8 мм (n = 10) — Крым; нижних: тип — 11.5 мм; 11.3—11.7—12.5 мм (n = 18) — окр. Праги; 11.6—12.5—13.1 мм (n = 20) — Крым.

**Тафномические данные.** Типовая серия представлена черепами и костями конечностей хорошей сохранности, происходящими скорее всего из древней сусликовины, по которой зверьки проникли в позднеплио-

ценовые пески. Сходная сохранность и у остатков из лёссов в окрестностях Праги, где древние кротовины связаны с различными слоями ископаемой почвы. Часть костей окрашена здесь в темно-коричневый цвет; эмаль и дентин зубов также бывают слабо окрашенными. Значительная часть остатков, известных с территории СССР (Крым, Новгород-Северский, Южный Урал), происходит из скоплений разрушившихся погадков, отлагавшихся в нишах и пещерах или под навесами коренных пород в обрывах берегов речных долин (Новгород-Северский). Тафономическая характеристика крымских местонахождений дана ранее (Громов, 1961а), а для Новгорода-Северского — на стр. 227 настоящей работы. «Погадочное» происхождение принимается и для костей сусликов и других грызунов в известных неринговских местонахождениях у Тиде

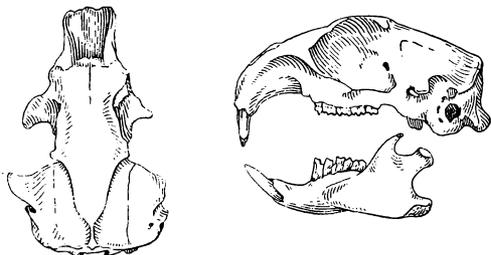


Рис. 67. Череп позднеплейстоценового большого суслика (*Citellus superciliosus* Kaup), поздний плейстоцен, Зап. Европа (из Каур, 1839).

и Вестерегельна (Nehring, 1878). Кости *Citellus* из окр. Парижа залегают в пустотах и трещинах гипса, выполненных песком, галькой и лёссовидным суглинком. Если судить по аналогии с остатками из террароссового выполнения щелей в известняках Венгрии с фауной грызунов позднего плиоцена, они также происходят из разрушенных погадков. Незначительное переотложение подземными или речными потоками отмечено для Крыма и Вестерегельна. Наконец, хорошие серии костей крупных сусликов собраны

на поверхности отложений современного аллювия Днепра, Дона и частью Нижней Волги и Урала. Как и при обработке остатков мелких сусликов *C. conf. severskensis*, геологически разновозрастные серии выделялись для остатков черепа, сохранивших зубы: эмаль не окрашена, дентин окрашен или неокрашен — голоцен, эмаль окрашена не темнее цвета кости, дентин окрашен — поздний плейстоцен; эмаль окрашена темнее цвета кости, дентин окрашен — конец среднего плейстоцена.

**Возраст и местонахождение.** Описан по остаткам, вторично захороненным в известных поздненеогеновых аллювиальных песках («динотериновые пески») Эпельсгейма.

К этому же виду следует относить кости крупных сусликов из состава степной и «лемминговой» фауны позднего антропогена (конец риссвюрма — ранний голоцен) Северо- и Восточно-Европейской равнины, а также, вероятно, и южных частей Зап. Сибири и Сев. Казахстана.

**Характеристика.** Череп с выпуклой линией профиля, особенно у более мелкой формы и более поздних из крупных, вследствие сильно приподнятых краев межглазничного промежутка. Очертания в скуловых дугах (полностью известны только у одного черепа полувзрослого зверька), судя по крутизне расхождения их передних отделов и широкой расстановке в задних, — округлые, особенно у мелкой формы. Теменные гребни у этой последней широко- или узколировидные, сходятся в сагиттальный не более чем на  $\frac{1}{3}$  длины мозговой коробки; у более крупных форм этот гребень может достигать до  $\frac{1}{2}$  и  $\frac{2}{3}$  ее длины и образуется на сравнительно ранних возрастных стадиях, теменные же гребни расходятся в этом случае под сравнительно острым углом впереди от места слияния. Лицевой отдел укорочен (как у *C. fulvus* и *C. erythro-*

Промеры и индексы нижней челюсти позднеплейстоценового большого суслика *Citellus (Colobotis) superciliosus* Kaup

Промеры и индексы	<i>C. (C.) s. superciliosus</i> Kaup Чехословакия, поздний плейстоцен		<i>C. (C.) s. bituloi</i> I. Grom. Крым, поздний плейстоцен		<i>C. (C.) s. fulvicoloides</i> I. Grom. Крым, древний голоцен	
	п		п		п	
Альвеолярная длина зубного ряда (абс.) . . .	19	44.3—11.7—12.55	20	41.6—12.5—13.1	33	41.5—12.6—13.5
Индексы						
Отношение задней коронарной ширины $R_4$ к его длине . . . . .	13	95.4—107.8—113.5	17	111.1—114.8—125.1	14	110.9—119.5—134.5
Отношение задней коронарной ширины $R_4$ к передней . . . . .	13	90.3—103.9—114.3	17	100.0—103.2—117.1	13	91.7—103.3—113.8
Отношение коронарной длины $M_1$ к ее ширине . . . . .	14	70.6—77.6—83.4	17	68.8—77.4—84.3	9	63.9—69.4—76.9
То же для промеров по альвеолам . . . . .	—	—	—	—	—	—
Отношение коронарной длины $M_2$ к ее ширине . . . . .	16	61.3—74.0—82.9	17	70.6—78.8—87.8	12	68.9—74.6—80.3
То же для промеров по альвеолам . . . . .	—	—	—	—	—	—
Отношение внутренней альвеолярной длины $M_3$ к длине зубного ряда . . . . .	18	31.7—37.2—41.3	12	35.7—38.2—41.6	34	34.2—37.0—40.5
То же для наружной длины . . . . .	18	22.2—27.7—31.8	12	26.2—28.7—32.1	34	24.7—27.5—31.0
Длина диастаны . . . . .	19	58.6—67.2—73.9	21	60.7—68.7—74.9	20	56.0—63.4—71.3
Высота резающего отдела на уровне подбородочного отверстия . . . . .	16	39.6—46.3—52.5	21	39.2—45.8—52.0	17	38.0—42.8—50.8
Наименьшее расстояние между подбородочным отверстием и краем задней вырезки челюсти . . . . .	10	174.9—199.2—216.6	19	184.7—195.8—204.3	28	170.0—177.6—203.6
То же до края масетерной площадки . . . . .	18	35.0—46.1—53.7	21	32.0—40.7—47.1	28	30.8—38.2—47.1
Длина сочленяющего отростка . . . . .	6	61.3—64.7—69.0	10	59.1—64.2—72.7	15	54.5—60.0—65.3
Ширина его основания . . . . .	8	50.0—54.4—66.6	10	50.4—57.2—65.5	16	48.1—52.5—56.6
Ширина его под сочленяющей головкой (наименьшая) . . . . .	8	23.6—31.0—38.4	21	25.1—28.9—33.6	16	22.2—26.3—28.3
Ширина основания венечного отростка . . . . .	9	22.7—27.8—30.7	11	25.0—33.6—37.8	27	25.5—28.4—34.2
Ширина основания углового отдела . . . . .	9	72.9—89.5—100.0	11	87.6—94.6—106.0	18	82.0—90.4—100.8

Таблица 7 (продолжение)

Промеры и индексы	<i>C. (C.) s. fulvicauda</i> I. Gromp. Нонгорд-Сенецкий, поздний плейстоцен		<i>C. (C.) s. aff. fulvicauda</i> I. Gromp. Капел на Днепре, поздний плейстоцен		<i>C. (C.) s. aff. fulvicauda</i> I. Gromp. Венгрия, поздний плейстоцен	
	n	11.4, 12.35, 12.4, 12.85	n	12.2—12.5—13.0	n	11.4—11.7—12.5
Альвелярная длина зубного ряда (абс.) . . . . .	4	11.4, 12.35, 12.4, 12.85	17	12.2—12.5—13.0	19	11.4—11.7—12.5
Индексы						
Отношение задней коронарной ширины $R_4$ к его длине . . . . .	2	125.0, 128.5	1	118.8		
Отношение задней коронарной ширины $R_4$ к передней . . . . .	2	101.5, 108.0	1	107.5		
Отношение коронарной длины $M_1$ к ее ширине . . . . .	6	71.3—79.4—87.3	13	64.0—73.1—84.4	10	62.2—70.4—76.1
То же для промеров по альвеолам . . . . .	7	72.7—80.2—90.4	13	60.0—75.2—85.0	10	63.5—75.8—86.3
Отношение внутренней альвелярной длины $M_3$ к длине зубного ряда . . . . .	4	35.1, 37.4, 37.5, 38.0	10	33.7—37.1—43.8	10	37.3—39.7—42.7
То же для наружной длины . . . . .	4	25.6, 27.9, 28.0, 28.5	13	26.7—29.1—36.0	10	27.8—30.2—33.2
Длина диастемы . . . . .	3	63.7, 69.3, 73.6	10	51.7—60.0—72.9	10	57.7—63.2—68.2
Высота резцового отдела на уровне подбородочного отверстия . . . . .	3	41.2, 42.5, 44.3	10	34.0—40.2—48.9	13	36.3—40.5—43.2
Наименьшее расстояние между подбородочным отверстием и краем задней вырезки челюсти . . . . .	3	186.1, 193.0, 197.5	3	180.9, 181.0, 192.5	10	174.5—187.7—202.5
То же до края массивной площадки . . . . .	4	47.3, 47.3, 47.4, 48.3	12	35.4—41.3—45.1	10	34.5—41.0—52.3
Длина сочлененного отростка . . . . .	2	53.3, 54.1	3	54.6, 56.8, 58.2	9	52.3—58.0—64.3
Ширина его основания . . . . .	2	61.7, 65.3	4	46.7, 47.7, 51.3, 53.3	7	44.0—49.8—54.1
Ширина его под сочленовой головкой (наименьшая) . . . . .	2	24.3, 28.2, 29.9	6	23.8—25.9—27.7	12	24.6—27.7—32.2
Ширина основания венечного отростка . . . . .	2	32.5, 34.3	3	24.3, 25.7, 32.4	5	22.6—24.6—27.4
Ширина основания углового отдела . . . . .	2	76.6, 83.4	4	76.9, 77.9, 80.2, 81.4	13	71.1—77.4—86.3

Т а б л и ц а 8

Крайние средних величин промеров и индексов осевого черепа  
у современных и ископаемых сусликов подрода *Colobotis*

Промеры и индексы	<i>C. (C.) fulvus</i> Licht.	<i>C. (C.) super-</i> <i>ciliatus</i> Kaup (foss.)	<i>C. (C.) major</i> Pall.	<i>C. (C.) eryth-</i> <i>rogenys</i> Brandt
Альвеолярная длина зубного ряда (абс.) . . . . .	12.9—15.1	12.3—13.2	11.7—12.2	10.7—10.7
Индексы				
Отношение альвеолярной ширины $P^3$ к длине зубного ряда . . . . .	14.5—16.3	16.4—17.2	13.4—14.8	15.9—16.0
Отношение коронарной длины $P^4$ к его ширине . . . . .	78.4—80.8	76.6—80.7	69.2—77.6	72.9—78.0
Отношение альвеолярной длины $M^1$ к его ширине . . . . .	51.8—59.3	51.5—62.0	48.6—55.3	48.7—51.2
То же для $M^2$ . . . . .	54.9—57.0	65.4—66.7	52.5—59.6	48.8—51.9
Отношение наружной альвеолярной длины $M^3$ к длине зубного ряда . . . . .	28.4—29.7	27.4—28.9	29.2—30.9	31.4—32.3
Длина диастемы . . . . .	98.7—100.1	108.0—115.5	113.0—127.2	98.8—112.4
Косая длина лицевой части черепа . . . . .	139.5—147.7	142.4—151.8	147.9—166.1	145.8—164.8
Длина лба . . . . .	110.5—116.9	112.9—114.3	125.4—131.0	121.0—123.9
Ширина лба между надглазничными вырезками . . . . .	72.6—80.8	78.1—81.8	78.5—87.1	70.7—76.7
Ширина роострума на уровне середины резцовых отверстий снизу	69.6—76.2	81.3—83.1	86.4—89.3	78.9—81.2

*genys*) сильнее у мелкой формы; у нее же верхние края межчелюстных костей резче расходятся в их передних отделах, и соответственно сильнее развиты воздушные носовые кости на том же уровне и перехват их позади от него. На боковых поверхностях этого отдела, относительно широкого (как у *C. major*), из-за стенок резцовых альвеол сильнее, чем у современных форм подрода, выдающихся наружу, более развиты углубления между ними и верхними краями роострума, равно как и проходящий вдоль последних гребешок. У крупных форм, чаще более поздних, подглазничный канал нередко двойной. Подглазничные отростки относительно невелики, более направлены вперед, чем в стороны. Парные углубления твердого неба на участке между подглазничными отростками и передним краем  $M^1$  отчетливые (сходство с *C. fulvus*). Лобный отдел сравнительно слабо расширяется в направлении назад; края его, как и края надглазничных отростков (обычно исключая область их основания), сильно приподняты над поверхностью лба. У мелкой формы и у более поздних из крупных здесь, как и у некоторых форм *C. fulvus*, может образовываться желобообразное углубление. Надглазничные вырезки мелкие или не выражены. Надглазничные отростки узкие и сравнительно тонкие, мало опущены вниз и направлены назад (сходство с *C. major*). Сочленовные углубления на височных отростках скуловых дуг широкое и мелкие (мельче, чем у *C. major*). Длина костной трубки слухового прохода как у этого последнего, но у крупных форм она слабее обособлена от тела барабана по его переднему краю. Сами барабаны округлые, более или менее равномерно вздутые. Нижняя челюсть с относительно глубокой задней вырезкой (как у *C. erythrogenys*), особенно у мелкой формы и у более поздних из крупных. У первой относительно велико расстояние между подбородочным отверстием и передним краем

Таблица 9

Крайние средних величин промеров и индексов нижней челюсти у подвидов современных и ископаемых сусликов подрода *Colobopsis*

Промеры и индексы	<i>C. (C.) fulvus</i> Licht.	<i>C. (C.) super-</i> <i>ciliatus</i> Kaup (foss.)	<i>C. (C.) major</i> Pall.	<i>C. (C.) erythro-</i> <i>genys</i> Brandt
Альвеолярная длина зубного ряда (абс.) . . . . .	12.0—12.4	11.7—12.9	10.3—11.2	10.0—10.4
Индексы				
Отношение задней коронарной ширины $P_4$ к его длине . . . . .	100.2—122.5	107.8—119.5	108.3—121.7	115.9—118.4
Отношение задней коронарной ширины $P_4$ к передней . . . . .	94.2—95.0	103.2—103.9	95.2—96.4	91.6—93.9
Отношение коронарной длины $M_1$ к его ширине . . . . .	62.0—74.4	69.4—77.6	59.0—63.6	55.9—60.0
То же для $M_2$ . . . . .	64.2—71.1	74.6—78.8	61.7—65.7	59.0—62.6
Отношение наружной альвеолярной длины $M_3$ к длине зубного ряда . . . . .	29.1—30.4	27.0—30.9	30.0—32.1	28.7—30.6
Длина диастемы . . . . .	66.0—68.7	61.7—67.2	71.9—82.2	62.2—67.6
Высота резцового отдела на уровне подбородочного отверстия . . . . .	45.2—51.4	40.2—46.3	48.3—52.0	41.0—44.4
Наименьшее расстояние между подбородочным отверстием и краем задней вырезки челюсти . . . . .	200.0—201.8	177.6—199.4	196.6—225.3	189.4—201.2
То же до края массетерной площадки . . . . .	43.8—44.4	38.2—46.1	38.9—46.0	40.9—44.2
Длина сочленовного отростка . . . . .	66.0—67.0	60.0—64.7	69.2—76.9	68.0—70.9
Ширина его основания . . . . .	54.1—56.0	52.5—58.2	57.1—64.7	51.8—60.2
Ширина его под сочленовным отростком (наименьшая) . . . . .	26.3—30.4	25.9—31.0	30.9—32.9	27.6—28.9
Ширина основания венечного отростка . . . . .	27.1—31.0	27.8—33.6	30.9—34.2	27.2—33.1
Ширина основания углового отдела . . . . .	82.6—88.9	89.5—94.1	95.6—105.0	86.8—88.6

массетерной площадки (как у *C. m. heptneri*). Гребень вдоль ее верхнего края выражен в различной степени, чаще слабее, чем у *C. major*; передний отдел относительно узкий, с закругленными углами. В области верхнего из них, как правило, не наблюдается бугровидного разрастания, но иногда имеется возвышенная площадка треугольной формы. Диастема укорочена как у *C. erythrogenys*, а резцовый отдел относительно низкий (ниже только у того же вида); симфизный отдел укорочен. Сочленовный отросток короткий (короче только у *C. erythrogenys*), широкий в основании и под головкой (ближе к строению, характерному для *C. fulvus*), особенно у мелкой формы; углубление на его наружной поверхности и ограничивающий его впереди альвеолярный бугор нижнего резца сильно выражены у более ранних из крупных форм и слабее (ближе к свойственному *C. fulvus*) у мелкой. Верхний край сочленовного отростка образует с его продольной осью угол, более близкий к прямому, чем у *C. major*. Венечный отросток вертикально поставленный. Угловой отдел относительно узкий в основании, с выпрямленным, особенно у мелкой типичной формы, нижним краем, лишь слабо изогнутым книзу в месте его перехода в ps. dentale.

Коренные относительно велики, несколько менее высококоронковые, чем у современных видов подрода, особенно  $M_2^2$ . Гребень, разделяющий площадки тригониды и талониды, выражен сильнее (выше в средней

части), особенно на  $M_2$ , и дольше сохраняется при стирании.  $P^3$  относительно велик, крупнее у более древних форм, сравнительно слабо сдвинут внутрь зубного ряда, а у мелкой формы — поставлен более вертикально. Пропорции  $P^4$  как у *C. fulvus*, но с несколько более крупной площадкой парастилия (у мелкой формы различие более существенно); несколько крупнее она и на  $M^1$ — $M^2$ . Площадка метастилия также сильнее выражена (сходство с *C. fulvus*). Наружный промежуточный бугорок на верхних коренных в виде небольшого зубчика, встречается редко.  $M^3$  относительно короткий; его задний гребень хорошо развит у крупных форм, у мелкой — низкий, нередко прерванный. Задне-наружный корень этого зуба сильнее обособлен от заднего, чем у *C. major*.  $P_4$  постоянно с двумя задними корнями, с самостоятельным гнездом для задне-наружного в альвеоле. Этот корень укорочен на  $1/2$  и более длины внутреннего, у мелкой формы — с тенденцией к слиянию с ним в верхнем отделе. Гипоконидный отдел редуцирован менее, чем у современных видов подрода, и задняя ширина зуба в среднем на 3% превышает переднюю. Степень укороченности  $P_4$  в передне-заднем направлении варьирует, и длина его превышает заднюю ширину в среднем на 10% у мелкой формы и на 15—20% у крупных. По соотношению размеров и форме передних лопастей  $P_4$  ближе к *C. major*, чем к *C. fulvus*. Передний промежуточный бугор отсутствует или в виде небольшого возвышения в основании внутреннего края наружной лопасти (как у *C. major*). Наружные краевые промежуточные бугры  $M_1$ — $M_2$  хорошо развиты (сильнее, чем у *C. major*), особенно у крупных форм.  $M_3$  укороченный, с крупными, хорошо обособленными друг от друга гипо- и энтоконидом, как по краю зуба, так и на жевательной поверхности.

Кроме перечисленных, ряд более мелких особенностей строения, указанных ранее для *C. birulai* I. Grom. (Громов, 1961а, 1961б), сохраняет свое значение и для *C. superciliosus*.

**Систематические замечания.** Более широкое понимание объема вида, к которому мы относим всех крупных сусликов конца плейстоцена — начала голоцена, чем принимавшееся нами ранее, а также проработка новых материалов внесли коррективы и привели к существенно иной оценке некоторых признаков из числа первоначально указанных для *C. birulai*. Это, однако, не отразилось на общей оценке положения ископаемой формы в системе и представлениях о ее родственных связях. В отношении этих последних следует подчеркнуть выявившуюся большую близость *C. superciliosus* к *C. fulvus*, чем к *C. major* и *C. erythrognys*. Сходство со вторым из них больше у типичной формы европейского плейстоцена, причем, как это уже отмечал Б. С. Виноградов, особенно с мелкой восточной формой современного большого суслика *C. major heptneri*, которой свойственны некоторые «фульвоидные» черты в строении черепа (стр. 294).

В свете проделанных дополнительных исследований *C. superciliosus* может быть характеризован как крупный суслик, варьирующий по величине в пределах размеров современного *C. major*, но по совокупности признаков более близкий к *C. fulvus*, у которого ряд признаков подрода выражен менее четко, чем у современных видов. На изученном материале, в котором число остатков осевого черепа, к сожалению, еще далеко недостаточно для окончательных заключений, наиболее надежные отличия современных видов от ископаемого дает совокупность особенностей строения зубов. Так, для него характерны: 1) общая относительная крупнотелость; 2) относительно крупный  $P^3$  (альвеолярная ширина в среднем более 16%); 3) сравнительно мало редуцированный гипоконид

$R_4$ , отчего задняя ширина зуба превышает переднюю в среднем на 3—4%; 4) слабо укороченные в передне-заднем направлении  $M_2^3$ : альвеолярная длина составляет в среднем 65—66.7% ширины для верхнего и 74—78% для нижнего;<sup>1</sup> 5) укороченный  $M^3$  (в среднем 27.1—28.9%; небольшое захождение индексов наблюдается лишь с *C. f. oxianus* Thos.). Ископаемый вид отличает и более глубокое, далее заходящее вперед углубление на боковой поверхности rostrum между его верхним краем и выпуклостью, образованной стенкой альвеолы резца. Кроме того, *C. superciliosus* отличается: от *C. major* — укороченной нижней диастемой (в среднем короче 70%) и сочленовным отростком (короче 65%), а также узким в основании угловым отделом (уже 95%); от *C. fulvus* — относительно более длинной верхней диастемой (в среднем длиннее зубного ряда), более широким рострумом (в среднем шире 81%), более глубокой задней вырезкой челюсти (длина нижних коренных укладывается в наименьшем расстоянии от ее края до подбородочного отверстия в среднем менее двух раз), более широким угловым отделом (в среднем более 89%); первый и последний из признаков отличия от *C. fulvus* отличают ископаемый вид и от *C. erythrogenys*, а кроме того, — относительно более короткий (в среднем не длиннее 114%) и более широкий между надглазничными отверстиями лоб (в среднем шире 78%), а также сильнее расходящиеся в стороны края межчелюстных костей в их передних отделах.

Крупные западноевропейские суслики позднего плейстоцена, принадлежащие к типичному подвиду, описывались во второй половине прошлого столетия под различными названиями: *Spermophilus altaicus* Everm. и *S. rufescens* foss. — А. Нерингом и В. Блазпусом (остатки из Тисде и Вестерегельна), *Citellus rufescens* и *C. fulvus* — И. Кафкой (из окр. Праги), *C. erythrogenoides* Falc. — Х. Фальконером (из южной Англии). Однако большинство авторов, в особенности те, кто имел возможность сравнить описываемые материалы с оригиналами кауповского *superciliosus*, отмечали если не идентичность, то во всяком случае значительную близость всех этих видов. При этом некоторые из них, сомневаясь в видовой самостоятельности *C. superciliosus*, считали его лишь подвидом *C. citellus* (Böttger, 1873) и его предковой формой. Мы уже указывали на то, что трудность диагностирования ископаемых остатков рода *Citellus* усугублялась для западноевропейских ученых отсутствием достаточно обильного и правильно определенного современного материала с территории СССР. В настоящее время крупных сусликов из позднего плейстоцена Зап. Европы с кондилобазальной длиной черепа 46.8—50.0—52.0 мм и полной длиной нижней челюсти 28.0—34.8—37.2 мм, не имеющих признаков подрода *Urocitellus* (без зарезцовых углублений твердого неба, без обособленного гипоконида у  $R_4$  и лишь с едва намеченным, быстро исчезающим при стирании метаконом на верхних коренных), правильнее относить к кауповскому *C. superciliosus*, хотя, конечно, для полной уверенности необходимо сравнение с типичной серией остатков из Эппельсгейма.

Б. С. Виноградов был первым из русских териологов, ознакомившихся в 1927 г. в Берлине с остатками крупных сусликов из Вестерегельна; он сделал зарисовки черепов и промеры (хранятся в архивах отделения млекопитающих ЗИН АН СССР), указав на близость западноевропейской формы к «*C. major ungaes*», т. е. к *C. m. heptneri* — восточному подвиду современного большого суслика. Почти двадцать лет

<sup>1</sup> Крайние средних величин индексов для всех подвидов.

спустя украинский палеозоолог И. Г. Пидопличко побывал на этом местонахождении и сделал небольшие сборы костных остатков (в том числе и сусликов), хранящихся в коллекции отдела палеозоологии Института зоологии АН УССР (Пидопличко, 1934). Этот же ученый опубликовал в 1929 г. первые данные о находке остатков крупного ископаемого суслика в СССР, ошибочно отнеся их к желтому суслику; впрочем, как мы теперь видим, ошибка была не так уж и велика! Уже в том же году появилось сообщение о новых находках на Украине (Пидопличко, 1929) и о крупных ископаемых сусликах в составе позднеплейстоценовой фауны Крыма (Бируля, 1930); позднее крымских сусликов описывал также Б. С. Виноградов (1937). Все эти остатки, равно как и многие другие, число находок которых в 30—40-х годах сильно возросло главным образом в связи с широким проведением археологических раскопок, относились к *C. rufescens* foss. или позднее к *C. major*. Первую, причем не слишком удачную попытку выделения самостоятельной ископаемой формы сделал В. С. Бажанов (1947г), описавший по литературным данным *C. major fossilis* subsp. nov. как крупную форму плейстоцена и голоцена степей европейской части СССР и лесостепей Украины. Для плейстоцена Зап. Европы этот автор предположил существование самостоятельной расы (!) этого подвида. Крымские суслики были описаны П. М. Громовым (1961б, стр. 48—56) в качестве самостоятельного вида *C. birulai*, близкого к *C. superciliosus*, знакомого в то время автору лишь по литературным данным. Проработка оригинальных материалов по этому виду из Вестерегельна (Геологический институт в Берлине), из Праги (кафедра геологии Пражского университета) и из Зоологического института в Берлине заставили признать необходимым объединение этих видов в один, за которым должно сохраняться название, данное Каупом. Различия между этими формами на имеющемся материале не больше, чем, скажем, между типичной формой современного *C. major* и его восточным подвидом, а отсутствующий в настоящее время материал из Польши должен сделать их еще менее чувствительными. Трудно также предположить и то, чтобы в позднем плейстоцене различия в характере открытых ландшафтов были настолько резкими, чтобы в пространстве сменяли друг друга два вида одного подрода так, как это сейчас имеет место для *C. fulvus* и *C. major* на большей части их ареала. С другой стороны, нельзя, конечно, считать полностью исключенным, что *C. superciliosus* является самостоятельным западноевропейским видом, близким к *C. birulai*, и что ареалы их соприкасались вдоль одной из крупных европейских рек, как у современных *C. major* и *C. erythrogenys*. В систематике современных *Citellus* нам известен ряд случаев, когда степени различий, сходная с таковой у обеих рассматриваемых ископаемых форм, сопровождается внешними различиями, заставляющими считать соответствующие формы разными видами.

Родственные отношения *C. superciliosus* представляются достаточно отчетливыми. Это «обобщенный» вымерший вид, предковый по отношению к современным крупным видам подрода, часть популяции которого дала современного *C. major*, окончательно формировавшегося, по видимому, лишь с середины голоцена. Представители *C. superciliosus*, исчезнувшие к западу от Волги уже в историческое время, принадлежали, вероятно, к особому подвиду, сохранявшему еще признаки поздних *C. s. birulai*. Предковая форма *C. superciliosus*, возможно, связывается с крупными позднеплиоценовыми сусликами, близкими к *C. primigenius* Korm., явившимся исходным для видов подродов *Colobotis* и *Citellus*. Как и в других случаях, достоверности заключений о происхож-

дении и родственных отношениях мешает отсутствие остатков средне-четвертичного возраста. Существенным пробелом является и почти полное отсутствие находок на обширной территории к востоку от Уральского хребта. Остается также открытым вопрос о связи *C. superciliosus* и американских видов рода *Citellus*.

**Распространение.** В Зап. Европе — от района Парижа, Праги на юге и южной Англии и Дании на севере; систематическая принадлежность единичных остатков из нижнедунайской низменности неясна. На территории СССР — к северу до района Новгорода-Северского, устья р. Камы и бассейна р. Уфы (южное Приуралье). К югу — до с. Мурадымово (Южный Урал), почти до широты Чапаево на р. Урале, Черного Яра на Волге, Нижнего Дона, Крымского полуострова и Нижнего Днепра. В Зауралье единственная находка остатков крупного позднелайстоценового суслика известна из района к югу от Челябинска.

**Изменчивость во времени и подвиды.** Как это часто бывает с ископаемыми остатками, различное их обилие и недостаточно надежное определение возраста не позволяют провести сквозного сопоставления всех признаков, выявленных на наиболее полных сериях, и с желательной подробностью характеризовать внутривидовую изменчивость. Только для территории Крымского полуострова имеется серия разновозрастных остатков, с разной степенью полноты характеризующая эволюцию вида на протяжении времени между эпохой позднего мустье и концом мезолита. Большая часть остальных материалов не имеет геологических датировок необходимой точности и не позволяет с необходимой уверенностью разграничить географическую изменчивость в пространстве от изменчивости во времени.

Наиболее надежно датированные материалы из числа исследованных распределяются следующим образом: 1) конец среднего плейстоцена — мустьерские слои пещеры Аджикоба в горном Крыму, остатки с «пляжей» рр. Десны и Днепра с зубами, у которых эмаль окрашена темнее цвета кости; 2) ранний отрезок позднего плейстоцена — ориньякские слои пещеры Сюрень I в предгорном Крыму; 3) поздний отрезок позднего плейстоцена — мадленские слои пещеры Сюрень I, остатки с поверхности и из приповерхностного слоя бучакских песчаников у Новгорода-Северского, из мадленского культурного слоя стоянки Костенки IV на Среднем Дону, из пещеры Янкович в Венгерском Прикарпатье, из современного аллювия р. Днепра (эмаль окрашена светлее кости); 4) древний—ранний голоцен — Алимовский навес в предгорном Крыму, остатки с днепровских пляжей (эмаль не окрашена, окрашен только дентин); средний—поздний голоцен — пещеры в Жигулях и некоторые единичные находки из других мест.

Размеры отчетливо изменялись как во времени, так и в пространстве. Западные формы мельче восточных (за исключением территорий к востоку от Волги), более древние, начала позднего плейстоцена, крупнее более молодых. Суслики конца среднего плейстоцена были, возможно, мельче позднелайстоценовых. Измельчание шло на равнине быстрее, чем в Крыму, наиболее быстро с середины голоцена. Исследование крымских остатков показывает, что эта общая тенденция могла нарушаться периодами возрастания величины зверьков. Так, *C. superciliosus* из отложенный древнего—раннего голоцена были ближе по величине к зверькам начала позднего плейстоцена, чем конца этого периода. Что же касается совокупности признаков, характеризующих вид в целом, то часть из них также непрерывно изменяется в одном направлении: уменьшается относительная величина  $P^3$ , переднекоренные ( $P^4_4$ ) и заднекоренные (осо-

бенно нижние) укорачиваются в передне-заднем направлении, удлиняется  $M_3$ , подбородочное отверстие сдвигается вперед. Таким образом, особенности строения зубов изменяются как бы в направлении *C. major*. В то же время большинство других признаков, в том числе тех, которые в особенности отличают *C. superciliosus* от *C. major*, изменяются в обратном направлении, углубляя разницу между ними: нижняя диастема и сочленовный отросток укорачиваются, угловой делается уже в основании и т. д. Таким образом, как это нам уже приходилось отметить ранее (Громов, 1961а), эволюция крымской популяции *C. superciliosus* идет не в сторону утраты «фульвоидных» признаков в строении черепа и нижней челюсти и не приводит здесь к формированию нового вида — *C. major*. Для некоторых из этих признаков сходное направление изменения улавливается и для остатков из западных частей Русской равнины, в частности при сопоставлении разновозрастных остатков из днепровского аллювия и из Новгорода-Северского. На основании того, что остатки *C. superciliosus* из низового Поволжья и южного Приуралья уже в позднем плейстоцене обнаруживают большую близость к *C. major*, чем более западные, можно считать вероятным, что именно в этих районах популяция *C. superciliosus*, ближе еще не изученная, явилась исходной для формирования современного большого суслика.

Выделено три подвида, что значительно меньше числа их, существовавшего в действительности.

1. *C. s. superciliosus* Kaup (1839) — (рис. 68—69) — мелкая форма с сильно расходящимися в стороны краями межчелюстных костей в их переднем отделе, теменными гребнями лировидной формы, сравнительно высококоронковыми коренными, укороченными (за исключением  $P^4$ ) в передне-заднем направлении, передним нижним предкоренным, у которого, как у *C. major*, ширина на 7—10% превышает длину, сравнительно мелкой задней вырезкой челюсти, далеко сдвинутым вперед подбородочным отверстием (сходство с *C. major*), широким под головкой сочленовным отростком со сравнительно слабым углублением на его наружной поверхности и относительно узким в основании и слабо обособленным по его нижнему краю угловым отделом. Тип и тафономические данные: те же, что и для типа вида. Местонахождение и возраст: кроме тех же, что и для типа вида, это форма известна по большому числу остатков из равнин и предгорий северной части Зап. Европы. И. М. Громов исследовал материалы из старых сборов А. Неринга у Тиеде и Вестерегельна в предгорьях Гарца, И. Вольдриха из окр. Праги (Подбаба, Булавка), из Цуцлавица и Тюрмица, из пещеры Янкович и Венгрии. Кроме того, благодаря любезности проф. М. Дегерболла оказалось возможным получить фотографии нижнечелюстной ветви полувзрослого зверька (на стадии смены переднекоренного), сборов И. Стенструппа из прибрежного района западной Ютландии (колл. Зоологического музея университета в Копенгагене). Систематические замечания. Вероятны различия чехословацких и германских остатков, являющихся, по-видимому, разновозрастными. Суслики, обитавшие к югу от Карпат, при сходных размерах обнаруживают уже значительное сходство с остатками этих зверьков из западных частей Русской равнины, в частности с новгород-северским *C. s. fulvoides* I. Grom. Распространение: Северо-Французская и Северо-Германская низменности и прилежащие к ним предгорные и низкоротные районы, южная Англия и Дания (последнее местонахождение — наиболее северное из известных в Европе). Вероятно нахождение в центральной и южной Польше. Палеоэкологические данные: сопутствующие виды

мелких млекопитающих принадлежат так называемой лемминговой фауне последнего (вюрм I—II) оледенения, которая в Зап. Европе постоянно имеет примесь луговых и лугово-лесных форм. Одновременно с крупным *C. superciliosus* в ее составе известен и мелкий суслик, ве-

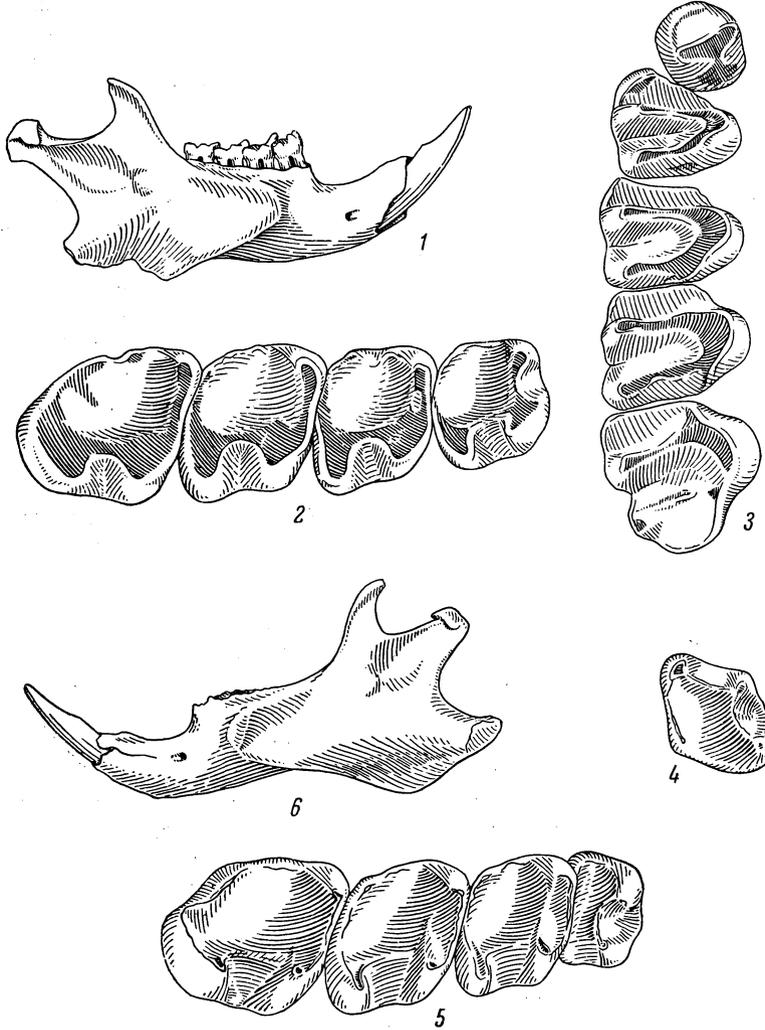


Рис. 68. Череп позднплейстоценового большого суслика (*Citellus s. superciliosus* Kaup).

1 — правая нижнечелюстная ветвь, ЧССР (окр. Праги), матер. Геол. инст. в Будапеште,  $\times 1.7$ ; 2 — зубной ряд того же экземпляра; 3 — правый зубной ряд верхней челюсти; 4 — молодой нижний переднекоренной (dP); 5 — правый зубной ряд нижней челюсти молодой особи (прорезается P); 6 — левая нижнечелюстная ветвь,  $\times 1.7$ , ФРГ, Вестергелль, матер. Инст. зоологии АН УССР.

роятнее всего из группы *citelloides*, однако остатки его всегда менее обильны (на востоке и к югу от Карпат соотношение обратное). В ЧССР кости сусликов найдены вместе с костями видов степной позднплейстоценовой фауны.

2. *C. s. birulai* I. Gromov (1961) (рис. 70) — сравнительно крупная форма; края верхнечелюстных костей в их передних отделах слабее.

чем у типичной, расходятся в стороны; теменные гребни образуют остроугольный рисунок и сходятся в сагиттальный более чем на  $\frac{1}{3}$  длины мозговой коробки. Коренные сравнительно низкоронковые и

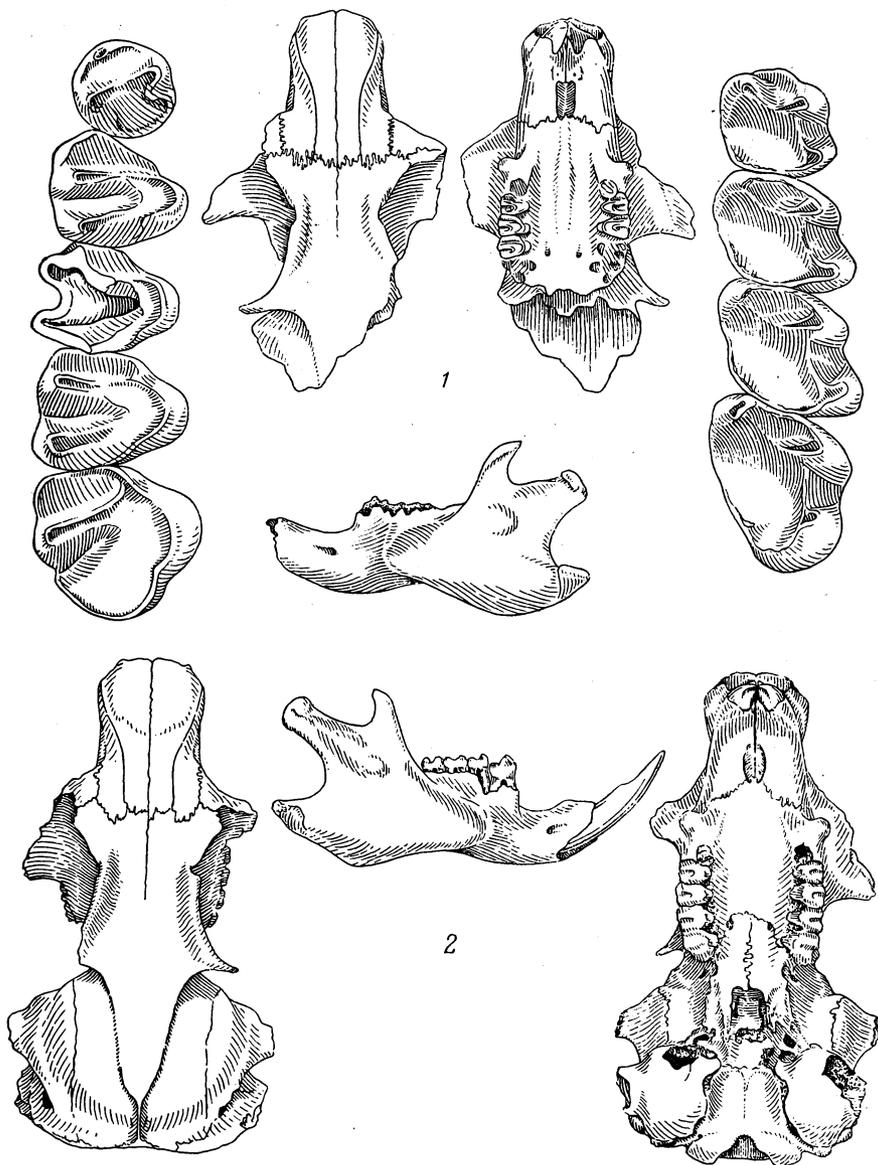


Рис. 69. Череп позднеплейстоценового большого суслика (*Citellus s. superciliosus* Kaup).

1 — Чехословакия, Богемия (Тюрмиц), колл. Геол. инст. в Будапеште; 2 — оттуда же, колл. Высшей сельскохозяйственной школы в Берлине.

мало укороченные в передне-заднем направлении, включая и  $P_4$ ; ширина  $P_4$  в среднем на 15—16% превышает его длину, задняя вырезка челюсти несколько менее глубокая, а расстояние от подбородочного отверстия до края массивной площадки меньше; сочленовный отросток уже под

головкой с сильнее, чем у типичной формы, развитым углублением на его наружной поверхности; угловой отдел сравнительно широкий в основании и отчетливо обособленный от горизонтальной ветви челюсти по ее нижнему краю. Тип: поврежденный и частично деформированный осевой череп, без скуловых дуг, P<sup>3</sup> и левого P<sup>4</sup>, а также части дна черепа; № 2472 (2) в колл. ЗИН АН СССР; сборы С. Н. Бибилова, 1934 г. Кроме того, более 100 нижнечелюстных ветвей и обломков черепа и более 500 костей посткраниального скелета. Тафономические данные: остатки происходят из погадок сов и частично остатков пищи хищных млекопитающих, накопившихся в пещерных отложениях. Местонахождения и возраст: поздний плейстоцен Крыма — солиотрейские слои пещеры Аджи-Коба на Караби-Яйле и одновозрастные слои пещеры Сюрень I в долине р. Бельбек, в месте прорыва ее через вторую гряду крымской Яйлы. Систематические замечания: небольшое число остатков крупных сусликов из более древних, мустьерских (?) слоев Аджи-Коба и ориньякских из Сюрени I отличается от типичной серии *C. s. birulai*. От первых — несколько меньшей величиной ряда нижних коренных, более слабым корнем P<sub>4</sub>, несколько укороченными M<sub>3</sub> и нижней диастемой, а также более узким под сочленовной головкой рг. *articularis*; от вторых — также более укороченными M<sub>3</sub> и диастемой, но относительно более мощным передним корнем P<sub>4</sub> и, по-видимому, более узким в основании вечным отростком (для мустьерских его строение неизвестно). Для окончательного суждения о систематическом положении крупных крымских сусликов конца среднего — начала позднего плейстоцена необходимы новые материалы. Распространение: кроме Крымского полуострова обитал, вероятно, и на юге Русской равнины, однако материалы из района Нижнего Днепра оказались нам недоступными, а с Нижнего Дона — смешанными в отношении геологического возраста, но с явным преобладанием более молодых остатков, принадлежащих следующему подвиду. Палеоэкологические данные: *C. s. birulai* входил в состав степного плейстоценового фаунистического комплекса предгорного Крыма, являясь в районе Караби-Яйлы преобладающим видом; в районе второй ряды это место занимает обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus* L.). В обоих местонахождениях на следующем месте стоят полевки рода *Microtus*, главным образом *M. arvalis* Pall.

3. *C. s. fulvoides* I. Gromov (1964) (рис. 71, 72) — размеры как у предыдущей формы, от которой отличается: не так далеко заходящими назад носовыми костями, относительно более широким лбом, более узкими в основаниях надглазничными отростками, подглазничным каналом, разделенным у значительного числа особей на два внутренней перегородкой (иногда только с одной стороны), более высококоронковыми и укороченными в передне-заднем направлении коренными (задняя ширина P<sub>4</sub> в среднем на 18—20% превышает длину зуба), более длинным талоном M<sub>3</sub>, укороченной нижней и удлиненной верхней диастемой, более тонким резцовым отделом нижней челюсти, более мелкой задней вырезкой, более коротким и узким под сочленовной головкой и в основании рг. *articularis* (последние два признака как у типичного подвида), узким в основании вечным отростком. Тип: лобнотеменной отдел черепа, поврежденная нижняя челюсть и кости скелета одной особи; № 16000/18—53 в колл. ЗИН АН СССР, сборы Г. А. Бонч-Осмоловского, 1928 г. Кроме того, до 60 обломков черепа и 150 костей посткраниального скелета. Тафономические данные: остатки происходят как из разрушенных погадок, накопившихся в пещерных отложениях,

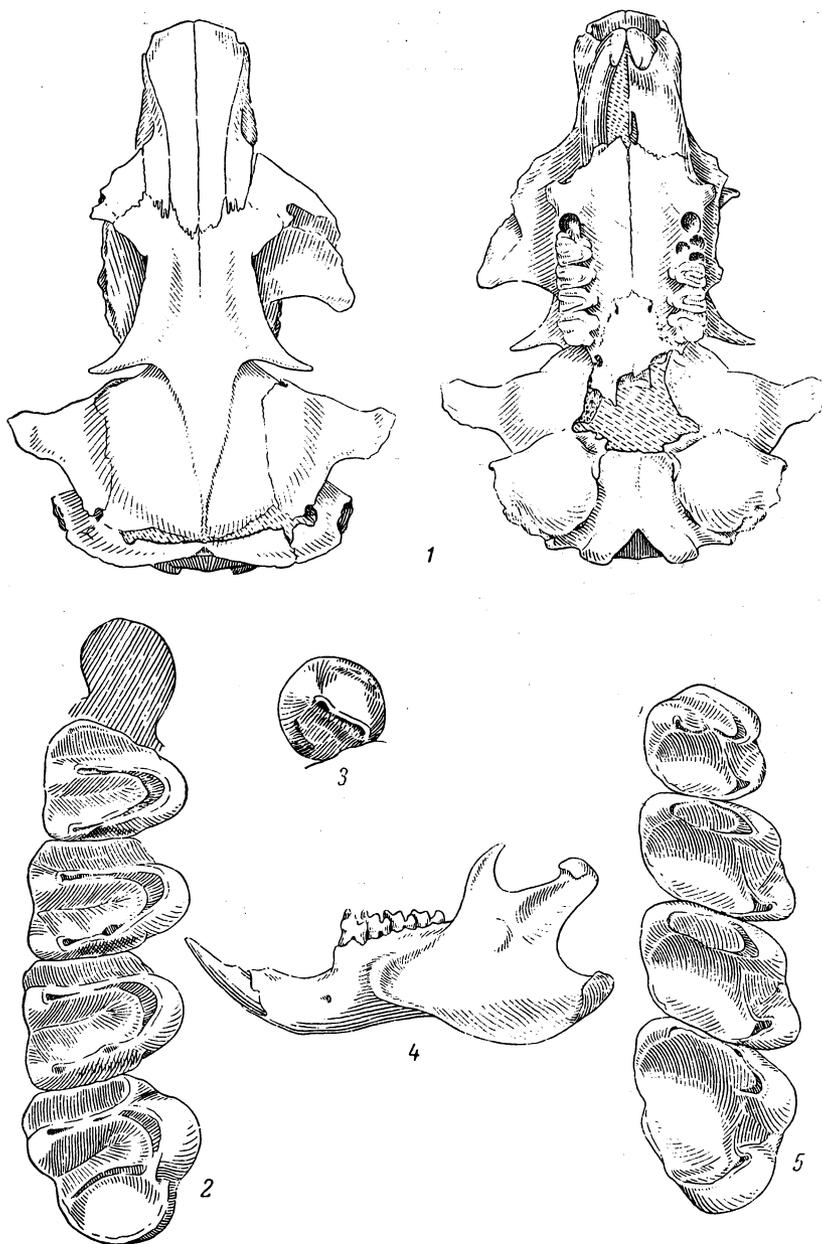


Рис. 70. Череп позднеплейстоценового большого суслика Бирули (*Citellus superciliosus birulai* I. Grom.), Крым, Аджикоба, колл. ЗИН АН СССР.

1 — осевой череп, тип,  $\times 1.3$ ; 2 — правый зубной ряд типового экземпляра; 3 — передний верхний коренной ( $P^3$ ); 4 — левая нижнечелюстная ветвь,  $\times 1.3$ ; 5 — зубной ряд того же экземпляра.

так и из отложений современного аллювия, где переотлагались, часто неоднократно, чему и соответствует характер их механической сохранности. Местонахождения и возраст: Крым, конец позднего плейстоцена — мадленские слои пещеры Сюрень I, 2-я гряда Крымской

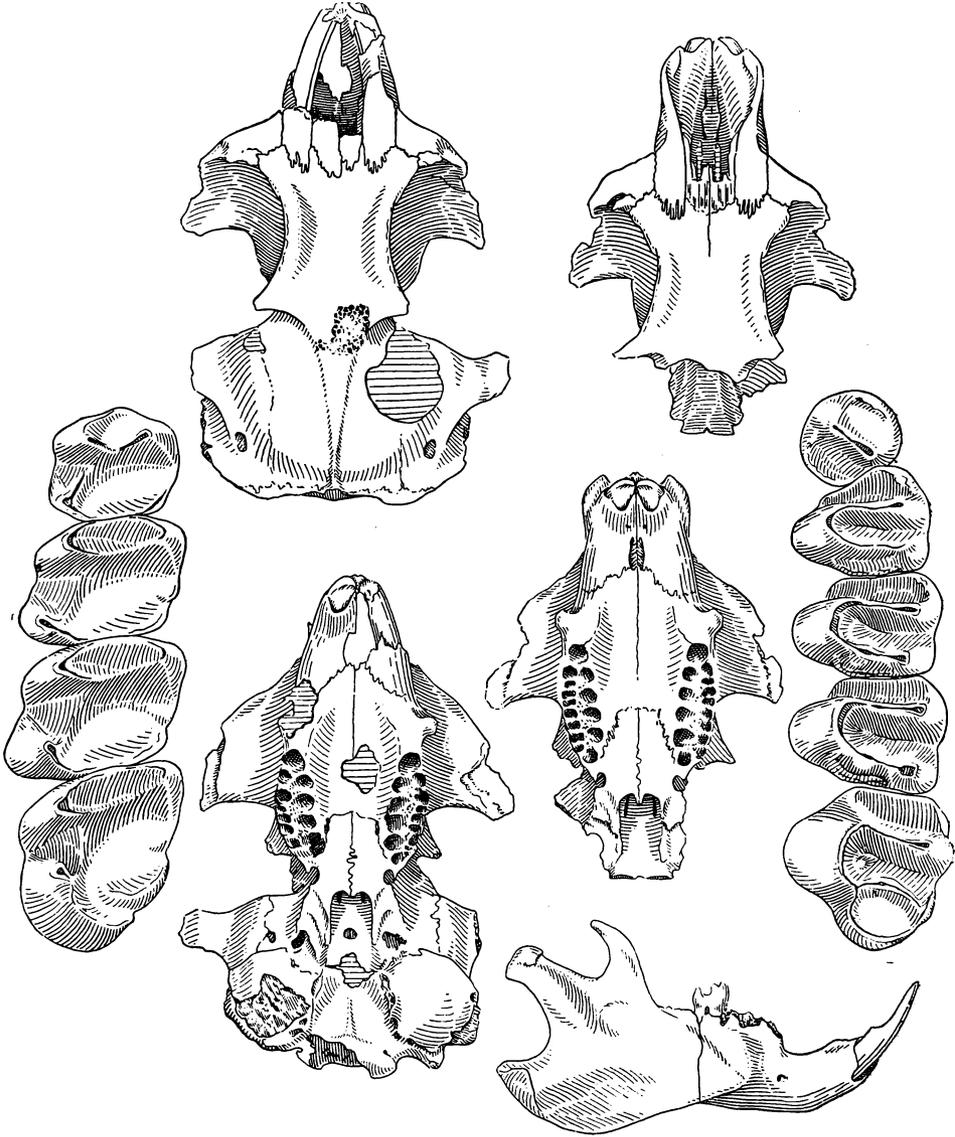


Рис. 71. Черепа древнеголоценового (мезолитического) большого суслика (*Citellus superciliosus fulvoides* I. Grom.). Крым, Алимовский навес, колл. ЗИН АН СССР,  $\times 1.3$ .

Яйлы. Кроме того, мадленские слои стоянки Костенки IV на Среднем Дону, мезолитические Алимовского навеса в предгорном Крыму, поздний плейстоцен Новгорода-Северского на Десне, геологически более молодые из числа остатков днепровских «пляжей» между устьем Десны и Каневом, остатки с «пляжей» Нижнего Дона. Систематические заме-

ч а н и я: подвид был выделен на основании небольшого числа пригодных для сравнительной морфометрической обработки остатков черепа (в особенности осевого). В настоящее время нет достаточных оснований отделять от него в систематическом отношении более поздние, мезолитиче-

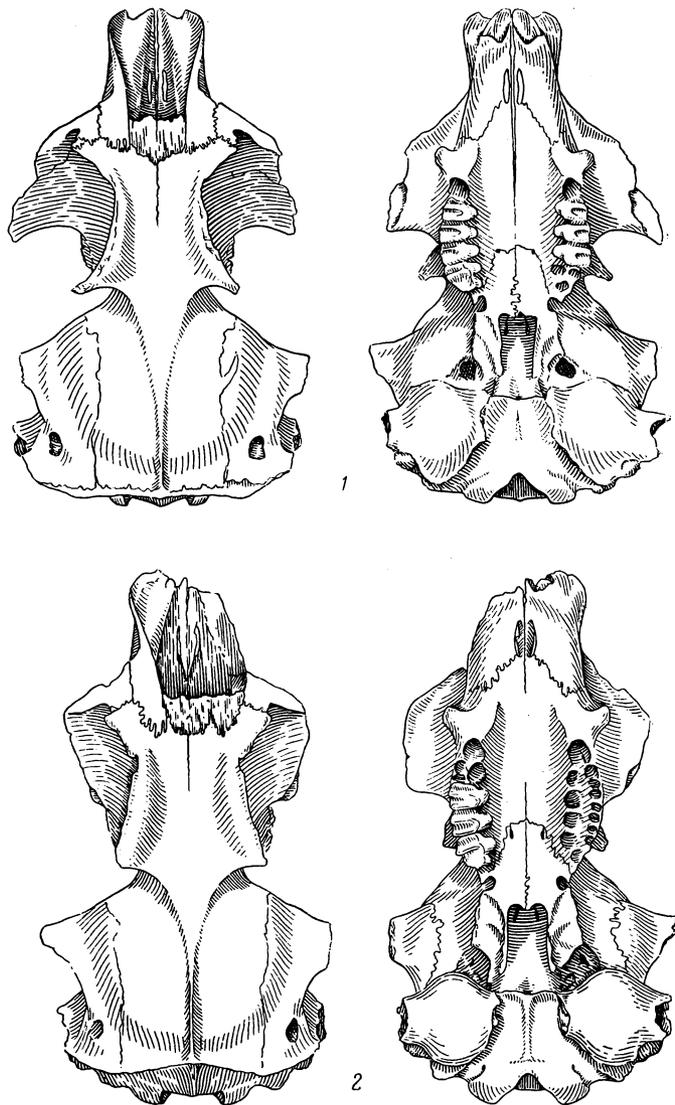


Рис. 72. Черепа позднеголоценового большого суслика (*Citellus superciliosus fulvoides* I. Grom.),  $\times 1.3$ .

1 — Средний Днепр, Канев, колл. Инст. зоологии АН УССР; 2 — Нижний Дон, ст. Зимовейская, колл. ЗИН АН СССР.

ские как в Крыму, так и на севере Русской равнины. У мезолитических остатков из Крыма, в особенности у более молодых, тарденуазских, сопоставимые признаки подвида выражены сильнее, чем у азийских и остатков типичной серии, но размеры несколько мельче, чем у сурень-

ских (альвеолярная длина нижних коренных соответственно — 11.5—12.6—13.5 мм против 12.1—13.0—13.9 мм). Новгород-Северские остатки при общем сходстве с мезолитическими обладают некоторыми смешанными признаками: по относительно далеко отодвинутому вперед подбородочному отверстию и узкому в основании угловому отделу они ближе к типичной форме, а по сравнительно слабо укороченным кореным, значительной ширине основания сочленовного и венечного отростков и глубине задней вырезки челюсти — к *C. s. birulai*. Едва отличимы от новгород-северской серии (кроме большей величины, сходной с таковой у типичных экземпляров) и остатки с «пляжей» Нижнего Дона и единственная челюсть из раннемадленской стоянки Костенки IV на Верхнем Дону.

К сусликам из Новгорода-Северского близки также следующие.

а) Остатки из современного днепровского аллювия на участке устье реки Десны—Канев обеих наиболее молодых групп сохранности (голоценовой и позднеплейстоценовой); по относительной величине расстояния между подбородочным отверстием и краем массетерной площадки они ближе к типичной серии остатков *C. s. fulvoides*, а по степени укороченности коренных, относительной ширине основания сочленовного отростка и глубине задней вырезки к *C. s. superciliosus*. В то же время другие отличия от типичных представителей подвида лежат в пределах ошибки измерений и недостатка и смешанности материала. Что же касается различий между остатками обеих групп различной древности, то они довольно отчетливо проявляются для части тех признаков, для которых выше указывалось на их непрерывное изменение во времени в одном направлении.

б) Из пещеры Янкович в Венгерском Прикарпатье; несмотря на мелкие размеры (длина нижних коренных 11.4—11.7—12.5 мм,  $n = 19$ ) остатки хорошо выдерживают признаки *C. s. fulvoides* запада Русской равнины, в частности укороченный и узкий в основании сочленовный отросток и узкий угловой; близость к *C. s. superciliosus* обнаруживается лишь в сравнительно далеко отставленном вперед подбородочном отверстии.

в) Из жигулевских пещер; остатки характеризуются высококоронковостью и укороченностью коренных в передне-заднем направлении, уже не отличимых от таковых *C. major*, а также, возможно, и некоторыми другими признаками, указанными ранее (Громов, 1957г), сохраняя в основном признаки наиболее поздних из среднерусских популяций *C. s. fulvoides*. Вероятно, принадлежат особой форме, при выделении которой нужно будет считаться с реликтовыми чертами в голоценовой фауне Жигулей. Изменчивость: особенности отдельных популяций *C. s. fulvoides*, указанные выше, могут характеризовать как географическую изменчивость (например, отличия сусликов из мадлена Крыма и из Новгорода-Северского), так и изменчивость во времени, и по крайней мере для части из них достаточны для выделения самостоятельных подвидов. Однако для решения этих вопросов нужны новые материалы. Распространение: центральные (южная часть) и южные районы европейской части СССР, Нижне (?) — и Среднедунайская низменности. Палеоэкологические данные: типичная популяция подвида обитала в лугово-лесной обстановке; в составе фауны грызунов на рубеже плейстоцена и голоцена в предгорном Крыму преобладали обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus* L.) и серые полевки (*Microtus*) среди луговых и лесная мышь (*Apodemus sylvaticus* L.) среди лесных видов; одновременно доживали такие плейстоценовые виды, как желтая пест-

рушка (*Lagurus luteus* Eversm); позднее, в мезолите, характер фауны сохранился. В то же время новгород-северская популяция существовала в обстановке холодных степей; в фауне грызунов здесь преобладала степная пеструшка (*L. lagurus* Pall.) и узкочерепная полевка (*Microtus gregalis* Pall.).

4. *C. superciliosus* subsp.? Неясной остается подвидовая принадлежность остатков крупных сусликов из следующих мест.

а) Из балки Сухая Мечетка близ г. Волгограда, из отложений над мустьерским культурным слоем расположенной здесь стоянки. Ранее признавалась их близость к *C. s. birulai* (Громов, 1957а). Однако они отличаются небольшими размерами (длина нижних коренных — 11.8 и 11.7 мм, верхних — 12.1 и 12.3 мм), которые у сусликов, обитающих к западу от Волги, более свойственны зверькам эпохи мезолита и голоцена.

б) С территории Заволжья (остатки с пляжей р. Урал и из пещер Южного Урала). Немногочисленные остатки с Нижнего Урала оказались едва достаточными, чтобы установить здесь обитание в позднем плейстоцене *C. superciliosus*; было отмечено также некоторое сходство их с таковыми крупных сусликов Нижнего Дона (Громов, 1957б). Четыре нижнечелюстные ветви из пещеры Ключевой, из отложений выше ориньякского культурного слоя (точнее не датированы, вероятно значительная возрастная смешанность) и одна из пещеры Мурадымовской принадлежат сравнительно мелким зверькам (длина нижних коренных — 11.8—12.2—12.6 мм) и по совокупности сопоставимых признаков наиболее близки к *C. s. fulvoides*.

в) Из Челябинского Зауралья; фрагментарные остатки трех особей, также принадлежащие мелкой форме (длина нижних коренных 11.8 мм), с необычно уплощенной передней поверхностью переднего корня Р<sub>4</sub> (как у *C. erythrogegens*) и мощным, сильно загнутым назад венечным отростком. Судя по характеру сохранности, возраст остатков не моложе начала позднего плейстоцена.

4. *Citellus (Colobotis) erythrogegens* Brandt (1843) — Краснощекий суслик (рис. 73—76).

**Характеристика.** Длина тела до 270 мм, хвоста до 65 мм. Окраска верха от довольно темной, буровато-охристой, испещренной более светлыми, охристыми же (а не белыми, как у *C. major*) окончаниями волос, иногда образующими размытую мелкую пестрину, до серовато-охристой с песчаными тонами и слабым, струйчатым темным рисунком. Окраска верхней поверхности головы не отличается от окраски спины, но часто темнее; на переносье обычно проступают охристо-ржавые тона. Сходно окрашены щечные и надбровные пятна, яркие у северных и северо-восточных форм и блеклые у южных. Хвост со слабо развитым светлым окаймлением (у темных форм) или без него, одноцветный. Сезонный диморфизм меха выражен сравнительно слабо.

Кондилобазальная длина черепа — 39.5—43.0—44.8 мм, длина верхних коренных — 9.6—11.2—11.5 мм, нижних — 9.3—10.2—11.6 мм. По форме и пропорциям ближе к большому суслику, в частности его восточному подвиду, отличаясь меньшими размерами, более выпуклой лобно-теменной областью и, как правило, узколировидным рисунком теменных гребней, сходящихся в сагиттальный лишь в задней трети мозговой коробки. Кроме того, характерны: укороченная верхняя диастема (как у *C. fulvus*) и лобный отдел (значение относительной длины промежуточное, между таковыми у *C. major* и *C. fulvus*), а для нижней че-

люсти — относительно короткая диастема и тонкий рецзовый отдел. Коренные более высококоронковые, чем у обоих других крупных видов подрода,  $M_2^2$  сильнее, чем у *C. major*, укорочены в передне-заднем направлении, гребень металофида на нижних выше, а площадка тригонида уже.

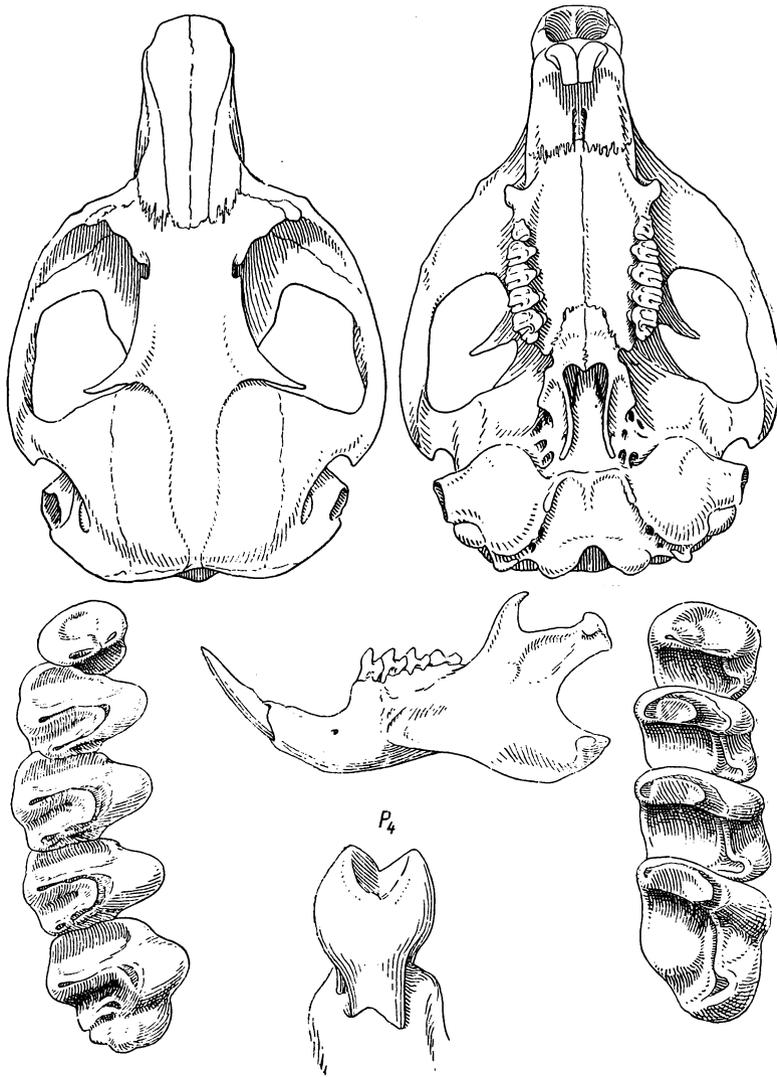
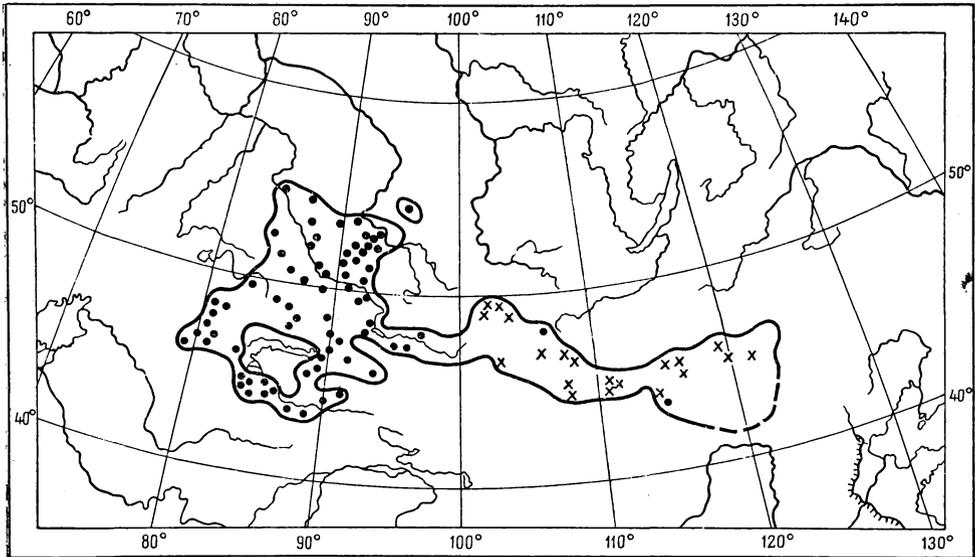


Рис. 73. Череп краснощекого суслика (*Citellus erythrogenus erythrogenus* Brandt),  $\times 1.7$ .

$P^3$  относительно велик (как у *C. fulvus*) со слабо развитой передне-наружной площадкой воротничка. Пропорции  $P^4$  как у *C. major*.  $M^3$  длиннее, чем у большого и желтого сусликов, талон его обособлен слабее.  $P^4$  как и у *C. major*, постоянно с двумя задними корнями, внутренний из которых короче наружного, но в среднем длиннее, чем у этого вида, и более свободен по всей его длине. Разница между передней и задней шириной этого зуба больше, чем у желтого и большого сусликов. Строение

шейки зуба и передних лопастей его коронки сходно с таковыми у *C. major*, но асимметрия последней выражена сильнее. Передний промежуточный бугор обычно едва намечен в виде выпуклости в основании переднего края наружной лопасти, часто отсутствует (быстро исчезает при стирании).  $M_3$  относительно короткий (как у *C. fulvus*), гипоконид его небольшой, мало повернут вперед и хорошо обособлен от энтоконида (по краю слабее, чем на жевательной поверхности); этот последний ниже, чем у *C. major*. Свободные отделы резцов сравнительно короткие в верхней челюсти и длинные в нижней, круто изогнутые.



• 1 x 2

Рис. 74. Распространение краснощекого суслика (*Citellus erythrogenys* Brandt).

1 — места находок по М. В. Васильевой; 2 — то же по Банникову, 1954.

**Распространение.** Степи, полупустыни и пустыни (преимущественно щебнистые). На севере и северо-востоке заходит в лесостепь, на юге, где распространен до Монголии и Синьцзянской провинции Китая, поднимается в горную степь и лугостепь до высот 2100 м над ур. м. Северная граница от района г. Карсакпая по направлению к востоку обходит с юга горы Улутау, а с севера — Казахское нагорье приблизительно по линии Терс-Аккан, оз. Кургальджин, Каркаралинск, оз. Ащиколь, несколько южнее Семипалатинска выходит к Иртышу, по его правобережью поднимается до района Тюкалинска и Татарска Омской обл., оз. Чаны и группы смежных водоемов западнее Новосибирска; по левобережью Оби граница доходит до Барнаула, где переходит на правый берег, обходит Салаирский кряж, выходит к р. Томь, являющейся восточной границей ареала вида, следует ее левым берегом, пересекает р. Бию у с. Солтон, р. Катунь, проходит восточнее Змеиногогорска к Усть-Камеиногогорску. Далее, к юго-востоку, граница обходит с запада горы южного Алтая, выходит к устью р. Кучум, северному берегу оз. Зайсан и по правобережью Черного Иртыша уходит за пределы СССР. На западе и юго-западе распространен до восточной окраины песков Муюнкумы (Сарысуйские), южной окраины Бетпак-Далы, песков Таукум и прилежащих

отрогов Чу-Илийских гор. Восточнее, по южному склону долины р. Или ареал разорван и суслик распространен лишь к востоку от р. Каскеленки; в районе пос. Чилик появился в 1930 г., а в 1945 г. — у Илийска. Населяет предгорные и низкогорные районы Джунгарского Алатау, южное Прибалхашье, кроме массивов песчаных пустынь, и Алакольскую котловину, кроме ее северной части.

**История и систематическое положение.** Достоверно известные ископаемые остатки найдены пока только в двух местах на территории восточной части современного ареала. Совокупность известных данных заставляет считать краснощекого суслика примитивным видом подрода, обладающим общими чертами строения как с *C. fulvus*, так и с *C. superciliosus*. Его предковая форма должна была быть близкой к этому последнему или даже представлять собой его восточный подвид, возможно более близкий к *C. major*, чем известные пока формы *C. superciliosus*. Так или иначе обособление большого и краснощекого сусликов произошло позднее, чем отделение желтого от общего с ним ствола. История *C. major* и *C. erythrogegens* на территории Северного Казахстана и юга Зап. Сибири была во всяком случае достаточно сложной, связанной с историей долины Пра-Иртыша и его притоков, а также плейстоценового приледникового водоема, вдоль южной окраины которого, возможно, и была распространена предковая форма вида, доходя на восток если не до Волги, то до Уральского хребта. Современная граница по Иртышу является, по-видимому, сравнительно недавней.

Видовая самостоятельность *C. erythrogegens*, в которой сомневаются многие авторы, для нас кажется бесспорной. Это вид, близкий к геологически молодому *C. major*, отчетливо полиморфный в силу значительной транзональной протяженности ареала. Наиболее надежными видовыми признаками в строении черепа при малой его величине — крайние значения для альвеолярной длины нижних коренных не заходят — являются круто поставленные верхние резцы (почти перпендикулярные к плоскости зубных рядов) и тонкий резцовый отдел нижней челюсти; цифровые показатели этих величин едва заходят за таковые у мелкой восточной формы большого суслика.

**Географическая изменчивость и подвиды.** На протяжении ареала, охватывающего лесостепь, степь и пустыню, краснощекий суслик обнаруживает явственное изменение ряда признаков в направлении с севера на юг; интересно, что отчетливого клинального изменения размеров при этом не наблюдается. Хвост укорачивается, окраска верха светлеет и в ней появляются охристые и песчано-палевые тона вместо буроватых; неясная крапчатость заменяется струйчатым рисунком, а у южных популяций исчезает и он, появляясь только у зверьков в ювенильном меху; пятна на щеках и над бровями и потемнение в области переносицы делаются более светлыми и теряют каштаново-коричневые тона, заменяющиеся охристо-бурыми; в окраске хвоста исчезает двуцветное краевое окаймление, он делается одноцветным; окраска брюшной стороны также светлеет, и проходящая по грудной области граница с белыми горлом и нижней поверхностью головы исчезает. Горные формы несколько темнее равнинных. В строении черепа для ряда признаков наблюдается тот же характер изменений, что и у других видов подрода в направлении от более степной к более пустынной части области распространения. Осевого череп становится более выпуклым и округлым в скуловых дугах, лицевой отдел укорачивается, лобный делается уже, а края его более приподнятыми, слуховые барабаны несколько увеличиваются. Кроме того, в нижней челюсти резцовый отдел делается тоньше, а сочленовный отросток

несколько короче и уже под головкой. Многие из этих признаков оказываются в наибольшей степени выраженными у монгольского подвида — *C. e. pallidicauda* Sat.

Число современных подвидов вряд ли более пяти. Впрочем взгляды на число их у териологов существенно расходятся. В связи со сравнительно четкой внутривидовой дифференцировкой многие из них описывались в качестве самостоятельных видов еще со времен Брандта, а центральноказахстанский подвид вслед за В. С. Бажановым (1945 и др.) и сейчас многие считают самостоятельным видом — средним сусликом (*C. intermedius* Br.). По нашим представлениям, у всех этих форм различия не достигли еще видового уровня.

Стремление териологов восстановить старые названия Брандта *C. brevicauda* и *C. intermedius* породило ряд неясностей в наименовании казахстанских подвидов *C. erythrogegens*, поскольку автор дал крайне расплывчатые указания о их terra typica: «habitat, ut videtur, in provinciis Altaicis australiaribus versus lacum Balchasch» (Brandt, 1843: 48). Вполне возможно, что ученый дал разные названия более светлым и более темным экземплярам одной формы или смешанной по признакам популяции из области перехода между двумя подвидами. В первом случае за ней должно быть сохранено название *brevicauda*, поскольку описание этого «вида» помещено в работе Брандта впереди второго. В то же время суслики из низкогорных и предгорных степей Восточного Казахстана, включая на юге и Джунгарский Алатау, действительно отличаются от центральноказахстанских более темной и сероватой окраской, еще более интенсивной у горностепных зверьков прилежащих частей Китайского Тянь-шаня, и заслуживают выделения в особый подвид. Ему либо нужно дать новое название, либо обозначать как *C. e. intermedius* (Беляев, 1954), либо при наличии достаточных оснований отождествлять с *C. e. caruthersi* Thos. (Афанасьев и др., 1953; Афанасьев, 1960). В понимании систематического положения *C. e. iliensis* Beljaev И. М. Громов следует более поздней работе А. И. Беляева (1954); *C. e. selevini* Argurpulo есть nomen nudum.

1. *C. e. erythrogegens* Brandt (1841) — сравнительно крупная, длиннохвостая форма, темноокрашенная, с заметным особенно у молодых зверьков пятнистым рисунком на спине, яркими пятнами на голове и с темным окаймлением хвоста. Систематическое положение *C. e. unguae* Martino, описанного с правобережья Иртыша (район Омска) требует специального выяснения (тип сейчас находится в колл. ЗИН АН СССР); к виду *C. major* этот суслик во всяком случае не относится. Распространение: от Иртыша до восточных пределов ареала вида.

2. *C. e. brevicauda* Brandt (1843) (? = *C. intermedius* Brandt, 1943) — размеры как у предыдущего подвида, хвост относительно короче, окраска светлее и желтее, на спине — мелкая желтоватая пестристь или струйчатый рисунок, пятна на голове буроватые, менее четкие, темное окаймление хвоста отсутствует, иногда бывает развито светлое концевое окаймление. Образует natio *iliensis* Beljaev, 1943, отличающуюся преобладанием светло-желтых тонов в окраске верха иногда (у бетпакадалинских зверьков) с розоватым оттенком. Систематическое положение *C. e. brunescens* Beljaev (1954) неясно; возможно, что это название относится к гибридной популяции между *C. m. heptneri* и *C. e. brevicauda*. Распространение: от Иртыша до северных, западных и юго-западных пределов ареала вида; восточная граница неясна и предположительно проходит по линии Семипалатинск, Аягуз, восточная оконечность Балхаша.

3. *C. e. carruthersi* Thomas (1912) — несколько более крупная и сероокрашенная форма, чем предыдущая, со слабой пестристостью, размытыми пятнами на голове и буроватым окаймлением хвоста. Распространение: Восточный Казахстан; западная граница неясна, возможно совпадает с восточной границей предыдущей формы, доходя на юге приблизительно до г. Панфилова. Горные степи Китайского Тянь-

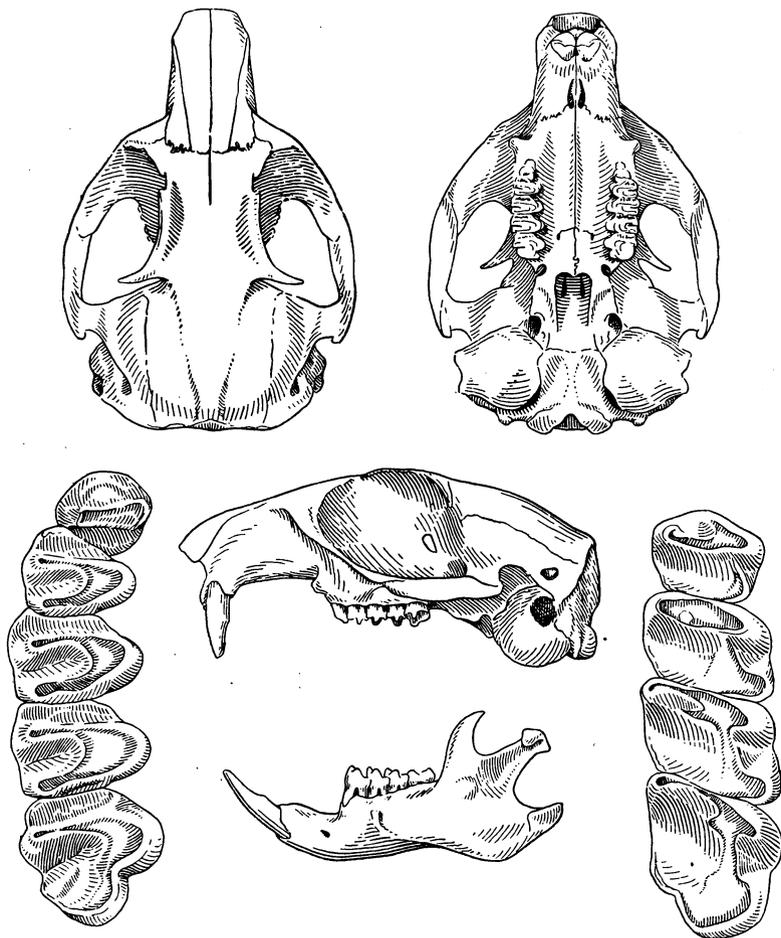


Рис. 75. Череп светлохвостового краснощекого суслика (*Citellus erythrogenys pallidicauda* Sat.),  $\times 1.3$ .

Шаня (окр. оз. Сайрамнор). Подвидовое положение сусликов из Зайсанской котловины и района северного Тарбагатай неясно.

4. *C. e. pallidicauda* Satunin (1903) (рис. 75) — сравнительно крупная (не меньше предыдущего подвида), светлоокрашенная форма, с преобладанием песчано-палевых тонов в окраске спины, с рыжеватым оттенком, особенно отчетливым в окраске пятен на голове и ее верхней поверхности. Хвост светлый, одноцветный. Распространение: центральные районы Монголии от оз. Убсу-Нур на западе и приблизительно до  $114^{\circ}$  в. д. на востоке; Северо-Восточный Китай.

5. *C. e. palaeosibiricus* I. Gromov subsp. nov. (foss.), (рис. 76). Диагноз: существенных отличий в размерах от типичной формы нет, может

быть лишь едва мельче;  $P^3$  в среднем относительно крупнее, чем у современных форм, коренные менее укорочены в передне-заднем направлении, подбородочное отверстие сдвинуто вперед и находится в среднем на расстоянии половины длины зубного ряда от переднего гребня массивной площадки. Тип: нижняя челюсть (обе ветви) полувзрослого зверька с разрушенным восходящим отделом, а также фрагменты костей посткраниального скелета; № 50989, колл. ЗИН АН СССР, Гликман, 1961 г. Размеры: альвеолярная длина зубного ряда — 9.5 мм, высота горизонтальной ветви у заднего края альвеолы  $M_1$  снаружи — 6.4 мм, высота резцового отдела — 4.4 мм, наименьшее расстояние между подбородочным от-

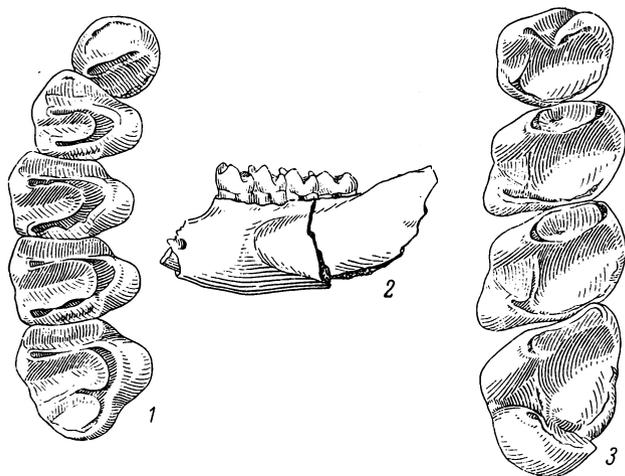


Рис. 76. Череп древнесибирского краснощекого суслика (*Citellus erythrogeus palaeosibiricus* I. Grom., subsp. nov.) поздний плейстоцен, Зап. Сибирь, колл. ЗИН АН СССР.

1 — правый ряд верхних коренных; 2 — фрагмент левой нижнечелюстной ветви; 3 — его зубной ряд.

верстием и краем задней вырезки — 20.2 мм. Котипы: остатки не менее 10 особей оттуда же. Размеры: альвеолярная длина нижних коренных — 9.25—9.9—10.7 мм ( $n = 9$ ), верхних — 9.7 мм. Тафономические данные: в типовом местонахождении глина содержит скелеты сусликов и некоторых других грызунов-норников, накопившихся либо в результате замыва принесенных трупов, либо гибели зверьков на месте, во время спячки. Окраска костей от светлой, серовато-коричневой, до темно-коричневой; эмаль окрашена не темнее или лишь едва темнее кости. Местонахождения и возраст: окрестности г. Барнаула в районе устья р. Барнаулки, серо-зеленые глины; конец среднего (?) — поздний плейстоцен. Кроме того, остатки из лёссовидных суглинков из Припиртышья и района Рудного Алтая с глубины 5—9 м и из скважин (в последнем районе — с глубины 13—14 и 27—28 м), сборы И. С. Чумакова, 1957—1958 гг. Систематические замечания: кроме признаков, указанных в диагнозе, характеризуется также некоторыми особенностями, сближающими его с современной типичной формой: относительно высоким резцовым отделом, укороченным  $M_3$ , широким под головкой сочленовным отростком. Свообразными оказываются пропорции резцового отдела нижней челюсти: он высокий и, как и у современного

*C. e. brevicauda*, относительно короткий. Заслуживает быть отмеченной близость барнаульских остатков к остаткам из района Челябинска (уплощенная передняя поверхность переднего корня Р<sub>4</sub> и др.), предположительно отнесенных выше к *C. superciliosus* (стр. 315).

**Местообитания и численность.** В зоне лесостепи и ковыльных степей встречаются на темноцветных почвах, часто солонцеватых, со злаково-полюнным разнотравьем. Значительная плотность отмечена на выгонах с разреженной растительностью, по пологим склонам озерных котловин и близ посевов. В березовых колках и сосновых борах отсутствует. Высокий и густой травянистый покров ограничивает распространение, отчего ковыльная степь, а также различные понижения и западины с густым травостоем принадлежат к числу наиболее слабо заселенных мест (Толебаев, 1958).

В зоне интенсивного сельского хозяйства обитают на полях зерновых и многолетних трав. Большая часть зверьков, селящихся на пахотных землях, после пробуждения уходит с посевов на межи, огрехи, придорожные участки; однако с появлением всходов происходит их обратное расселение. На пахотных землях А. Н. Залеский (1962) различает три группы стадий: 1) весенние — целина среди посевов, залежи; 2) летние (нажировочные) — посевы зерновых и пропашных культур; 3) зимовочные — посевы житняка и зерновых, стерня. При этом хотя плотность населения на посевах значительно ниже, чем на выгонах, в связи с уменьшением в ряде районов Казахстана площади этих последних можно считать, что основная масса сусликов в зоне активного освоения территории под сельское хозяйство обитает здесь на посевах.

В пустыне Бетпак-Дала заселяют щебнистые склоны или открытые изменные участки с глинистой почвой и полынно-боялычевой растительностью. Не избегают межсопочных понижений и оазисов со сравнительно влажной и мягкой почвой и разнообразной растительностью, в том числе и кустарниковой (джингил, саксаул, спирея, карагана). Тяготеют к обочинам дорог и постоянным скотопрогонным путям; предполагается, что они могут служить и путями расселения (Исмаилов, 1961б).

В Южном Казахстане заселяют участки песчаной пустыни, закрепленные кустарниковой и полынно-злаковой растительностью (Толебаев, 1958).

В горах системы Джунгарского Алатау живут на высотах 1500—2100 м на ур. м. на увлажненных местах, поросших разнотравьем. Излюбленными являются участки, где обнаженные камни разбросаны среди полынно-боялычевой полупустыни предгорий.

В Семипалатинской обл. поселения концентрируются на выгонах, вблизи животноводческих ферм, по склонам увалов, поросших полынью и солянками.

Для окраинных частей ареала отмечено неравномерное распределение плотностей населения. Так, по данным М. И. Исмаилова (1961б), на территории Бетпак-Далы наблюдается падение численности по направлению к северу. В Алма-Атинской обл. плотность нор в разных биотопах составляет: в глинистой, злаково-полюнной пустыне — 150—500 нор на 1 га, а в закрепленных песках — не более 20 (Толебаев, 1958). Здесь же известны и резкие колебания численности, по-видимому, зависящие в основном от метеорологических условий предшествующих лет. Так, по данным С. С. Соколова (1956), длительная засуха с 1929 по 1936 г. в Бетпак-Дале привела к глубокой депрессии численности вида. Годы же с 1946 по 1949 и первая половина 1950 г. были напротив необычно влажными: количество выпавших осадков превысило на 33—90% среднегодо-

ую норму. Это создало обилие кормов и привело к резкому возрастанию численности сусликов.

**Норы.** По своему устройству очень напоминают норы малого суслика, отличаясь лишь большими глубиной, диаметром ходов и входных отверстий (Беляев, 1954). Наибольшая глубина постоянных нор с вертикальными ходами достигает 280 см, чаще 180—220. Гнездовая камера располагается обычно на глубине 140—160 см; иногда их бывает две. Гнездовая подстилка состоит из сухих стеблей трав, преимущественно злаков; в ней встречаются также перья птиц и посторонние добавки в виде кусочков бумаги и др. Наибольшее число колен 5 (чаще 2—3), общая длина ходов до 475 см, диаметр входных отверстий — 5—7 см. Временные — наклонные или косые — норы простого устройства: единственный ход делает 1—2 колена и заканчивается слепо; у входного отверстия часто имеется земляной выброс (Толебаев, 1958).

**Питание.** В составе пищи преобладают вегетативные части растений и семена; животные корма встречаются редко и не играют большой роли. Цикличность в питании (смена зеленого и семенного кормов) хорошо выражена. В весенний период наиболее охотно поедаются луковицы, цветы и листья лилейных. Летом — полынь, чеснок, лук, причем преимущественно те части, которые содержат больше влаги. Так, у полыней съедаются листья и верхушечные части стеблей, у чеснока и лука — цветы и луковицы. В это же время возрастает роль семенного корма, и в конце лета семена составляют более половины содержимого желудков (Афанасьев и др., 1953; Толебаев, 1958). Общее количество растительной массы, съедаемое одним сусликом за день, по данным В. С. Бажанова (Афанасьев и др., 1953), — 150—170 г. Нажировочными кормами в казахстанской части ареала являются чеснок, сурепка и костер, содержащие до 7.4% протеина и более 5% жира, и перед спячкой зверьки переходят на питание почти исключительно этими растениями. Кормовые перемещения с участков скотосбоя или с сильно выгоревшей растительностью могут происходить на расстояние до 150—200 м. Запасов корма, как правило, по-видимому, не делает; однако имеются указания на нахождение в норах небольших количеств очищенных луковичек (Шнитников, 1936), а в засушливые годы и свежих вегетативных частей растений (Исмагилов, 1961б).

**Размножение.** По данным М. Д. Зверева (1935), гон в средней части ареала начинается ранней весной, вскоре после пробуждения и продолжается около двух недель, собственно сильно растянуты и сроки остальных периодических явлений. Спаривание наблюдалось на поверхности, часто у входа в нору. Беременность длится до 30 дней. Число эмбрионов чаще всего 7—9, детенышей — 2—12. Массовое рождение сусят происходит в последних числах мая—начале июня (Зверев, 1927, 1928; Огнев, 1947; Беляев, 1954; Исмагилов, 1961б). Процент яловых самок в отдельные годы может достигать пятидесяти (Зверев, 1935). Колебания его определяются условиями размножения предшествующих лет: прибылые зверьки поздних выводков приступают к размножению только после второй зимовки. Суслята полностью покрываются шерстью к 15 дням, прозревают в возрасте 18—20 дней; к концу лактационного периода они весят 45—60 г (Исмагилов, 1961б). Рост сусликов не прекращается в течение всего второго года жизни, причем на посевах они растут быстрее, чем на целине, и рост их заканчивается раньше (Залеский, 1962).

Соотношение полов во взрослой части популяции близко к 1:1, хотя и несколько изменяется в различные периоды; среди молодых преобладают самки (Исмагилов, 1959).

Возрастной состав популяции очень сходен с таковым у малого суслика. В весенний период годовалые зверьки составляют до половины (49.2%), среднего возраста (2—3 года) — 35.2%, старые — 15.6%. Имеются указания на то, что продолжительность жизни зверьков разного пола отлична в разных стациях. Самцы достигают наименьшего возраста на посевах житняка и наибольшего — на посевах зерновых, самки — наоборот, что, по-видимому, отражает большую потребность последних во влажном корме (Залеский, 1962).

**Образ жизни.** В годы с нормальным ходом весны пробуждаются в конце марта—начале апреля (Зверев, 1927; Исмагилов, 1961 б). Вес жира у взрослых особей составляет в это время 11—21% от общего веса животного; в период гона он полностью расходуется. Сроки залегания в спячку не одинаковы в разных местах ареала. В пустыне Бетпак-Дала, по данным М. И. Исмагилова (1961б), суслики перестают появляться на поверхности уже в конце июня—начале июля при температуре воздуха 23—25° и температуре почвы на глубине гнездовой камеры 15—17°. Отмечены случаи спячки нескольких особей в одной норе. В Зап. Сибири залегание начинается со второй половины августа—начала сентября и обычно совпадает с первыми заморозками (Зверев, 1928). Для взрослых особей, обитающих в южных, пустынных районах, характерна летняя спячка, непосредственно переходящая в зимний сон; в отдельные засушливые годы она наблюдается и у молодняка (Толебаев, 1958).

Весной и летом суслики выходят на поверхность с появлением солнца, несмотря на росу и низкую температуру. В норах задерживаются лишь в пасмурные дни. В период пробуждения, гона и выкармливания молодых активны большую часть дня; наиболее подвижны в это время взрослые самцы и самки, не участвующие в размножении. М. И. Исмагилов (1961б) считает, что два максимума суточной активности в теплый сезон года выражены у этого вида менее четко, чем у желтого суслика, и в этом отношении он имеет больше сходства с малым, деятельным также и в жаркие часы дня.

В пределах кормового участка весьма подвижны, менее осторожны и меньше, чем другие виды, привязаны к норе. У зверьков, обитающих на плато Бетпак-Дала, отмечена способность забираться на стволы караганы, листья которой они поедают в период отсутствия зеленой травянистой растительности. О способности к миграциям можно судить по данным М. Д. Зверева (1930), кольцевавшего семипалатинского *C. e. breviscauda*; они показали, что в первые два года жизни зверьки совершают передвижения не далее 5 км.

**Враги, паразиты и эпидемиологическое значение.** Основные враги из числа пернатых хищников — орлы (степной и могильник), сарыч-курганник. Черепа сусликов часто обнаруживаются в погадках чайки — серебристого хохотуна (Беляев, 1954); на молодняк нападают вороны. Из млекопитающих краснощекого суслика истребляют степной хорек, лисица, корсак, волк, а молодых зверьков — и ушастый еж. На этих последних охотятся и некоторые змеи: узорчатый полоз, водяной уж, реже степной удавчик и щитомордник.

Наиболее обычные паразиты — 11 видов блох, из которых специфичны 3: *Oropsylla ilovaiskii* Wagn. et Ioff, *Neopsylla setosa* Wagn. и *Ceratophyllus trispinus* Wagn. et Ioff, а также 5 видов клещей (Исмагилов, 1961б). Среди последних наиболее многочислен *Rhipicephalus schulzei* Ol. (процент заклещевания до 66%).

Природный носитель возбудителей чумы, лептоспироза и, по-видимому, бруцеллеза.

**Хозяйственное значение.** По степени причиняемого вреда в Казахстане занимает второе место после малого суслика. Выедает ценные кормовые растения на пастбищах. Повреждает все зерновые культуры, кукурузу и подсолнечник. Особенно велик вред в Павлодарской, Семипалатинской и Восточно-Казахстанской областях. Так, в 1957 г. в одном только колхозе Восточно-Казахстанской обл. было повреждено и уничтожено 200 га посевов пшеницы, 60 га кукурузы и 15 га подсолнечника. Сопоставление числа сусликов и размеров причиняемого вреда показало, что каждый зверек, повреждая за сезон до 166 кг растительной массы, уничтожает до 34 кг зерна, что при урожае 8 ц с 1 га составляет 3—4% урожая (Залеский, 1962).

Меры борьбы еще недавно сводились только к газации нор цианплавом и хлорпикрином; отравленные приманки стали применяться лишь в самые последние годы (Толебаев, 1958).

Второстепенный пушной вид.

### Триба MARMOTINI Simpson 1945 (partim!) — СУРКИ

**Характеристика.** Крупные представители наземных белчихих, достигающие веса 6.5 кг, кондилобазальной длины черепа в 114 мм и длины верхнего ряда коренных в 26 мм. Окраска верха однотонная, без полос и пятен. Высокая степень приспособленности к норovому образу жизни и рытью с помощью конечностей сказывается на их укорочении (задних сильнее, чем передних), особенно существенным по сравнению с *Tamini*, и изменении длины их звеньев. Так, бедренные и плечевые кости оказываются относительно более длинными (по отношению к длине конечности), большая и малая берцовая, равно как и кости предплечья, — укороченными, прилегающая к большой берцовой дистальная часть малой — относительно короткой, а локтевой отросток — длинным (Bryant, 1945). Четвертый палец, как правило, длиннее третьего; первый палец передней конечности может отсутствовать. Метатарзальных мозолей две. Наружное ухо короткое и широкое, густо покрытое волосами. Хвост различной длины, равномерно и густо опушенный. Защечные мешки рудиментарны и не функционируют, парные зарезцовые углубления твердого нёба отсутствуют.

Верхняя линия профиля осевого черепа выпрямленная, со слабо опущенными носовой и затылочной частями или поднятой носовой и опущенной затылочной. У современных форм передне-нижний край скуловых дуг расположен против середины  $M^2$ . Межглазничное пространство короткое и широкое: длина его составляет менее 25% кондилобазальной длины черепа. Надглазничные отростки массивные, ориентированы перпендикулярно к длинной оси черепа, концы их слабо опущены, а края обычно лишь незначительно приподняты над явственно вдавленной поверхностью межглазничного пространства. Заглазничное сужение хорошо выражено, менее 55% ширины черепа на уровне слуховых отверстий. Подглазничный канал хорошо развит. Затылочная площадка ограничена явственно выраженным ламбдоидным гребнем, и в средней ее части имеет углубление, которое пересекается гребнем, соединяющим  $inipon$  с верхним краем затылочного отверстия. Поверхность верхнечелюстной кости, выходящая в глазницу, не образует альвеолярной площадки над корнями коренных зубов (по крайней мере у современных форм) или она едва намечается (рис. 77). Угловой отдел нижней челюсти слабо развит и незначительно загнут внутрь.

Коренные зубы с коронками средней высоты (мезодонтные). Соответственно протокон умеренно сжат в передне-заднем направлении; парако-нид — заметно, а протоко-нид незначительно превышают по высоте противолежащие им задние бугры (энто- и гипоконид), углубление талонида широкое и мелкое.  $P^3$  имеется. Существенного расхождения рядов верхних коренных в направлении вперед не наблюдается, и ширина твердого нёба между внутренними краями альвеол  $M^3$  составляет не менее 60% той же ширины на уровне  $P^4$ . Этот последний близок по очертаниям к равностороннему, а  $M^1-M^2$  к равнобедренному треугольникам, обращенным вершиной внутрь.  $M_1-M_2$  сравнительно слабо укорочены в передне-заднем направлении и напоминают по очертаниям близкий к ромбу параллелограмм. Резцы массивные, широкие и относительно низкие, как у *Citellini*. Ширина верхних составляет более 60% их передне-заднего поперечника; нижние — короткие: задний конец их, заканчиваясь приблизительно по середине восходящего отдела челюсти, не доходит до уровня углов обеих вырезок на расстояние, превышающее длину сочленовного отростка.  $P^3$  одновершинный (имеется один поперечный гребень), относительно крупный: ширина его коронки у современных форм составляет не менее 65% ширины ее у  $P^4$ ; передний и задний венчики хорошо развиты.  $P^4$  у современных видов равен  $M^1$ ; площадка парастилиа на нем, как и на настоящих коренных, редуцирована в ее внутренней части и постепенно переходит в тело протокона. Метаконкуль едва выражен и слабо обособлен от пара- и метакона. Гребни пара- и метастилиа на всех коренных хорошо развиты, сходятся по направлению к протокону, и задний из них не образует направленного вперед изгиба.  $M^3$  с двумя наружными корнями; гребень метастилиа имеется, наружная часть повернута к заднему краю зуба.  $P_4$  у современных видов равен или несколько крупнее  $M_1$ , тех же пропорций, иногда несколько длиннее. Передняя ширина его коронки меньше задней, гипоконид хорошо развит, несколько вынесен вперед, наружный край его у большинства видов заходит за таковой протоко-нида  $M_1$ . Пара и протоко-нид предкоренного расположены на одном уровне, разница в их величине незначительная. Передний промежуточный бугор (протокону-лид) имеется на  $P_4$ , отсутствует или едва намечен на настоящих коренных. Площадка триго-нида не отделена от площадки талонида; на дне последней у современных форм бугорки или гребешки отсутствуют.

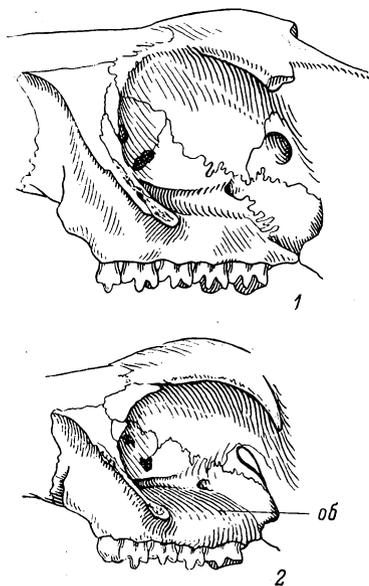


Рис. 77. Строение орбитальной области у наземных белчиных (скуловая дуга удалена).

1 — сурки (*Marmotini*); 2 — настоящие сусулки (*Citellini*), об — орбитальная площадка.

**Распространение и зональная приуроченность** (рис. 78). Населяют открытые ландшафты гор и равнин северного полушария. Большинство видов является обитателями горных степей различного типа от континентальных степей Центральной Азии, где живут на высотах, превышающих 4000 м над ур. м., до холодных тундро-степей за полярным

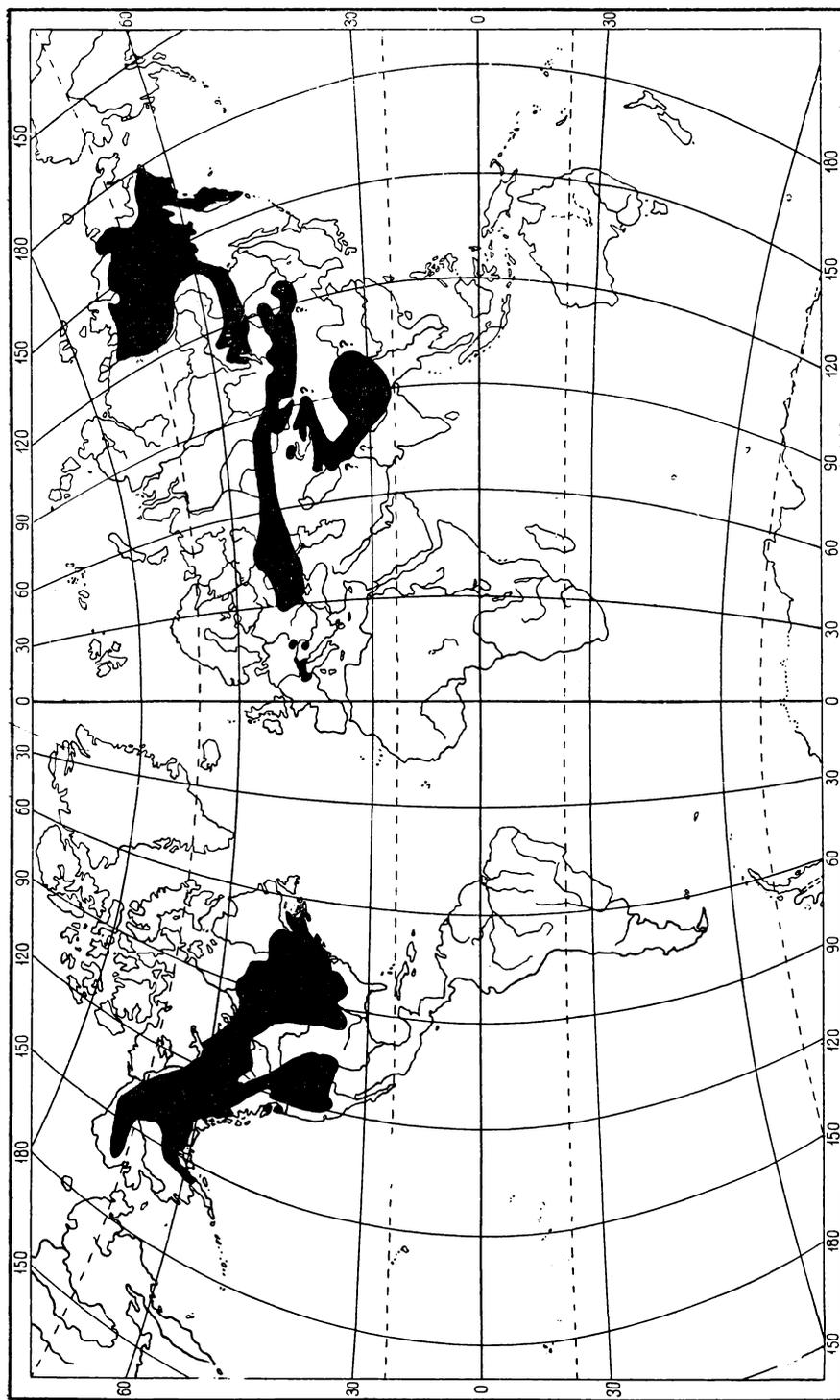


Рис. 78. Распространение представителей трибы *Marmotini*.

кругом. Как в Старом, так и в Новом Свете известны горные виды с ограниченными (реликтовыми) ареалами.

**История и систематический состав.** Указывается (Black, 1963) на вероятное происхождение *Marmotini* от среднемиоценовых *Protospermophilus*. Включает не менее двух ископаемых и один современный род — *Marmota* Blum. В Европе достоверные остатки известны с конца плиоцена, в Сев. Америке — с конца миоцена (роды *Palaearctomys* Dougl. и *Arctomyoides* Bryant). Современные сурки сохранили больше особенностей строения осевого черепа олигоценовых *Paramyidae*, чем представители других триб наземных беличьих.

#### 1. Род PALAEARCTOMYS Douglass, 1903 (foss.) (рис. 79)

**Характеристика.** Череп сходен с таковым *Marmota*; отличается резко выраженными признаками приспособления к грызению. Резцы массивные (у *P. macrorhynchus* Dougl. верхние —  $7.2 \times 4.6$ , нижние —  $7.2 \times 3.4$  мм), верхние — с одной или несколькими хорошо выраженными продольными бороздами на передней поверхности, нижние — короткие и круто изогнутые. Соответственно носовой отдел осевого черепа и резцовый нижней челюсти также очень массивные. Вдоль наружной поверхности последнего, вниз и назад от симфизного края проходит хорошо выраженный гребень. Коренные более низкокоронковые, чем у *Marmota*, и относительно мелкие; длина нижних коренных у того же вида (15.3 мм) меньше длины диастемы. Сочленовные углубления на скуловом отростке височных костей узкие и длинные, отодвинутые далеко назад, отчего боковые движения нижней челюсти должны были быть более ограниченными, а выдвигание ее вперед при грызении более значительным. Массетерная площадка верхнечелюстной кости шире, чем у *Marmota*, уплощенная и более короткая; задний край ее находится на уровне границы между  $P^4$  и  $M^1$ , на нижней челюсти гребни массетерной площадки сходятся под закругленным острым углом. Подглазничное отверстие узкое, щелевидное, расположено приблизительно на половине высоты боковой поверхности рыла. В задней части твердого неба имеются два разделенных тонкой перегородкой округлых углубления, передний край которых находится на уровне заднего края  $M^3$ .

**Состав рода и дополнительные морфологические данные.** Известно два вида: более крупный (длина черепа 101.4 мм) *P. macrorhynchus* и более мелкий *P. montanus* Dougl.<sup>1</sup> Отнесение к этому же роду *Arctomyoides vetus* Marsh (1871) следует считать преждевременным. Для первого из видов известно строение нижних коренных (зубы сильно стерты), для второго — верхних. Указываются следующие отличия от зубов *Marmota*: протокон менее сжат в боковом направлении,  $P^3$  — более мелкий,  $P^4$  мельче  $M^1$ , но более половины их величины;  $P^4$  по очертаниям близок к равностороннему треугольнику. Кроме того, *P. macrorhynchus* характеризуется наличием двух обособленных углублений на внутренней стенке орбиты, выше корневых отделов коренных, отсутствием подглазничных бугров и расположением небо-верхнечелюстного шва на уровне середины  $M^1$ .

**Возраст и распространение.** Известен только из верхнего миоцена Сев. Америки (штат Монтана).

**Положение и система.** Свообразные представители трибы с подчеркнутыми признаками приспособления к грызению твердого субстрата

<sup>1</sup> По мнению Дж. Блека (Black, 1963), эти виды не различимы.

в строении черепа. В то же время, судя по характеру изгиба резцов (отсутствие прогнатизма), приспособление к рытью с их помощью отсутствовало. Строение костей конечностей (известны только некоторые) мало отличается от такового у современного *M. monax* L., отчего можно думать, что представителям ископаемого рода норный образ жизни был свойствен не менее, чем современным суркам. Возможно, что *Palaearctomys* были лугово-лесными формами, питавшимися видами древесно-кустарниковой растительности. Недостаток материала не позволяет решить, имеем ли мы здесь дело с боковой эволюционной ветвью или частью ее основного направления в пределах трибы или даже рода *Marmota*. В своей монографии Дж. Блек (Black, 1963) придерживается первого из этих взглядов.

## 2. Род ARCTOMYOIDES Bryant, 1945 (foss.)

**Характеристика.** По величине близок к мелким современным видам рода *Marmota*, а по мезодонтным зубам и мелкому  $P^3$  (1.2 мм и около 30%  $M^1$ ) — к *Palaearctomys*. Признаки приспособления к грызению выра-

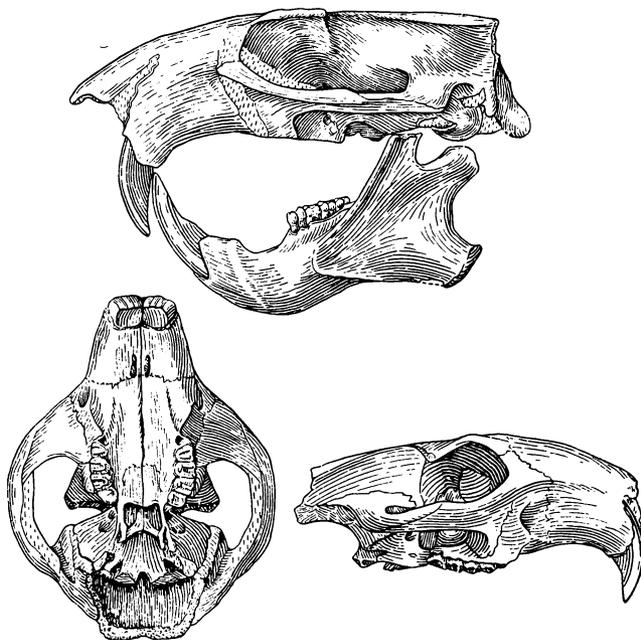


Рис. 79. Черепа миоценовых сурков рода *Palaearctomys* (*P. montanus* Dougl.) (из Douglass, 1903).

жены не сильнее, чем у современных сурков. Верхние резцы (4.0 × 2.6 мм) с уплощенными боковыми поверхностями и слабо выпуклой передней, вдоль которой проходит явственная продольная борозда.  $P^4$  меньше половины величины  $M^1$ , длина его больше ширины.

**Состав рода и дополнительные морфологические данные.** Плохо изученный монотипичный род, описанный по нижнечелюстной ветви без заднего отдела, принадлежащей молодому животному с молочным  $P_4$  и длиной зубного ряда 15.4 мм. Фрагмент был ранее отнесен Дугласом

(Douglass, 1903) к роду *Sciurus*. Кроме того, известен фрагмент резцово-максиллярной части черепа с  $P^3-M^1$  (длина 8.8 мм), принадлежащий, по-видимому, другой форме. Часть признаков строения нижнечелюстной ветви [совмещение верхнего гребня массивной площадки с альвеолярным краем челюсти позади  $M_2$ , слабое развитие симфизной лопасти, очертания коренных и ряд других из числа приведенных Дуглассом (Douglass, 1903) и Бриантом (Bryant, 1945)] не может быть использована в диагностических целях, так как являются возрастными. Более надежны следующие: передние бугры нижних коренных лишь едва выше задних, а параконид — протоконид.  $P_4$  мельче  $M_1$ , со слабо развитым, вынесенным вперед гипоконидом. Протоконулид на всех зубах отсутствует, а углубление тригониды не полностью отделено от углубления талониды. Энтоконид имеется. Резец (у нижнечелюстной ветви он значительно уже, чем у упомянутого фрагмента осевого черепа) полого изогнут, как у *Marmota*, но верхний край резцового отдела не образует уступа впереди  $P_4$ , а гребень на его наружной поверхности, свойственный *Palaearctomys*, отсутствует. Гребни массивной площадки нижней челюсти, как и у этого последнего, сходятся вперед под несколько закругленным острым углом позади  $P_4$ .

**Возраст и распространение.** Известен только из позднего миоцена Сев. Америки (штат Монтана).

**Положение в системе.** Примитивный представитель трибы, не столь узко специализированный, как *Palaearctomys*. Имеет с ним ряд общих признаков, как примитивных, так и прогрессивного характера, как например относительно мелкие предкоренные, более мелкие, чем у современных *Marmota*, и некоторые другие.

### 3. Род MARMOTA Blumenbach, 1779

**Характеристика.** Основные признаки приведены в описании трибы. Кроме того, могут быть отмечены следующие. Лицевой отдел черепа и резцы не выделяются своей массивностью. Скуловые отростки височных костей — со сравнительно короткой и широкой суставной поверхностью, допускающей некоторые боковые движения челюстных ветвей. Массивная площадка верхнечелюстной кости сравнительно узкая, желобообразно углубленная в продольном направлении, а задне-нижний край ее находится на уровне середины заднего края  $M^2$ . Массивная площадка нижней челюсти в ее переднем отделе имеет прямоугольные очертания (углы часто закругленные). Подглазничные отверстия округло-треугольной формы, расположены ниже половины высоты боковой поверхности лицевого отдела; подглазничные отростки имеются. Парные углубления в задней части твердого неба и обе ямки на внутренней стенке каждой из орбит отсутствуют. Боковая поверхность верхних резцов, как и передняя, выпуклая; последняя — гладкая или лишь со слабо развитой продольной борозчатостью. Нижние резцы полого изогнутые, нижняя диастема короче зубного ряда, верхний край резцового отдела впереди  $P_4$  образует явственный уступ вниз. Симфизная лопасть хорошо развита, гребень на боковой поверхности челюсти на уровне диастемы отсутствует. Сравнительно высококоронковые коренные сочетаются с относительно крупным  $P^3$  и  $P_4^4$ . Ширина первого не менее половины ширины  $P_4$ , вторых — меньше (у ископаемых форм), равна или превышает ширину  $M_1^1$ . Передний промежуточный бугорок (протоконид) на нижних коренных имеется, чаще на  $P_4$  и у ископаемых форм, или его нет.

**Распространение и зональная приуроченность.** Смотри характеристику трибы.

Еще в плиоцене распространение рода было более южным как в Старом, так и в Новом Свете. То же имело место и в конце плейстоцена. В вюрмское и висконсинское время сурки жили еще на Кавказе и на юге Соединенных Штатов, за пределами их раннеисторического ареала, а в восточной Европе — также севернее (в СССР — до широт Москвы) и западнее, населяя юг Зап. Европы, почти всю Францию и Пиренеи. Голоценовое сокращение ареала шло особенно интенсивно в историческое время под влиянием прямого и косвенного воздействия человека.

Соображения В. С. Бажанова (1947в) о расселении, формировании современного ареала и родственных отношениях палеарктических сурков исходят из пока не подтвердившихся предположений о возникновении рода *Marmota* в миоцене в Центральной Азии, ошибочного мнения о наибольшей примитивности байбака и из неоправданных фактическими данными крайних миграционистских представлений. По нашему мнению, более вероятно, что уже в миоцене в Голарктике не было широких межконтинентальных миграций предков рода *Marmota* и близкие виды какого-то широко распространенного предкового для сурков рода *Ischyromyoides* самостоятельно развивались в Старом и Новом Свете, возможно, уже с середины миоцена. Трансберингийские миграции, в особенности более поздние, по-видимому, также никогда не играли большей роли в формировании фауны голарктических сурков.

**История и систематический состав.** Ископаемые остатки ранее плиоцена неизвестны. Это, однако, не может служить убедительным подтверждением представлений о позднемиоценовом ответвлении рода *Marmota* от *Protospermophilus* (Black, 1963). Если придерживаться широкой концепции вида, то следует признавать не менее одиннадцати современных и семи ископаемых видов. При этом меньшая часть из числа первых (не более четырех) и большая часть вторых (см. списки, стр. 55 и 59) известна только из Сев. Америки. Ряд ископаемых евразийских форм, в том числе с Кавказского перешейка, еще не описан или описание недостаточно полно. Таким образом, видовое разнообразие рода еще в плиоцене было значительно большим, чем в современную эпоху. Те же данные палеонтологии свидетельствуют о том, что в позднем плиоцене Сев. Америки в пределах рода было представлено два направления развития. Одно — видом «*M.*» *nevadensis* Kellog с  $P_4$  более мелким, чем  $M_1$ , свидетельствующее о связи рода *Marmota* с более древними, миоценовыми родами трибы, а также, возможно, с *Paenemarmota*, к которому его иногда относят (Repenning, 1962). В Старом Свете формы пока не обнаружены и, возможно, что это направление эндемично для Нового Света. Второе представлено видами *M. vetus* и *M. minor* Kellog, с относительными размерами  $P_4$ , свойственными современным представителям рода и известным до настоящего времени ископаемым евразийским.

Подродовое деление для современных видов большинством авторов не признается. Выделение подрода *Marmotops* (Росcock, 1923), к которому предлагается относить всех сурков, кроме альпийского (*M. marmota* L.) и американского лесного сурка (*M. monax*), на основании единственного признака — хорошо развитого первого (внутреннего) пальца передней конечности, не представляется достаточно обоснованным. Различная степень такой редукции проявляется не только у обоих упомянутых видов, но и особенно часто у длиннохвостого сурка (*M. caudata* Geoffr.), а также в некоторых популяциях равнинных палеарктических форм. Подродовое деление должно основываться на совокупности ряда более надежных при-

знаков. Естественнее было бы считать подродами палеарктическую по преимуществу «группу *bobac*» и голарктическую «группу *marmota*» или выделить в особый подрод американского лесного сурка, с его длинным наружным ухом, четырьмя, а не пятью парами сосков и своеобразным строением переднего отдела скуловых дуг. Однако, если исходить из уровня подродовых отличий у сусликов (род *Citellus*), то следует признать, что эволюция видов рода *Marmota* не привела к его достаточно четкой подродовой дифференцировке.

Степень как видового, так и внутривидового обособления у большинства современных палеарктических видов выражена слабее, чем у неарктических, а для палеарктических последних, кроме того, и недостаточно изучена. К американским суркам, в частности к *M. caligata* Esch., близки другие альпийский сурок и сурок Мензбира (*M. menzbieri* Kaschk.), а камчатский сурок (*M. camtschatica* Pall.) связывает «группу *marmota*» с «группой *bobac*». В фауне сурков Сев. Америки «палеарктический облик» имеет только сурок северо-западной Аляски (хребет Барроу), который, по-видимому, должен быть признан не подвидом *M. caligata*, а отдельным видом (Rausch, 1953; подробнее на стр. 432). Виды «группы *bobac*», самостоятельность которых не признается многими териологами, дифференцированы слабее, чем, например, виды сусликов подрода *Colobotis*, хотя и отличаются достаточно устойчивой совокупностью признаков, обычно используемых систематиками, в том числе и строением *os penis*. Как и в пределах рода *Citellus*, равнинные формы ряда *bobac*—*baibacina*—*sibirica*, а также тарбаган и камчатский сурок могут (точнее могли при прежнем более сплошном распространении) образовывать узкие гибридные зоны перехода. Кроме того, плейстоценовые формы обнаруживают черты так называемых обобщенных форм, свидетельствуя о недавнем расхождении современных видов, не закончившемся еще и сейчас.

1. *Marmota himalayana* Hodgson (1841) — Гималайский сурок (табл. 10, 11).

**Характеристика.** Крупный сурок с длиной тела до 560 мм, хвоста до 191 мм (в среднем около 34% длины тела).<sup>1</sup> мех короткий, как у байбака, но сравнительно жесткий (грубее ость). По окраске также близок к байбаку, в том числе и по основной светлой, песчано-желтой окраске верха, не сильно испещренной черными окончаниями остевых волос. Нижняя поверхность лишь едва темнее и рыжее верха. Порыжение чаще развито в ее заднем отделе, на задней и внутренней поверхностях конечностей, в околоанальной области и на нижней поверхности хвоста. Черная окраска верха головы развита не сильнее, чем у *M. bobac* Müll., не спускается ниже линии ноздря—верхний край глаза—переднее основание уха; лишь под глазом, особенно у более темноокрашенных особей, имеется «островок» черного меха. У зверьков в зимнем меху, как и у светлоокрашенных, черная окраска на голове может быть сильно редуцированной, сохраняясь лишь на переносье, в виде полос над глазами и упомянутых пятен под ними. Пространство между носом и передним углом глаза, а также между задним углом глаза и передним основанием уха, равно как и волосы уха, — рыжие. У темноокрашенных особей, а также у хромистов, здесь нередко образуется как бы прерванная гла-

<sup>1</sup> По данным промеров Н. М. Пржевальского, взятых на тушках; судя по размерам черепа тех же особей, приведенные максимальные величины явно меньше наибольших.

## Промеры и индексы нижней челюсти современных и ископаемых сурков

Промеры и индексы	М. b. bobac L. Правобережное Поволжье, современный	М. b. palaeorossica subsp. nov. Южный Урал, поздний плейстоцен	М. b. conf. palaeorossica subsp. nov. Южная Украина, поздний плейстоцен
Альвеолярная длина зубного ряда (абс.) . . . . .	п 20 19.0—21.5—23.8	п 12 22.2—23.3—25.5	п 5 21.7—22.3—23.5
Индексы			
Длина R <sub>4</sub> по коронке . . . . .	20 20.0—22.8—25.1	7 23.1—23.9—24.9	3 23.8, 23.9, 25.2
Отношение задней коронарной ширины R <sub>4</sub> к его длине . . . . .	20 94.3—102.6—118.8	7 96.4—104.0—116.6	4 100.0, 101.0, 102.9, 104.5
Отношение задней коронарной ширины R <sub>4</sub> к передней . . . . .	20 113.6—121.2—131.0	7 113.1—118.1—121.5	4 117.8, 119.4, 120.0, 124.8
Отношение коронарной длины M <sub>1</sub> к его ши- рине . . . . .	20 87.5—92.4—102.1	8 78.3—84.4—90.8	4 79.9, 85.9, 88.3, 91.2
То же для M <sub>2</sub> . . . . .	20 75.8—83.4—91.0	10 76.6—80.6—85.3	7 71.4—79.4—87.3
Длина M <sub>3</sub> по коронке . . . . .	20 21.6—25.8—28.0	7 23.2—25.3—26.9	7 23.8—25.2—27.2
Отношение ширины реза к его передне-зад- нему поперечнику . . . . .	20 60.4—71.1—87.5	10 54.3—69.3—77.4	4 60.6, 66.2, 70.5, 75.9
Длина диастемы . . . . .	20 62.8—69.8—83.0	9 62.7—69.4—78.3	3 59.6, 59.8, 60.0
Высота резающего отдела на уровне подборо- дочного отверстия . . . . .	20 41.2—48.9—53.8	9 49.7—52.3—56.0	3 44.7, 43.2, 48.2
Наименьшее расстояние между подбородоч- ным отверстием и краем задней вырезки че- люсти . . . . .	20 185.4—202.6—224.4	4 200.1, 201.5, 206.1, 206.5	— —
То же до края массивной площадки . . . . .	20 42.0—48.4—54.4	11 39.7—46.1—50.4	3 39.6, 42.6, 43.4
Длина соленовного отростка . . . . .	20 53.5—60.5—71.0	4 56.3, 58.6, 64.3, 67.6	— —
Отношение ширины основания соленовного отростка к его длине . . . . .	20 90.7—101.4—120.3	3 88.5, 96.2, 101.2	— —
Ширина основания венечного отростка . . . . .	20 28.8—34.4—40.9	6 31.8—36.7—40.5	— —
Ширина основания углового отдела . . . . .	20 57.5—60.1—77.4	2 72.9, 85.6	— —

Таблица 10 (продолжение)

Промеры и индексы	M. bobac subsp.? (foss.) Южн. Белоруссия, Сев. Украина, южный плейстоцен		M. bobac subsp.? (foss.) западная часть Большого Кавказа, конец среднего-поздний плейстоцен		M. himalayana Hodgs. Центральная Азия, современный	
	n		n		n	
Альвеолярная длина зубного ряда (абс.) . . . . .	4	22.1, 22.6, 23.0, 23.3	7	20.5—22.8—23.8	10	23.6—24.0—24.3
Индексы						
Длина P <sub>4</sub> по коронке . . . . .	3	21.7, 21.7, 21.5	1	26.7	10	23.7—24.8—25.8
Отношение задней коронарной ширины P <sub>4</sub> к его длине . . . . .	2	105.3, 111.0	2	93.7, 95.4	10	95.3—100.8—105.1
Отношение задней коронарной ширины P <sub>4</sub> к передней . . . . .	2	115.5, 117.8	2	108.8, 112.0	10	115.1—120.6—132.5
Отношение коронарной длины M <sub>1</sub> к его ширине . . . . .	4	83.3, 85.2, 85.9, 86.0	1	95.7	10	72.4—84.4—90.0
То же для M <sub>2</sub> . . . . .	3	81.4, 82.3, 86.1	4	80.3, 81.2, 81.8, 88.8	10	69.7—80.3—86.1
Длина M <sub>3</sub> по коронке . . . . .	2	25.4, 26.5	2	22.2, 26.2	10	25.2—26.5—30.0
Отношение ширины реза к его передне-заднему поперечнику . . . . .	4	67.7, 68.6, 69.5, 70.3	7	60.3—70.8—78.3	10	63.4—68.8—75.3
Длина диастанты . . . . .	4	44.8, 45.9, 46.2, 48.5	5	63.2—69.9—80.6	10	62.3—69.3—75.0
Высота резового отдела на уровне подбородочного отверстия . . . . .	4	39.9, 42.4, 46.7, 49.3	5	47.9—54.5—59.6	10	45.3—51.6—56.3
Наименьшее расстояние между подбородочным отверстием и краем задней вырезки челюсти . . . . .	1	198.9	3	202.2, 202.8, 204.5	10	186.5—204.4—215.0
То же до края массивной площадки . . . . .	4	39.9, 42.4, 46.7, 49.3	5	45.1—48.6—53.3	10	42.4—46.3—49.5
Длина сочленовного отростка . . . . .	1	54.9	4	57.2, 58.4, 60.0, 66.4	10	53.9—60.1—69.1
Отношение ширины основания сочленовного отростка к его длине . . . . .	1	103.8	4	96.5, 99.5, 99.5, 99.3	10	87.2—88.0—109.5
Ширина основания венечного отростка . . . . .	2	35.4, 38.6	4	35.8, 36.8, 38.6, 46.3	10	30.0—37.0—41.8
Ширина основания углового отдела . . . . .	—	—	3	82.3, 84.7, 97.0	10	67.3—76.7—84.8

зом ржавая полоса между носом и ухом. Щеки и область основания вибрисс светлые. Вокруг рта часто довольно широкая белая оторочка. Хвост сверху темный в его конечной трети или половине.

Кондилобазальная длина черепа — 96.2—103.1—113.2 мм, длина верхних коренных — 23.8—24.9—25.6 мм, нижних 23.6—24.0—27.3 мм. Осевой череп, несмотря на крупные размеры, менее массивен, чем у байбака, и по общей форме и пропорциям, в частности, по характеру расхождения и ширине расстановки скуловых дуг в их заднем отделе и высоте черепа ближе к таковому у *M. baibacina* Kastsch. Лоб из-за сильно выступающих в направлении назад носовых костей укорочен (сходство с *M. sibirica* Radde), но относительно широкий, хотя и несколько уже, чем у байбака и алтайского сурка. Заглазничные бугры небольшие, приплюснутые, при взгляде на череп сверху малозаметные. Вздутие в передне-верхнем углу глазницы развито не сильнее, чем у *M. baibacina*. Как и у этого вида, надглазничные отростки сравнительно слабо приподняты, а их концы слабо опущены книзу. Строение костей, образующих передне-нижнюю часть стенки орбиты, ближе всего к таковому у *M. b. schagenensis* Vaj., но верхний край орбитальных выростов верхнечелюстных костей почти всегда на одном уровне с верхним краем слезных, а передний край первых лишь в редких случаях не образует в его верхнем отделе шов с задним краем lacrymale. Концы параокципитальных отростков приблизительно на уровне нижнего края слуховых барабанов или ниже него, базиокципитальные умеренно развитые, мастоидные — массивные, как у *M. bobac*, несколько уплощенные сзади. Слуховые барабаны мелкие, меньше, чем у других видов «группы *bobac*», но по пропорциям ближе к таковым у *M. baibacina*. Носовые кости на всем их протяжении сравнительно сильно суживаются в направлении назад, нередко сильнее в их задней трети, чем в переднем отделе; в то же время в основании их передней трети бывает выражен небольшой перехват. Нижняя челюсть с относительно коротким (как у *M. bobac*), но высоким (ближе к *M. baibacina*) резцовым отделом, широким в основании венечным отростком и угловым отделом, коротким (как у *M. bobac*), но узким в основании (ширина в среднем меньше длины) сочленовным отростком. Этот последний сильно отклонен внутрь от плоскости венечного (сходство с *M. baibacina*).

Верхние коренные менее укорочены в передне-заднем направлении, чем у байбака и серого сурка (ближе к *M. sibirica*), нижние — более укорочены (как у *M. b. paleorossica* subsp. nov.).  $P^4$  относительно длинный, ближе к таковому у той же ископаемой формы, со сравнительно крупной площадкой парастилия; метакозюль на нем обособлен несколько сильнее, чем у *M. bobac* и *M. baibacina*; на  $M^1$ — $M^2$  как и у этих видов слабо развит.  $M^3$  относительно длинный, может быть в среднем даже несколько длиннее, чем у байбака.  $P_4$  несколько длиннее, чем у современных *M. bobac* (как у его ископаемых форм и *M. baibacina*), но тех же пропорций. Передний промежуточный бугор его крупный, не мельче, чем у *M. baibacina*; задних корней в большинстве случаев два, внутренний часто короче наружного, но лишь в редких случаях срастается с ним в его верхнем отделе. Еще реже имеется один корень. Резцы сравнительно слабые, особенно верхние; на передней поверхности последних продольная бороздчатость выражена сильнее, чем у других евразийских видов (кроме *M. marmota*). Альвеолярная часть нижних резцов мало сдвинута медиально, отчего нижний край челюсти сравнительно узкий.

**Распространение.** Высокогорные луго-степи, степи и пустыни Центральной Азии, от западного Куньлуня (район Керии) до восточного Нан-

шаня и хребтов северо-восточной Сычуани и Юньнани (?); к югу — во всем Тибетском нагорье и в Гималаях. Западная и юго-восточная границы неясны.

**История и систематическое положение.** Остатки сурков из синантроповой пещеры Чоукоудянь вблизи Пекина, известные из местонахождений 1, 7 и 18, т. е. со средне-(?) до позднечетвертичного времени, описывались как принадлежащие *M. robusta* M.-Edw., т. е. *M. himalayana robusta* M.-Edw. в нашем понимании (Young, 1937; Teilhard, 1940). Кроме того, второй из этих авторов упоминает о переднем отделе осевого черепа сурка из нижнечетвертичных (reddish clays) отложений провинции Шаньси. Все это остатки заметно мельче, чем у восточной формы современного *M. himalayana* (длина нижних коренных — 17, 19, 20 мм), что и отмечается упомянутыми авторами. Кроме того, у одной из нижнечелюстных ветвей прорезающийся  $P_4$  лишен переднего промежуточного бугорка, а у черепа, описанного Яном (Young, 1937), как принадлежащего особому виду *M. complicidentis* Young, этот зуб имеет явно уродливое строение: у него как бы двойной гипоконид, причем оба бугра поддерживаются самостоятельными корнями. Возможно (судя по фотографиям и промерам), что ископаемый китайский сурок, помимо небольших размеров, характеризовался также относительно короткой диастемой и несколько укороченными в передне-заднем направлении нижними коренными. Так или иначе остатки ископаемых китайских сурков нуждаются в новой проработке, и историю *M. himalayana* следует пока считать лишенной расшифрованной палеонтологической документации.

Следует указать, что и современный вид остается наименее изученным из всех палеарктических сурков. Из русских авторов его систематического положения касались лишь Е. Бихнер (1888) и спустя почти пятьдесят лет Н. А. Бобринский (1937), который, в частности, проработал все сборы из Центральной Азии, поступившие в ЗИН АН СССР после последней экспедиции Н. М. Пржевальского (общее количество материала — до 30 шкур и более полутора десятков черепов взрослых особей). В новейших работах иностранных авторов *M. himalayana* признается либо отдельным видом из «группы *bobac*» (Ellerman, 1940), либо считается подвидом байбака (Ellerman et Morrison-Scott, 1951). По нашим представлениям, это сурок действительно довольно близкий к *M. bobac*, особенно по окраске, но по совокупности признаков дифференцированный не меньше, чем другие виды этой группы. При этом весьма существенно, что многие из особенностей строения черепа у него близки к таковым *M. baibacina* и ископаемых байбаков юга России. Таким образом, вид в целом может быть оценен как примитивная форма из «группы *bobac*», часть из признаков которой сохранилась и у *M. baibacina*. К числу характерных признаков гималайского сурка, помимо крупных размеров, относятся из внешних — красноухость и относительная длиннохвость (сходство с *M. baibacina*), а из черепных — относительно длинный и узкий носовой отдел, длинные, сравнительно быстро суживающиеся в направлении назад носовые кости, мелкие слуховые барабаны, два задних корня  $P_4$ . Из примитивных признаков, сближающих *M. himalayana* с ископаемыми *M. bobac* (за исключением горнокавказских), особенно существенны: тенденция к слиянию переднего и заднего воротничков  $P^3$  на внутреннем крае зуба, относительно длинный  $P_4^4$  (у верхнего длина в среднем более 90% ширины), относительно короткий и высокий резцовый отдел нижней челюсти, широкий в основании венечный отросток и угловой отдел, относительно слабые верхние резцы.

**Географическая изменчивость и подвиды.** Вслед за Н. А. Бобринским (1937) мы принимаем, что вид образует два подвида; характер общего направления географической изменчивости не выяснен.

1. *M. h. himalayana* Hodgson (1841) — черные тона в окраске верха тела, в том числе и верхней поверхности головы, выражены слабо; уши, как и полоса между носом и ухом, тускло-рыжие. Череп сравнительно массивный, с относительно длинными носовыми костями и широким заглазничным сужением (Бихнер, 1888). Распространение: северная и западная части ареала вида.

2. *M. h. robusta* Milne-Edwards (1870) — черные тона в окраске верха тела, в том числе и верхней поверхности головы хорошо выражены; уши и полоса, идущая от носа через глаз к уху, ярко рыжие. Череп менее массивен, чем у типичной формы, с более длинными носовыми костями и более узким заглазничным промежутком. Распространение: южная и юго-восточная части ареала вида.

**Биологические данные.** Имеются лишь отрывочные наблюдения по биологии вида, не позволяющие составить представление о специфических особенностях его образа жизни.

2. *Marmota bobac* Müller (1776) — Степной сурок, или байбак. (Рис. 80—83; табл. 10, 11).

**Характеристика.** Длина тела до 585 мм, хвоста до 145 мм (в среднем около 20% длины туловища). Шерсть сравнительно короткая и мягкая, верхняя поверхность песчано-желтая, с черной или темно-бурой рябью; нижняя — едва темнее и рыжее боков, или окраска их неразличима. Потемнение окраски на верхней поверхности головы развито слабее, чем у большинства других видов, преимущественно в ее переднем отделе, а у светлоокрашенных особей, особенно в весеннем меху, сохраняется лишь в передней части лба и над носом. Щеки светлые в их заднем отделе, а в передней части и под глазом испещрены бурым или черным; область прикрепления вибрисс — светлая, одного цвета с туловищем или рыжее. Ухо светлое, обычно без рыжих тонов. Окаймление губ белое; на подбородке нередко имеется обращенное вершиной назад клиновидное белое пятно. Хвост темнее, а часто и рыжее верха, с темным концом и иногда с черной продольной полоской по верхней поверхности.

Кондилобазальная длина черепа — 84.0—94.9—102.0 мм, длина верхних коренных — 20.4—22.2—24.0 мм, нижних — 21.2—21.7—23.8 мм. Осевой череп сравнительно массивный, широколобый и широкоскульный, по высоте занимает промежуточное положение между черепом серого сурка и тарбагана. Скуловые дуги расходятся в направлении назад сильнее, чем у других видов; заглазничный бугор, вздутие в передне-верхнем углу глазницы и надглазничные вырезки хорошо развиты. Верхние края глазниц приподняты сильнее, чем у других видов, а концы надглазничных отростков — опущены. Слезная кость более вытянута спереди назад, чем у других видов; наибольшая высота ее над слезным отверстием в большинстве случаев меньше (нередко в два и более раза) наименьшего расстояния между слезным и предкрыловым отверстием; оба они небольшие, особенно второе. Задний край слезной кости не менее чем у 80% особей по всей длине соединяется швом с передним краем орбитальных крыльев верхнечелюстных костей. Эти последние крупные, образуют в передней части прямоугольный или широкотреугольный вырост, большей частью заметно возвышающийся над верхним краем слезной кости (рис. 89, 1). Параокципитальные и базикципитальные отростки

укороченные; первые, как правило, не опускаются ниже поверхности слуховых барабанов; мастоидные — короткие и несколько уплощенные в направлении спереди назад. Слуховые барабаны относительно широкие и короткие. Наружные края носовых костей параллельны и лишь в их конечной трети сравнительно слабо расходятся в направлении вперед. Нижняя челюсть с относительно коротким и высоким резцовым отделом, узкими основаниями венечного и сочленовного отростков и углового от-



Рис. 80. Степной сурик, или байбак (*Marmota bobac* Müll.). Фото Н. Д. Митрофанова.

дела, причем оба первые расположены в одной плоскости или сочленовный слегка отклонен внутрь.

Коренные зубы сравнительно сильно укорочены в передне-заднем направлении, нижние слабее верхних,  $P^3$  относительно велик,  $P^4$  со слабо развитой площадкой парастилиа и мало обособленным метаконулем; последнее характерно и для  $M^1-M^2$ .  $M^3$  относительно длинный (длиннее только у *M. himalayana*).  $P_4$  также относительно длинный, с небольшим передним промежуточным бугорком, слабо расставленными передними буграми и крупным гипоконидом; задняя ширина зуба в среднем несколько превышает его длину (примерно на 3—4%) и более чем на  $\frac{1}{5}$  его переднюю ширину. Этот зуб имеет один задний корень с продольным следом срастания, иногда раздвоенный на конце. Резцы как верхние, так и нижние относительно мощные; альвеолярная часть нижних располагается более медиально, чем у близких видов, отчего нижний край челюстных ветвей относительно шире.

**Распространение.** Еще в первой половине XVIII в. был широко распространен в степной зоне, где населял как разнотравные, так и злаковые степи, и в лесостепье до его северных границ (Кириков, 1959), т. е. приблизительно до  $51^\circ$  с. ш. на Украине,  $55^\circ$  с. ш. в Заволжье, до южных частей Челябинской и Тюменской областей, юго-востока Омской и Иртышского левобережья. Менее выясненной оставалась до недавнего времени южная граница на территории европейской части СССР. В частности, только после упомянутой работы С. В. Кирикова стало очевидным, что байбак и в историческое время еще обитал к югу от Маныча, но до сих пор неизвестно, населял ли он территорию между Волгой и Ергенями и когда исчез из предгорного Крыма.

В связи с распашкой степей и усиленным промыслом в границах прежнего ареала уцелели лишь отдельные колонии и группы колоний, в европейской части СССР преимущественно на заповедных участках целинных степей. Байбак сохранился в Воронежской обл. (Каменная

степь), в Луганской (Стрелецкая и Деркульская степи), Донецкой (Провальская степь), Харьковской (Великобурлукский район) и в Кашарском районе Ростовской обл. Обитает в правобережных районах Саратовской обл., на юго-востоке Чувашской АССР (б. Шихирдановский район), на территории Приволжской возвышенности. В Заволжье байбак несколько

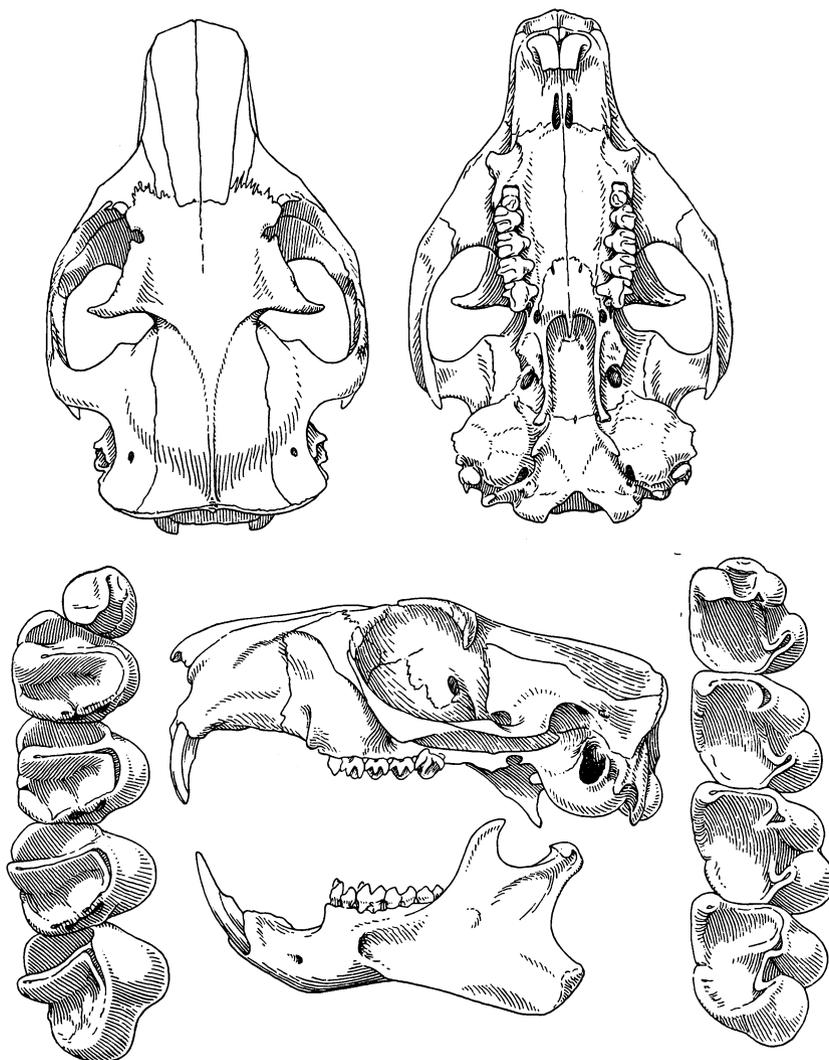


Рис. 81. Череп степного сурка (*Marmota bobac* Müll.),  $\times 0.7$ .

более многочислен; встречается в юго-восточных районах Татарской АССР (наиболее многочислен в районе возвышенности Чатыртау), в южной и юго-восточной Башкирии, Саратовской (Озинский и Перелюбский районы), Уральской, Оренбургской, а также в Челябинской областях. Населяет Северо-Казахстанскую (юго-западная часть) область и северные прииртышские районы Павлодарской. В Казахстане — в Актюбинской, Кустанайской, на северо-востоке Целиноградской и Кокчетавской (местами многочислен в левобережном Приишимье) и на стыке их с Карагандинской обл. — сохранился еще в значительном количестве. Однако

в последние годы в связи с освоением целинных земель численность байбаков сократилась в десятки раз (Бибииков, 1963).

С 1936 г. в степях европейской части СССР делались попытки реаклиматизации байбака (Деркульская и Хомутовская степи и др.), однако большая часть выпусков вне заповедных территорий окончилась неудачей.

**История и систематическое положение.** Ископаемые остатки известны с конца среднего плейстоцена с территории к западу от Уральского хребта, в том числе с Кавказа, из предгорного Крыма и Правобережной Украины. Более древние, позднеплиоценовые — раннеантропогенные остатки известны, но не изучены или описаны недостаточно полно (Підоплічко, 1933; Бурчак-Абрамович, 1934) и, возможно, принадлежат другому виду.

Плейстоценовые сурки европейской территории ареала существовали в весьма разнообразных ландшафтных условиях, входя в состав, с одной стороны, «лемминговых фаун» на территории современного лесостепья и распространяясь на запад, возможно, до центральных районов Северо-Германской низменности, а с другой — входили в состав степных и пустынно-степных фаунистических комплексов южных районов. Вместе с ними они доходили в западном направлении, к северу от гор Центральной Европы до среднего течения Рейна (Wehrli, 1935), а на юге — по крайней мере до Нижне-Дунайской низменности.

Ископаемые европейские *M. bobac* обнаруживают черты сходства, с одной стороны, с современным казахским подвидом — *M. b. schaganensis*, а с другой — с гималайским (*M. himalayana*) и алтайским (*M. baibacina*) сурками. Эта близость послужила даже основанием упомянутому автору для указания в плейстоцене северо-восточной Германии как байбака, так и алтайского сурка.

**Географическая изменчивость и подвиды.** Известно два современных подвида; здесь описывается также два ископаемых.

В. А. Фоканов, обработавший в 1963 г. обширные сборы по байбаку из различных хранилищ Союза, установил, что вопреки имеющимся указаниям (Галкина, 1962а; Громов, 1963), клинальной изменчивости размеров тела (уменьшения по направлению к востоку) в действительности не происходит, хотя отдельные современные популяции, по-видимому, и различаются по этому признаку. В то же время с плейстоцена байбаки из европейской части ареала в целом бесспорно несколько измельчали, причем, по-видимому, особенно быстро во второй половине голоцена. Из абсолютных размеров у современных форм ближе к достоверным оказались лишь различия в кондилобазальной длине черепа, которая у восточного подвида достигает наименьших значений. Не подтвердилось и предположение об изменении в том же направлении относительной длины хвоста. В то же время хорошо выражено изменение в характере окраски, светлеющей по направлению к востоку, так как черные окончания остевых волос оказываются более слабо развитыми. В строении черепа клинальный характер носит изменчивость формы слезной кости, узкой и вытянутой в передне-заднем направлении у западных представителей и близкой к квадратной у восточных

1. *M. b. bobac* Müller (1776) — окраска верха относительно темная, сильно испещренная черными концами остевых волос. Череп сравнительно крупный. Ширина носовых отростков межчелюстных костей в среднем превышает половину ширины соседней носовой на том же уровне. Слезная кость сравнительно узкая и длинная, у части особей не по всей длине соприкасается орбитальными выростами верхнечелюстных костей; эти последние заметно возвышаются над верхним краем слезной.

$P^3$  нередко со слитыми по внутреннему краю зуба передним и задним воротничками. Передние бугры  $P_4$  расставлены относительно широко, верхние резцы мощные. Распространение: европейская часть ареала вида.

2. *M. b. schaganensis* Bashanov (1930) — окраска верха сравнительно светлая, слабо испещренная черными концами остевых волос. Череп более мелкий, чем у типичной формы. Ширина носовых отростков межчелюстных костей составляет в среднем до половины ширины соседней носовой на том же уровне. Слезная кость ближе к квадратной по форме, у большей части особей по всей длине задней стенки соприкасается с орбитальными выростами верхнечелюстных костей, эти последние, если и возвышаются над верхним краем слезной, то незначительно. Передний и задний воротнички  $P^3$  отдельные. Передняя пара бугров  $P_4$  расставлена относительно узко, верхние резцы сравнительно слабые. Распространение: казахстанская часть ареала вида.

3. *M. b. paleoplanicola* I. Gromov subsp. nov. (foss). (рис. 82, табл. 10). Диагноз: лицевой отдел черепа укороченный и относительно узкий;  $P^3$  крупнее, чем у современных форм;  $P^4$ — $M^3$  менее укорочены в передне-заднем направлении; слезная кость короткая, не доходит до предкрылового отверстия на расстояние, превышающее ее высоту над слезным отверстием. Тип: слабо поврежденный осевой череп (без левой скуловой дуги и правой носовой кости) взрослой особи (зубы в начальной стадии стирания), с обеими нижнечелюстными ветвями, правая из которых без сочленовного отростка; № 50984 в колл. ЗИН АН СССР, сборы Г. Леонова, 1959 г. Размеры: кондилобазальная длина — 91.25 мм, высота на уровне надглазничных вырезов — 26.5 мм, полная длина нижней челюсти — 65.6 мм, длина верхних коренных — 23.5 мм, нижних — 22.1 мм. Паратипы: найденные совместно кости скелета не менее четырех особей разного возраста, выделить из которых скелет типового экземпляра не представляется возможным. Длина трубчатых костей: бедренная — 100.0, 90.0, 87.0 мм, большая берцовая — 89.5, 81.5 мм, плечевая — 90.5, 83.5 мм, безымянная — 93.0 мм. Тафономические данные: остатки принадлежат зверькам, погибшим, вероятнее всего, во время спячки в гнездовой камере. Кости окрашены в светлый, коричневато-охристый цвет, ни эмаль, ни дентин не окрашены. Минерализация

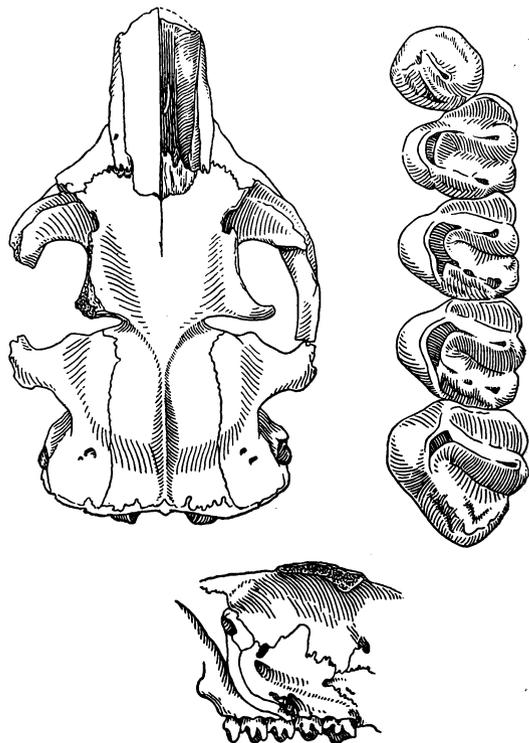


Рис. 82. Череп позднеплейстоценового степного сурка (*Marmota bobac paleoplanicola* I. Grom., subsp. nov.), тип,  $\times 0.8$ . Среднее Придонье, колл. ЗИН АН СССР.

ничтожна, кости очень легкие и «звонкие». Возраст и местонахождение: остатки происходят из суглино-супесей, возраст которых определен авторами находки как дорисский (на этикетке — «старше донского ледника»), в районе ст. Кантемировка (6—8 км к югу вдоль железнодорожного полотна дороги на Ростов-на-Дону). Если учесть, что ископаемая камера должна была быть связана с вышележащей ископаемой почвой, которая могла находиться на 3—4 м выше нее, вероятный возраст остатков следует считать позднплейстоценовым. Характеристика: кроме признаков, указанных в диагнозе, характеризуется: 1) узкими носовыми отростками межчелюстных костей, составляющими около  $1/2$  ширины соседней носовой на том же уровне (сходство с современным казахстанским подвидом); 2) узкощелевидной формой подглазничных отверстий; 3) укороченными слуховыми барабанами с прилегающими к ним массивными мастоидными отростками. В строении нижней челюсти отличия несколько менее отчетливы: сочленовный отросток в среднем, по-видимому, несколько короче, угловой отдел шире в основании (сходство с *M. baibacina*), подбородочное отверстие расположено несколько ближе к коренным, чем у современного байбака. В строении зубов могут быть отмечены: уплощенный передний корень  $P_4$  с продольным желобовидным углублением посередине (признак, чаще встречающийся у современного *M. b. schaganensis*), относительно длинный талон  $M^3$ , а также сравнительно слабые разцы. Систематические замечания: хотя совокупность описываемых различий и их степень не меньше, чем у современных видов сурков «группы *bobac*», недостаток материала и сильная изменчивость признаков, свойственная черепу сурков, не позволяют считать эту форму самостоятельным видом. Так, в частности, вряд ли сохранит в дальнейшем абсолютное значение описанная особенность строения слезной кости, в небольшом числе случаев встречающаяся и у современных *M. bobac*, обитающих к западу от Волги. Скорее строение, характерное для типового экземпляра, на большем материале окажется лишь более обычным, чем у современных байбаков, крайним вариантом такого признака, как отсутствие соприкосновения задней стенки слезной кости с передней стенкой орбитальных выростов верхнечелюстной. Возможно, что как раз оно и было характерно для большинства особей *M. b. paleoplanicola*. У современных сурков такое строение в большей степени свойственно суркам «группы *marmota*». К типичной форме *M. bobac* ископаемый подвид ближе и по сравнительно сильному захождению задних концов носовых костей за концы носовых отростков межчелюстных. Палеоэкологические данные: сопутствующей фауны не найдено. В позднем плейстоцене в верхней части Среднего Дона преобладали лесостепные условия (Громов, 1957а), и даже в период наибольшего похолодания сюда, видимо, не распространялись характерные «холодные» виды «лемминговой фауны».

4. *M. b. paleorossica* I. Gromov subsp. nov. (foss) (табл. 10). Диагноз: несколько крупнее современного *M. b. bobac*, отличается от него в среднем более высокими резцовым отделом и горизонтальной ветвью нижней челюсти, менее полным срастанием задних корней  $P_4$  у части особей, а также относительно более короткими  $M_2$ — $M_3$ . Тип: правая нижнечелюстная ветвь взрослого животного (зубы в начальной стадии стирания) без углового отдела вечноного отростка; № 21066 (23), колл. ЗИН АН СССР, С. Н. Бибиков, 1939 г. Размеры: полная длина челюсти — 69.8 мм, длина коренных — 22.8 мм, диастемы — 14.7 мм. Паратипы: 10 нижнечелюстных ветвей и их фрагментов, более 15 трубчатых костей, изолированные резцы. Размеры: длина коренных — 22.2—23.3—

25.5 мм ( $n = 6$ ), длина диастемы — 15.4—16.2—18.1 мм ( $n = 5$ ). Тафономические данные: остатки найдены в пещерах вместе с «кухонными остатками» — костями животных, служившими пищей человеку эпохи позднего палеолита. Однако они скорее всего являются остатками пищи хищных млекопитающих, затащенных в пещеру в то время, когда человек в ней не селился. Окраска костей светлая, желтовато-серая, иногда мраморная, часто с пятнами дендритов солей марганца и железа. Зубы не окрашены или в некоторых пещерах окрашены в голубовато-серый цвет. Возраст и местонахождение: поздний плейстоцен (слон эпохи солютре) низкогорий Южного Урала; пещера Смирновская в бассейне р. Юрюзань. Кроме того, здесь же известны из пещер: Ключевая, Гребневая, Суходольная и Кочкари (С. Бибиков, 1950). К этой форме относится и описанная ранее нижнечелюстная ветвь (Громов, 1957б) из отложений современного прирусского аллювия р. Урал между с. Январцево и Уральском. Характеристика: сколько-нибудь полные остатки осевого черепа неизвестны. Кроме признаков, указанных в диагнозе, характеризуется более сдвинутым назад подбородочным отверстием (сходство с предыдущим подвидом), более широким в основании венечным отростком, несколько более длинным  $P_4$ , задняя ширина которого в среднем менее чем на 20% превышает переднюю (ближе к тому же отношению у *M. sibirica*) и несколько более, чем у современного байбака, превышает длину этого зуба, а также несколько более узкотреугольным в сечении нижним резцом. Сравнительные замечания: отсутствие остатков осевого черепа не позволяет уяснить отношение описываемого подвида к *M. b. paleoplanicola*; препятствует этому и малое число остатков нижней челюсти, известных для этой формы. В дальнейшем необходимо сравнение описываемых остатков с черепами современных байбаков из Заволжья и Приуралья.

К южноуральским *M. b. paleorossica* близки позднеплейстоценовые сурки южной Украины (Владимировка, Кировоградская обл., поздний палеолит), откуда известны также только нижнечелюстные ветви (колл. Института зоологии АН УССР; А. П. Черныш, 1949 г.). Однако равнинный байбак несколько мельче южноуральского, а строение  $P_4$  и его пропорции не отличимы у него от таковых у современного байбака. В то же время у украинского сурка укороченная диастема и относительно тонкий резцовый отдел челюсти, что отличает его как от южноуральской плейстоценовой формы, так и от современного *M. b. bobac*.

Более обособленное положение занимают горный сурок западной части Главного Кавказского хребта (конец среднего—начало позднего плейстоцена) и сурок из состава «лемминговых фаун» (поздний плейстоцен, вюрм) из западных районов центральной части европейской России. Можно считать вероятным, что оба они с получением дополнительных материалов будут признаны самостоятельными видами. Относительно кавказских сурков такое предположение уже высказано Л. А. Алексеевой и М. Г. Ломизе (1960). Предварительная характеристика обоих этих сурков, которых мы пока обозначаем как *M. b. aff. paleorossica*, следующая.

1) Горный западнокавказский сурок. Известен по остаткам черепа (почти все без коренных зубов) и костей посткраниального скелета не менее чем 10 особей, захороненных в карстовом колодце хребта Азиштау, на восточной окраине Лагонакского плато (верховья р. Курджилис) на северном склоне западной части Главного Хребта (колл. Геологического института АН СССР, Л. И. Алексеева, 1957 г.); подробнее об условиях находки на стр. 253 и в упомянутой выше статье двух авторов. Характеризуется несколько более коротким, чем у байбака, лбом, относи-

тельно широким в области надглазничных вырезков: индекс превышает наибольшие значения этой величины у всех современных сурков, за исключением наиболее широколобого длиннохвостого сурка (*M. caudata* Geoffr.). Слуховые барабаны укорочены (сходство с *M. sibirica* Radde и *M. b. paleoplanicola* subsp. nov.). Венечный отросток широкий в основании, слабо и постепенно суживающийся к вершине; в более слабой степени эти особенности свойственны также типичным *M. b. paleorossica*. Особенности строения резцового отдела нижней челюсти, относительная высота *ps. dentale* и пропорции сочленовного отростка как у южноуральских представителей этого подвида или соответствующие отличия от *M. bobac* еще более отчетливы.  $P^3$ , судя по относительной величине его альвеолы, несколько крупнее, чем у *M. bobac*, но, по-видимому, мельче, чем у *M. p. paleoplanicola*.  $P^4$  относительно длиннее, как и у других ископаемых *bobac*.  $P_4$  (известен единственный зуб с сильно стертой жевательной поверхностью) относительно крупный — индекс его наибольшей длины лежит за пределами максимальных значений этой величины у современных сурков «группы *bobac*», с большим передним промежуточным бугорком (не мельче, чем у *M. baibacina*) и широко расставленной передней парой бугров (отношение задней ширины зуба к передней — за пределами наименьших значений его у байбака и *M. himalayana*, ближе к таковому у *M. sibirica*); задний корень один.

Родственные связи западнокавказского горного сурка второй половины плейстоцена требуют дальнейшего выяснения; в настоящее время нет оснований считать его родственным альпийскому (*M. marmota* L.), алтайскому (*M. baibacina* Kastsch.) или длиннохвостому (*M. caudata* Geoffr.) суркам. Скорее, как и в случае с совместно найденным сусликом, описанным выше (стр. 253) в качестве подвида горного кавказского *S. musicus* Ménetr., мы имеем здесь дело с примитивным сурком из «группы *bobac*», причем по некоторым признакам (например, пропорциям заднекоренных) более близким к современным, чем к известным ископаемым формам.

Неопределенным представляется в настоящее время систематическое положение более древних сурков Кавказа. Остатки их известны на перешейке с начала плейстоцена, преимущественно в его западной части, на восток почти до широты Тбилиси (Верещагин, Гептнер, Строганова, 1959). Однако характер их таков, что видовая принадлежность не может быть установлена. Немного добавляют к нашим знаниям в этом отношении и данные, сообщаемые А. К. Векуа (1959), о нахождении костей особого вида нижнечетвертичного сурка в восточной Грузии (Ахалкалаки), названного им *M. longipes* Ves., «характеризующимся необычным для сурков относительным удлинением задних конечностей» (стр. 409). Такая характеристика не может, разумеется, удовлетворять требованиям, предъявляемым к описанию нового вида.

Соображения упомянутых трех авторов о возможном влиянии чумных эпизоотий на вымирание сурка в кавказском высокогорье в сравнительно недавнее время интересны, но лишены оснований, как и фантастическое предположение о возможном переживании этих зверей на Западном Кавказе до нашего времени.

2) Сурок «лемминговых фаун» северо-западной Украины и прилегающих районов Белоруссии по остаткам из местонахождения у Новгорода-Северского, а также с позднелепелитической стоянки (время мадленской культуры) Юдиново в Белоруссии. Остатки черепа и посткраниального скелета из Новгорода-Северского принадлежат не менее чем четырем особям (колл. Института зоологии АН УССР), однако лишь неболь-

шая их часть пригодна для сравнительной морфометрической обработки. Кроме того, в этом местонахождении всегда следует считаться с вероятной геологической разновозрастностью остатков, происходящих с поверхности бучакского песчаника (более древние) и из нижних слоев лёссовой толщи. Кости из Юдиново представлены остатками черепа одной особи и немногими изолированными зубами (колл. ЗИН АН СССР). На основании этих остатков сурок так называемых перигляциальных степеней времени последнего оледенения может быть характеризован как сравнительно крупный зверек (не мельче других ископаемых форм), с сравнительно широким (как у современного казахского подвида) лбом, относительно мелким  $P^3$  с воротничком, охватывающим  $\frac{3}{4}$  окружности зуба (отсутствует только на наружной стороне), — строение, свойственное приблизительно половине особей современных *M. b. bobac*, обитающих в правобережном Поволжье, относительно длинным  $P^4$ , вероятно, в среднем более длинным, чем у *M. b. paleoplanicola*, в среднем более мелким  $P_4$ , сохраняющим, как и  $M_1$ — $M_3$ , пропорции, свойственные *M. b. paleorossica*. Относительная длина нижней диастемы — та же, что и у этого подвида, а высота резцового отдела ближе к таковой у южноукраинских позднелейстоценовых сурков.

**Палеоэкологические данные.** Позднелейстоценовый сурок южноуральского среднегорья жил в составе смешанной лесостепной фауны (Бибиков, 1950). Наряду с песком и зайцем-беляком (*Lepus timidus* L.), а также белой и тундряной куропатками здесь найдены кости большого тушканчика (*Allactaga jaculus* Pall.), крупного суслика, близкого к *C. superciliosus* Каур, пищухи (*Ochotona* aff. *pusilla* Pall.), белки (*Sciurus vulgaris* L.) и крота (*Talpa europea* L.). Ель, по данным палеоботаников, являлась преобладающей древесной породой.

Данные о сопутствующей фауне в местонахождениях остатков горнокавказского и новгородсеверского сурков приведены выше, соответственно на стр. 253 и 232.

**Местообитания и численность.** Байбак — обитатель злаково-разнотравных, дерновинно-злаковых и сухих злаково-полынных степей. Приуроченность поселений к степным водоразделам и местам с холмистым рельефом отмечалась и раньше (Эверсманн, 1850; Симашко, 1851; Огнев, 1947).

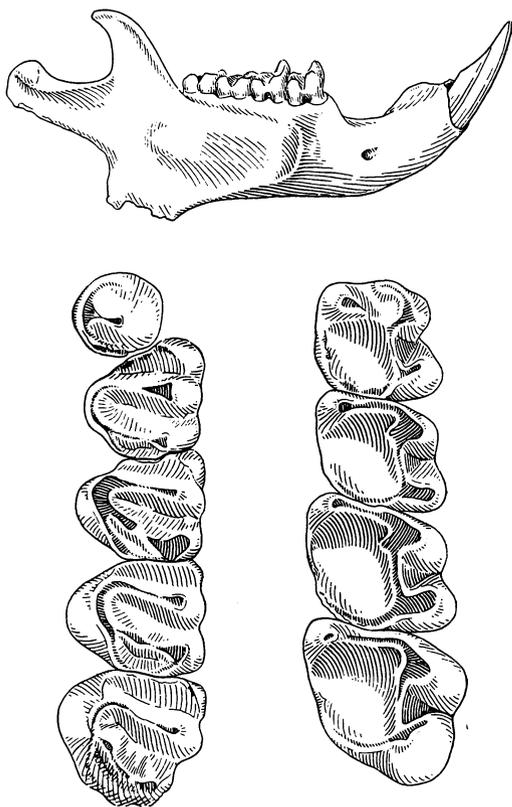


Рис. 83. Нижняя челюсть и зубные ряды позднелейстоценового сурка из Новгорода-Северского (*Marmota bobac* aff. *paleorossica* I. Grom., subsp. nov.),  $\times 1.3$ , колл. Инст. зоологии АН УССР.

а в настоящее время она выражена особенно отчетливо, так как именно в таких местах сохранялись не тронутые распашкой земли. Степной сурок встречается теперь в основном на так называемых неудобных землях — склонах оврагов, балках по водоразделам или среди заповедной степи, как например на юге Воронежской обл. и на востоке Украины. В некоторых районах Татарской АССР В. А. Попов (1960) находил сурков в необычных для них местах — по опушке лиственного леса и даже в березовом редколесье, куда они были оттеснены из более подходящих стадий, занятых выгонами и пашней. В аналогичных биотопах иногда встречаются колонии сурков и в Оренбургской обл. (Райский, 1951).

На юге ареала в Казахстане распространение ограничивается преимущественно краткостью периода вегетации растений в связи с ранним выгоранием трав (Ходашова, 1953). В ряде мест Кокчетавской обл. сурки не селятся из-за небольшой толщины слоя мелкозема, в котором они могли бы устраивать норы. Кое-где в этой области нет следов и прежнего обитания сурков, хотя кормовые условия вполне благоприятны (И. И. Стогов, личное сообщение).

Условия абсолютно заповедной разнотравной степи не благоприятны для сурков (Барабаш-Никифоров и Александров, 1953). Отсутствие выпаса приводит к позднему началу вегетации из-за обилия отмерших растений, обеднению их видового состава и в итоге к весенней бескормице (Абеленцев, Самош, Модин, 1961). Умеренный выпас, наоборот, способствует удалению ветоши, хорошему развитию однолетников и луковичных эфемероидов, что обеспечивает сурков кормом весной, улучшает возможность обзора и облегчает передвижение.

Наиболее характерен для байбака сплошной (степной) тип поселений, что соответствует широкому распространению его в прошлом в зональных степях Европы и Казахстана. В более выравненных местах последнего еще совсем недавно почти непрерывные поселения сурков занимали десятки тысяч квадратных километров (Ходашова, 1953). Сейчас от них сохранились лишь небольшие островки, так как целинные массивы степей почти сплошь распаханы. В южных частях Актюбинских степей и Целинного края на участках мелкосопочного рельефа поселения разрознены и занимают обычно небольшую площадь. В местах с холмистым и пересеченным рельефом (у водоразделов и на возвышенностях) и прежде распространение сурка характеризовалось неравномерностью; здесь был широко представлен балочный тип поселения.

Запасы байбака в европейской части СССР ничтожны. По ориентировочным подсчетам общая его численность в Воронежской обл. и на Украине не превышает нескольких тысяч зверьков. По Саратовскому правобережью Волги (район Вольска) более чем в 30 разобщенных поселениях зверьков их, видимо, не больше нескольких тысяч (Семихатова, 1963), а в Татарской АССР общие запасы лишь немного превышают одну тысячу. Очевидно, только сотнями исчисляется число сурков на севере Уральской обл. и сопредельных местах Саратовской и Челябинской областей. О запасах этого вида на севере Казахстана отсутствуют даже примерные данные. Численность животных в десятки раз сократилась здесь на огромных пространствах. В местах сплошной распашки целинной степи сурков практически не стало. Нет сомнения, что данные И. Г. Шубина (1961) о наличии здесь около 4.5 млн сурков сильно преувеличены. Однако размеры заготовки шкурки, достигшие по равнинному Казахстану в последние годы 50—70 тыс. штук, свидетельствуют о том, что общие запасы степного сурка в степях Казахстана, видимо, пока еще не меньше 0.5 млн голов.

**Норы.** Норам байбака по сравнению с другими видами сурков свойственны особенно большие сурчины,<sup>1</sup> нередко достигающие 20—25 м в поперечнике и более полуметра (иногда даже до 1.0 м) высоты, а среди заповедной степи, где травостой особенно высок, даже до 1.5 м (Барабаш-Никифоров и Александров, 1953). В связи с большой площадью старые, сглаженные столетиями сурчины кажутся уплощенными, и края их можно установить только по характеру растительности. Вблизи входных отверстий обычно имеются свежие выбросы.

Возвышаясь над окружающей степью и имея иной состав грунта в результате выноса на поверхность более засоленных почвенных горизонтов, сурчина представляет несколько иные условия для развития растительности. Видовой состав и сроки вегетации растений, как и на сусликовых у многих видов сусликов, значительно отличаются от таковых соседних мест, что давно привлекало внимание исследователей. Продукты жизнедеятельности сурков увеличивают количество органических веществ на сурчинах, что влечет за собой более длительную вегетацию растений, появление ряда форм членистоногих — копрофагов и связанных с ними жуков-хищников. Все это обогащает животный и растительный мир сурчин, а одновременно и окружающую степь, так как они иногда занимают до 5 и даже 10% площади поверхности степи. Чаще всего на сурчинах поселяются различные сорняки и виды-галофиллы. Здесь встречаются гулявники, белена, жминда (Каменная степь), щетинник зеленый, шандра ранняя, кохия, кермек, дереза, австрийская полынь, бобовник (Стрелецкая степь), марь, чертополох, коровяк, тимьян и др. (Татария), ковыль сарептский, поповник тысячелистниковый, кохия простертая, петросимония Литвинова, полынь морская (Кустанайские степи), ломкоколосник, черная полынь, вострец, местами тырсик (южная часть Акмолинской степи).

А. Ф. Каменский (1949) обратил внимание на то, что энтомофауна сурчин образована более южными полупустынными формами, и объяснил это явление условиями микроклимата. Обстоятельный анализ влияния роющей деятельности грызунов и, в частности, сурков на ландшафт зональной степи недавно дал В. В. Кучерук (1960).

По аналогии с данными С. Н. Варшавского (1960) для малого суслика Ю. А. Дубровский (1962б) на примере Актюбинских степей показал, что размеры сурчин степного сурка отличаются в разных частях ареала и характеризуют возраст их поселений. Наличие более крупных сурчин в Кустанайско-Акмолинской части ареала, захватывающей, кроме того, север Тургайского плато и равнины верхнего Ишима, дает этому автору основание сделать вывод о сравнительно позднем заселении соседних территорий — водоразделов между Уралом и Илеком и между верховьями Тобола и Иргиза.

Следует отметить связь размеров сурчин с ландшафтом их местообитаний, отлично прослеживающуюся в горных условиях и несомненно существующую также в ландшафтах зональных степей.

---

<sup>1</sup> Сурчиной называется задернованный земляной выброс около норы. За последнее десятилетие с легкой руки сибирских териологов неоправданно широкое распространение и применение получил термин «бутан». Им пользуются для обозначения сурчины у норы, самой норы вместе с сурчиной и даже группы гнездовых и защитных нор на участке семьи. Столь широкое толкование слова «бутан» вносит разноречивую в зоологическую терминологию. Целесообразно сохранить за термином «бутан» его первоначальный смысл, обозначая им гнездовую нору сурка вместе с сурчиной.

Для байбака, более чем для других сурков, характерно наличие постоянной гнездовой норы, располагающейся на наиболее крупной и старой сурчине. В ряде случаев другие норы с сурчинами служат лишь в качестве защитных, так как летнее расселение зверьков происходит далеко не всегда. Число гнездовых нор на участке обитания семьи обычно больше одной. На каждую гнездовую нору приходится 4—10 и до 30 защитных нор (Губарь и Дукельская, 1935).

На сурчине располагаются входы в нору. Число лазов сильно отличается в разных районах. В сухих степях, как например на юге степной зоны Казахстана, на сурчине обычно одно и реже два входных отверстия (Зими́на, 1953; Дубровский, 1962б). На севере и западе ареала, в Волжско-Камском крае и на Украине, число лазов 3—4 и иногда достигает 7 (Теплов, Тихвинский, 1932; Губарь и Дукельская, 1935; Попов, 1960). Увеличение числа входов обуславливается возрастанием влажности в норах и необходимостью улучшения вентиляции. В небольших углублениях на сурчине устраиваются «уборные»; со второй половины лета свежие экскременты на поверхности не появляются и «уборными», по данным В. И. Тихвинского (1934), служат слепые отнорки в глубине норы. Наблюдательная площадка, которая используется также как место отдыха взрослых и игры молодых, расположена обычно на свежем выбросе у основного лаза. Растительность здесь сильно вытоптана. Гнездовые норы и часть защитных соединены тропинками, которые хорошо обозначают участки обитания отдельных семей.

Длина ходов нередко достигает 15—20 м, поперечник их в устьевой части 25—30 см, в глубине 15—20 см. Гнездовых камер обычно больше одной; размеры их 50 × 100 см, причем высота поверхностно расположенных камер меньше, чем более глубоких. Глубина нор достигает 2.5—3.0 м, а по А. А. Силантьеву (1898), даже двух сажен. Наиболее глубоко находится зимняя камера. Количество гнездовой подстилки в норах байбака неизвестно. В некоторых камерах она почти отсутствует. Свежая подстилка, состоящая в основном из бесплодных побегов типчака, стеблей пырея и птичьей гречишки, была при раскопке обнаружена только в одной камере из трех (Губарь и Дукельская, 1935).

Длина земляной пробки, устраиваемой в зимних норах, достигает 1.5 м и более. Она состоит из окружающего грунта и случайно попадающих в него растительных остатков (ветоши, перегнившей трухи старой гнездовой подстилки) и помета. Как и у других видов, ни о каком специальном «перемешивании» указанных составных частей при закупорке норы не может быть и речи. Так, например, экскременты или растительная труха встречаются в составе «пробки» не всегда и только в ее некоторых частях, а именно там, где зверьки использовали для забивки хода содержимое слепых отнорков — «уборных». Некоторые «пробки» сложены из хорошо скатанных комочков-катышей, диаметром до 6—7 см.

Такие комочки грунта, иногда имеющие в середине небольшие камешки, часто образуются у входа в нору при расчистке его зверьками после дождя. По сообщению В. Б. Чекалина, аналогичные катыши используются для устройства «пробок» гималайским сурком в Наньшане. По данным М. И. Исмагилова (1961а), степной сурок делает шарики в глубинных ходах, выбрасывает их на поверхность во все сезоны года, а перед спячкой использует для пробкования норы. Пористые по своей структуре катыши, к тому же не абсолютно плотно прилегающие друг к другу, обеспечивают частичную вентиляцию норы через «пробку» и позволяют зверькам сравнительно легко ее раскопать после весеннего пробуждения.

Земляные «пробки» в зимних норах байбака устраиваются изнутри, что хорошо заметно по как бы выдавленному из глубины норы грунту. В некоторых ходах «пробка» не доходит до поверхности земли на 0.9—1.1 м (Зими́на, 1953).

**Питание.** Подробно изучено в разных частях ареала. Список поедаемых растений включает многие десятки видов, растущих в местах обитания сурка.

Для Стрелецкой и Каменной степи в числе излюбленных растений упоминаются: шалфей, клевер, понтийская полынь, люцерна, овсюг, типчак, пырей, птичья гречиха, цикорий, вьюнок, одуванчик. В Казахстане наибольшее значение имеют злаки (типчак, пырей), бобовые (люцерна, клеверы, астрагалы), различные полыни, зонтичные (горчичник русский), лебедовые (кохия), губоцветные (шалфей, зопник). Поздним летом предпочтение отдается лапчатке, морской полыни, поповнику, солнечнокам. Сурки не едят ядовитые или колючие растения: белену, чемерицу, чертополох, мяту, молочай и некоторые другие.

Сезонные различия в пище байбака изучены недостаточно. Во всех случаях предпочитают сочные, растущие в данный период травы, и зверьки тщательно скусывают те или другие их части: стебли, листья или цветы.

При распахке степи вблизи поселений сурков они предпочитают питаться растениями целинной степи и, по мнению большинства зоологов, не приносят существенного вреда посевам, за исключением люцерны. Отмечены факты поедания подсолнуха, гречихи, проса, гороха и особенно озими зерновых. Очутившись в глубине больших распаханных массивов, что, например, недавно произошло во многих районах Казахстана, сурок становится серьезным вредителем не столько из-за поедания всходов зерновых культур, сколько в результате вытаптывания их и засыпания земель при восстановлении нарушенной системы защитных нор. Однако пшеница не может обеспечить кормовые потребности сурка, они мигрируют с посевов и в значительном числе гибнут из-за бескормицы и невозможности накопления необходимых для спячки запасов жира.

Расчеты количества потребляемого сурком корма сильно отличаются у различных исследователей; наибольший вес содержимого желудка достигает в некоторых случаях почти 1.5 кг (Ткаченко, 1961). Разноречивые данные различных авторов о минимальной площади кормовых участков, необходимых для пропитания одного сурка (от 0.016 до 0.7 га — Огнев, 1947; Ткаченко, 1961), основаны на методически неполноценных материалах.

А. А. Ткаченко на небольшом материале из Северного Казахстана установил, что взрослый сурок ко времени залегания может накопить до 1.55 кг подкожного и полостного жира, а сурчонок — до 0.5 кг, что составляет соответственно 25.6 и 14.1% веса тела. Наибольшие запасы жира бывают в конце июля—начале августа, наименьшие — в апреле, примерно через месяц после первого появления из нор.

**Размножение.** На юге европейской части СССР спаривание совпадает примерно со временем первого появления зверьков на поверхности или непосредственно следует за ним (Огнев и Воробьев, 1923; Губарь, Дукельская, 1935, и др.). Такое же заключение о сроках спаривания байбака в Северном Казахстане делает А. А. Ткаченко (1961). На юге Целинного края, как показал И. Г. Шубин (1962), спаривание происходит примерно за 2—3 недели до выхода сурков, а из некоторых нор самки выходят уже после родов. В связи с весьма интересными наблюдениями И. Г. Шубина можно предположить, что раннее спаривание в зимних но-

рах происходит, возможно, и в некоторых других частях ареала байбака, а именно там, где период наземной активности зверьков ограничен климатическими условиями, как например на юге Целиноградской обл. или в Татарии. Именно спариванием в норах до первого выхода на поверхность следует объяснять описанный В. П. Тепловым (1935) факт добычи охотниками ранней весной самок байбака с сформированными эмбрионами. Интересно, что повсюду в местах с суровыми климатическими условиями и продолжительной спячкой (Якутия, степной юг Казахстана) значительная часть периода беременности сурков проходит в зимних норах.

В соответствии с ландшафтными различиями почти на месяц отличаются сроки первого появления на поверхности сурчат, которые уже в начале или середине мая выходят в Каменной и Стрелецкой степи, в конце этого месяца — в Северном Казахстане и только в начале июня — в Татарии. Число детенышей в выводках колеблется от 1 до 8, для большинства мест в среднем 4—5. В течение лета размеры выводков сильно сокращаются, и ко времени залегания число сурчат в семье составляет обычно только 3 (Губарь и Дукельская, 1935). В некоторых семьях молодые погибают полностью (Попов, 1960).

Интенсивность размножения в ряде случаев бывает очень высокой. Так, в Стрелецкой степи выводки зарегистрированы в 44 жилых норах из 50 обследованных. Обитатели нор, в которых не было молодняка, принадлежали к неполовозрелым особям (Губарь и Дукельская, 1935). В обособленных длительное время небольших поселениях байбака, изученных в Татарии и Чувашии, наблюдается низкая степень участия самок в размножении. Так, В. И. Тихвинский (1934) обследовал 31 семью байбака и только в 9 из них обнаружил сурчат. Снижение воспроизводства в подобных случаях обусловлено оттеснением зверьков в неудобные для жизни места прямым воздействием человека, добывающего биологически наиболее активных особей, и длительно сохраняющейся изоляцией мелких поселений, понижающей жизнеспособность популяций из-за частых случаев близкородственного скрещивания.

Случай полного прекращения размножения сурков описан на абсолютно заповедном участке Стрелецкой степи. Изменение растительного покрова, произошедшее при отсутствии выпаса и сенокоса, привело к уменьшению видового разнообразия растений и сокращению общей продолжительности их вегетации, что обусловило недостаток корма ранней весной и осенью. Из-за обилия бурьяна здесь наблюдалось более длительное сохранение весной снега, что приводило к более продолжительной спячке сурков, и упитанность их стала низкой (Абеленцев, Самош, Модин, 1961). Сравнительно небольшое участие самок в размножении — около 40% — описал А. А. Ткаченко (1961) для Северного Казахстана, когда там проводились работы по распашке целинных степей. Возможно, что в действительности размножалась еще меньшая часть взрослых самок, так как изложенные этим исследователем материалы позволяют думать, что в число взрослых самок им включена некоторая часть еще неполовозрелых зверьков.

Структура популяции байбака по полу и возрасту не подвергалась углубленному изучению. Соотношение полов по различным данным близко 1:1. Среди сурчат и годовиков численно преобладают самки, а в старших возрастных группах самцы (Ткаченко, 1961). Следует, однако, учитывать, что эти данные основаны на материалах вольного вылова наиболее активной части популяции в ограниченные промежутки периода наземной активности.

Возрастная структура популяции изучена слабо. Это же относится к оценке срока наступления половозрелости байбака. Большинство исследователей считает, что она наступает в двухлетнем возрасте. Нам кажется это маловероятным. Скорее всего, большинство зверьков начинает размножаться только после трех зимних спячек, т. е. в те же сроки, что и у серого сурка.

Данные о соотношении семей с различным числом зверьков опубликовал В. А. Попов (1960) для Татарской АССР, где популяция байбака в течение длительного времени находится под сильным воздействием человека и представлена относительно обособленными семьями и их небольшими группами:

Число зверьков в семье	Случаи встречи	В процентах
Одиночные сурки . . . . .	7	26.9
Семья в составе двух . . . . .	5	19.2
» » трех . . . . .	3	11.5
» » четырех . . . . .	2	7.7
» » пяти . . . . .	3	11.5
» » шести . . . . .	4	15.4
» » семи . . . . .	1	3.9
» » восьми . . . . .	1	3.9

Весьма показательно для рассматриваемой популяции небольшое число многочисленных семей.

Темп роста сурчат у байбака, видимо, не одинаков в разных частях ареала. В большинстве мест вес молодых зверьков перед залеганием в спячку равен примерно 1.6 кг. Байбаки в течение первого лета достигают большего размера, чем сурки Мензбира или черношапочные, но значительно уступают по росту и весу серым суркам Тянь-Шаня.

**Образ жизни.** Так же, как и все остальные сурки, байбак зимует семьями в одной норе, куда осенью собирается до 12—15 зверьков. В местах разреженной численности совместно зимует меньшее число особей, а иногда даже одиночки. Следует указать, что в последнем случае часто наблюдается гибель зверьков, видимо, из-за трудности обеспечения необходимого микроклиматического режима «силами» одного животного.

В разных частях ареала в связи с ландшафтными условиями различается общая продолжительность спячки, сроки залегания и весеннего выхода. Наиболее короткая спячка у байбаков в Стрелецкой и Каменной степи (5.5—6 месяцев), более продолжительна она в Саратовских степях и Волжско—Камском крае (7—7.5 месяцев) и, наконец, дольше всего находятся в зимних норах степные сурки на юге Целиноградской обл. — около 8 месяцев. Таким образом, в зональных степях прослеживается та же закономерность соотношения длительности активного периода и спячки в связи с ландшафтом, что и в различных высотных поясах гор.

В одном районе степные сурки в разные годы выходят после спячки и залегают примерно в одинаковые сроки (Огнев и Воробьев, 1923), и значительные различия в этих сроках у отдельных семей отсутствуют. Так, В. И. Тихвинский (1934) наблюдал в течение двух лет за залеганием и пробуждением 6 семей байбаков. Пробкование нор у всех этих семей происходило с 29 VIII по 12 IX, а выход весной наблюдался с 9 по 19 IV, и различие в продолжительности спячки у отдельных семей не

превысило 8 дней. При этом было замечено, что семьи с молодымком залегали и просыпались на несколько дней раньше, чем семьи, состоявшие из взрослых зверьков.

Зверьки залегают раньше в местах, где их постоянно беспокоят, или в результате стихийных бедствий. Последнее для Кустанайских степей описала Р. П. Зимина (1953). В начале июля 1948 г. степной пожар выжег всю растительность. На другой же день, 6 июля, все без исключения жилые норы сурков оказались забитыми земляными пробками. В последующие дни сурки больше не появлялись. Отсутствие корма, — пишет Р. П. Зимина, — послужило в данном случае толчком к залеганию этих зверьков, а достаточная к этому времени степень упитанности дала возможность суркам благополучно перенести затянувшийся почти на целый месяц период спячки. Весной 1949 г. выход из нор наблюдался и на выгоревших участках в обычные для этих мест сроки, причем нежилых семейных нор здесь не было отмечено. В других случаях, наоборот, отсутствие воздействия человека и домашнего скота на растительность местообитаний байбака в условиях абсолютно заповедного режима ухудшает условия существования зверьков и приводит к увеличению продолжительности зимнего сна (Абеленцев, Самош, Модин, 1961). Спячка байбаков в районе заповедника «Стрелецкая степь», по наблюдениям за ряд лет, длилась на целинном участке в среднем 202 дня, в то время как в местах выпаса скота — 170 дней.

Сезонные и ландшафтные закономерности ритма наземной активности у байбака не отличаются существенно от таковых у других видов евразийских сурков, но недостаток материала не позволяет описать их с должной подробностью. Уже натуралисты прошлого столетия писали, что весенний выход сурков происходит, когда степь еще покрыта снегом (Эверсманн, 1850). Зверьки мало активны в холодный период весны, но по мере потепления начинают все дольше и дольше находиться вне нор и подвижность их увеличивается.

Весной и летом зверьки наиболее деятельны в утренние часы. Они появляются из нор вскоре после восхода солнца и к 10—11 час. уже заметно снижают свою активность, чаще уходя в норы. Новое ее повышение наблюдается вечером, когда спадет зной. Дневной перерыв активности байбака отсутствует, но на поверхности в жару заметны лишь одиночные особи. В конце лета зажившие зверьки проводят мало времени на поверхности, почти не кормятся и преимущественно лежат на сурчинах.

Дневное понижение активности, судя по косвенным данным, лучше выражено у казахстанских байбаков, чем у европейских. Можно предполагать, что ландшафтные закономерности активности, описанные для горных сурков, существуют и в различных географических популяциях байбака. Активность отдельных зверьков многофазна; каждое животное в течение дня много раз уходит в нору и вновь появляется на поверхности.

Продолжительность пребывания вне нор, как пишут В. В. Губарь и Н. М. Дукельская (1935) и другие исследователи, зависит от метеорологических условий. Тихая и ясная погода обуславливает наивысшую жизнедеятельность сурков, причем в такие дни хорошо выражено полуденное снижение их активности. В пасмурную и ветреную погоду зверьков на поверхности видно меньше и их выход происходит в течение всего дня. При сильных дождях зверьки совсем не выходят из нор, но по окончании затяжных дождей почти все обитатели колонии покидают свои подземные убежища.

В поведении байбака не улавливается сколько-нибудь заметных отличий от близких видов. Поведение при кормежке подробно описали В. В. Губарь и Н. М. Дукельская (1955). Во время жировки байбак ползает по земле, волооча по ней свой живот, причем хвост его резко подергивается сверху вниз. При поедании высоких злаков зверек захватывает пучок передними лапами и, держа его поперек рта, пережевывает, подправляя лапами. Низкие растения сурок скусывает непосредственно с земли. Время от времени зверьки приподнимают голову или становятся «столбиком», внимательно наблюдая за окружающей местностью. Никаких специальных «сторожей» у сурков нет, все зверьки колонии выполняют эту задачу. Поведение при тревоге сходно с таковым у других видов.

Смену нор у байбака наблюдал В. И. Тихвинский (1934). В апреле сурки чистили преимущественно летние норы. Сурок, занятый расчисткой, выгребает землю из глубины норы передними лапами, упираясь в стенки норы задними. В июле сурков часто вновь приходилось видеть за рытьем нор, а в августе, перед залеганием, происходит массовая чистка ходов и выгребание старых гнезд. Перетаскивание свежей подстилки для гнезда происходит иногда на расстояние в несколько десятков метров. Нарвав пучок травы, зверек уплотняет его во рту передними лапами и затем галочком бежит к норе, чтобы через минуту появиться вновь. Иногда это повторяется до 10 раз подряд, но обычно не более 2—3 раз. Гнездо строит то один, то другой сурок, по-видимому, без различия пола и возраста.

Обитатели семейных участков, из которых образуется колония, находятся в более тесной связи друг с другом, чем с зверьками других колоний; в обоих случаях она обеспечивается путем зрительных и звуковых сигналов, воспринимаемых зверьками. Жизнь колонии как составной части поселения у сурков почти не изучена.

Топографическую съемку части колонии байбака в Кустанайской степи пропела Р. П. Зимина (1953), обратившая внимание на расположение жилых нор группами по 2—3, присутствие у гнездовых нор небольшого числа защитных, связанных с ними тропинками и наличие нескольких сурчин без обитателей. Примерно такую же схему расположения нор на участке обитания семьи байбака в Татарии дает В. А. Попов.

Сезонные особенности в использовании нор на семейном участке почти не описаны и четкого представления о том, как часто зверьки выселяются из зимних нор в летние, нет. Складывается впечатление, что на севере ареала смена нор довольно обычна, а на юге, судя по сообщению И. Г. Шубина, сурки часто и летом продолжают жить в зимней норе, возможно лишь сменяя гнездовые камеры.

Передвижения байбаков внутри семейных участков и по колонии не изучены. Видимо, они менее интенсивны, чем у многих горных видов. Отделение взрослого самца от выводка имеет место. В случае, когда сурки оказываются среди больших массивов распаханых земель, они предпринимают дальние кормовые миграции на окраины полей, к огрехам среди посевов и дорогам, а также дальние выселения на нераспаханные, неудобные для распашки участки. Недаром в первые годы после подъема целины в Казахстане численность зверьков на неудобных целинных участках сильно возросла (Карулин, Карасева, 1960; Рябов, 1961; Гладкина, 1963).

О дальних переселениях байбаков сообщали неоднократно. Зверьков обнаруживали вдалеке от поселений, наблюдали переплывающими реки (Зарудный, 1897; Теплов, 1935; Губарь, Дукельская, 1935, и др.).

С. И. Огнев (1947), например, так пишет о переселениях байбаков: «... ранней весной, вскоре после пробуждения от зимнего сна, т. е. в начале апреля, некоторые сурки, преимущественно самые старые, покидают свой городок и предпринимают странствования, иногда за целые десятки верст, с целью приискания подходящих мест для основания нового поселения; в этих странствованиях принимает участие сразу вообще небольшое число животных... Передвижения совершаются по утренним и вечерним зорям и, по-видимому, также по ночам; днем зверьки прячутся...» (стр. 252—253).

**Враги, паразиты и эпидемиологическое значение.** Из хищных птиц молодых байбаков добывают степные орлы и реже орлы-могильники. Охота на взрослых обычно бывает безуспешной. Для более мелких хищников (луни, коршун) даже молодые сурчата бывают редкой добычей из-за крупных размеров. На появление мелких пернатых хищников, а также сорок и грачей сурки не обращают внимания, продолжая пастись.

Среди млекопитающих основными врагами являются бродячие собаки, которых летом не кормят хозяева, а также лисицы. Последние добывают главным образом сурчат. В Казахстане основным врагом пока еще является волк. В. П. Теплов (1935) считает, что «барсук зачастую заселяет обитаемые норы сурков, видимо уничтожая хозяев» (стр. 71), с чем трудно согласиться. Спорной является степень вредности светлого хоря, которого рассматривают как серьезного врага сурков на Украине, будто бы истребляющего последних в зимних норах во время спячки (Абеленцев и др., 1961).

Повсеместно, но в весьма небольшом числе, на байбаке и в его гнездах встречается специфическая блоха сурков Евразии — *Oropsylla silantiewi* Wagn., известны также три вида иксодовых и в норах два вида гамазовых клещей (Ушакова, 1962).

Описано паразитирование цепня *Ctenotaenia marmotae* Froel. (Спаский и Шалаева, 1961) и кокцидии *Eimeria monacis* Fish. (Иванова-Гобзек, 1935), которая встречается также у сурка Мензбира и американского лесного.

В Целинном крае у сурков найдены риккетсии Бернета, т. е. они являются природными носителями лихорадки Ку (Карулин, 1961б). Есть предположение, что несколько столетий тому назад, когда байбак был широко распространен в степях Европы, здесь существовали природные очаги чумы, но фактических доказательств этой гипотезы нет. Тем более мало вероятно вымирание в результате эпизоотий чумы кавказских сурков, как это думают Н. К. Верещагин, В. Г. Гептнер и А. С. Строганова (1959). Сурки и чумной микроб совместно существуют не одно тысячелетие и достаточно хорошо приспособились друг к другу.

**Хозяйственное значение.** Байбак промышляется из-за ценной шкурки, вкусного питательного мяса и жира, высоко ценимого в народной медицине. В первой половине прошлого столетия существовал достаточно интенсивный промысел байбака на всем протяжении его ареала (Левшин, 1832; Эверсманн, 1850). Местное население употребляло степных сурков в пищу, а шкурки скупали купцы. В последнем двадцатилетии XIX в. на Ирбитской и Нижегородской ярмарках ежегодно скупалось около полу-миллиона шкурок сурков (Силантьев, 1898). Если даже половину этого числа составляли шкурки горных видов — серого и тарбагана, то вторая половина (200—300 тыс.) показывает, насколько интенсивным был промысел байбака в то время. В начале XX в. спрос на шкурки сурка еще более повысился и возросла их цена. Видимо, уже в это время были подорваны ранее сократившиеся запасы сурка в Башкирии, Татарии, на

Украине и в Уральских степях. По всем этим местам, судя по разрозненным и неполным данным, в 1915—1925 гг. добывали немногие десятки тысяч сурков. К середине 20-х годов повсеместно в европейских степях численность байбака катастрофически сократилась, промысел прекратился из-за почти полного отсутствия сурков, и в ряде районов была организована их охрана в специально учрежденных заповедниках. В 20-х годах огромные заготовки байбака проходили в Северном Казахстане. Они достигали 200 тыс. штук (личное сообщение А. А. Слудского), но к началу 30-х годов и здесь во многих местах степной сурок стал исчезать, что привело к запрещению его промысла.

В 30-х и начале 40-х годов до окончания Отечественной войны организованная заготовка шкурок байбака почти повсеместно прекратилась и запасы зверьков значительно восстановились на севере и востоке степной зоны Казахстана, продолжая в то же время сокращаться в степях европейской части СССР. В послевоенный период и до начала широкого освоения целинных земель в Казахстане (1946—1952 гг.) ежегодно заготавливалось в среднем около 25 тыс. шкурок, причем из этого числа по 11 тыс. шкурок давали Кустанайская и Целиноградская области, по 1 тыс. — Кокчетавская и Северо-Казахстанская, а все остальные вместе взятые — лишь 1 тыс. С началом освоения целины, увеличением населения, привлечением к промыслу сурка новых контингентов охотников и разрешением весенней охоты заготовки степного сурка за последнее десятилетие возросли почти в три раза и к 1962—1963 гг. достигли 60—70 тыс. Несомненно, что значительная часть добываемых шкурок оседает на местах и не поступает на заготовительные пункты. По нашему представлению, общее количество сурков, ежегодно промышляемых в равнинном Казахстане, приближается в последние годы к 200 тыс.

Учитывая общую неблагоприятность сложившихся условий для казахстанского байбака в связи с распашкой основных массивов степей, запятых прежде поселениями этих грызунов, и продолжающимся их интенсивным истреблением, можно утверждать, что в ближайшие годы заготовка шкурок степного сурка в Казахстане, а следовательно, и в целом по СССР катастрофически упадет. Перспектива же восстановления значительных запасов этого зверька нам представляется весьма сомнительной. Байбака в Казахстане ждет та же судьба, что и сурка в европейских степях. Только решительные меры по охране и правильному использованию его запасов в сочетании с общим ростом культуры населения могут спасти от полного уничтожения в будущем этот вид животных, сохранив его на неудобных для сельского хозяйства землях и территориях совхозов животноводческого направления.

Первоочередными мероприятиями для сохранения и частичного восстановления численности байбака на территории СССР, по рекомендации В. Г. Аверина, И. И. Барабаш-Никифорова, В. А. Абеленцева, В. М. Самоша, В. А. Попова, Г. В. Модина и многих других лиц, проявляющих особенно большую заботу о его судьбе, должны быть следующие: 1) организация действенной охраны имеющихся и новых поселений путем пресечения браконьерства и ликвидации бродячих собак; 2) широкое расселение зверьков на неудобных для распашки и используемых для животноводства землях, в первую очередь там, где байбаки жили в недалеком прошлом; 3) широкая межпопуляционная гибридизация при осуществлении реакклиматизации (целесообразно провести опыты по созданию гибридных популяций за счет выпуска в одно место степных сурков из разных географических районов: с Украины, Казахстана, Поволжья, Забайкалья).

Наиболее подходят для реакклиматизации земли совхозов коневодческого и овцеводческого направления, где умеренный выпас при отсутствии браконьерства благоприятствует быстрому росту поголовья сурков. Заселение нужно проводить в первую очередь в степной и лесостепной зонах европейской части СССР; вопрос о сохранении здесь байбака имеет не только охотничье-промысловое, но и серьезное общекультурное значение.

В степях Казахстана есть возможность сохранить значительные запасы этого вида для промыслового использования, в первую очередь в сухих степях юга Актыубинской, Кустанайской, Целиноградской и Карагандинской областей, где из-за засушливости перспектива развития зерновых совхозов невелика. Здесь, видимо, будут преобладать хозяйства с животноводческим уклоном, который может успешно сочетаться с организацией охотничье-промысловых сурочьих хозяйств. Успех развития таких хозяйств будет определяться в основном организацией необходимой охраны сурков и правильной эксплуатацией их запасов.

3. *Marmota baibacina* Kastschenko (1899) — Серый, или алтайский (горноазиатский) сурок (рис. 84—86; табл. 11, 17).

**Характеристика.** Длина тела до 630 мм, хвоста до 190 мм (в среднем около 30% длины туловища). Шерсть длиннее и мягче, чем у равнинных

Т а б  
Промеры и индексы осевого черепа

Промеры и индексы	<i>M. b. bobac</i> L. Правобережное Поволжье, современный		<i>M. b. pa- leoplani- cola</i> subsp. nov. (foss.)	<i>M. bobac</i> subsp? (foss.) Южн. Белоруссия, Сев. Украина, поздний плейстоцен	
	n			n	
Кондилобазальная длина черепа (абс.) . . . . .	10	91.6—96.9—101.5	91.25	1	100.8
Альвеолярная длина зубного ряда (абс.) . . . . .	10	21.4—22.4—23.5	23.5	3	23.5, 23.5, 24.0
Индексы					
Коронарная ширина $P^3$ . . . . .	10	15.1—15.7—16.8	17.1	1	15.2
Отношение коронарной длины $P^4$ к его ширине	10	76.9—85.6—90.0	94.5	2	94.5, 103.0
Отношение коронарной длины $M^1$ к его ширине	10	72.2—79.9—84.4	90.4	3	77.0, 81.9, 85.7
То же для $M^2$ . . . . .	10	73.2—77.0—80.4	89.3	3	81.7, 86.0, 85.5
Коронарная длина $M^3$ . . . . .	10	24.1—24.6—25.7	25.7	2	24.7, 27.3
Двойная альвеолярная ширина резцов. . . . .	10	51.3—57.9—64.2	48.3	1	55.3
Длина диастемы . . . . .	10	98.0—109.6—115.7	92.7	1	115.0
Косая длина лицевой части черепа . . . . .	10	149.7—166.3—171.5	144.5	1	158.4
Длина лба . . . . .	10	88.6—98.3—105.5	91.3	1	90.9
Ширина лба между надглазничными вырезками	10	97.6—105.6—115.0	90.2	1	96.8
Ширина роострума на уровне резцовых отверстий снизу . . . . .	10	83.7—94.5—100.5	77.3	1	91.7
Наибольшая длина слуховых барабанов . . . . .	10	77.5—84.4—88.4	70.3	—	—
Отношение ширины слуховых барабанов к их длине . . . . .	10	92.4—95.3—99.0	105.4	—	—

видов. Основной серовато-песчаный тон окраски на спинной поверхности с сильной примесью черного, черно-бурого или каштанового, так как темные концы остей длиннее, чем у сурков равнин. Нижняя поверхность темнее и рыжее боков, в особенности на горле и в паховой области. Охристо-рыжеватая окраска заходит также и на нижнюю часть щек. Темная окраска верха головы хорошо развита, но обычно не отграничена от окраски шеи и передней части спины (исключение — некоторые особи в выцветшем ранневесеннем меху). Область под глазами и на щеках (кроме нижних и задних отделов последних) сильно испещрена черными и бурыми окончаниями волос. То же характерно и для области прикрепления вибрисс. Если же она светлая, то отделена буроватой рябью от светлой, рыжеватой окраски нижней части щек. Окраска ушей и окаймление губ, как у байбака, однако светлое подбородочное пятно чаще имеет полулунную форму. Хвост сверху окрашен сходно со спиной, окончание его и нижняя поверхность темные.

Кондилобазальная длина черепа — 90.0—98.5—106.1 мм, длина верхних коренных — 21.3—23.2—25.6 мм, нижних — 21.0—22.3—24.4 мм. Осевой череп более «легкого», чем у байбака, строения, несколько менее широкоскулый, относительно низкий как в переднем отделе, так и в области затылка. Относительная ширина лба как у байбака. Скуловые дуги расходятся в направлении назад лишь немногим слабее, чем у этого вида.

л и ц а 11

современных и ископаемых сурков

<i>M. bobac</i> subsp. (foss.) западная часть Большого Кавказа, конец среднего—позд- ний плейстоцен		<i>M. baibacina</i> Kastsch. Алтай, Киргизия, современный		<i>M. himalayana</i> Hodgs. Центральная Азия, современный	
n		n		n	
2	95.6, 100.5	10	92.0—98.5—106.1	10	96.2—103.1—113.2
4	22.3, 23.0, 23.4, 24.0	10	21.3—23.2—25.6	10	23.8—24.9—25.6
1	15.8	10	11.7—13.0—15.4	10	14.6—16.1—17.2
3	87.5, 95.5, 95.4	10	82.2—88.9—94.2	10	85.0—93.4—103.5
2	72.0, 81.3	10	72.0—80.8—85.2	10	71.3—85.6—93.8
2	74.9, 77.6	10	76.8—80.0—85.2	10	71.2—85.5—91.3
3	24.3, 24.9, 25.3	10	22.4—23.4—24.9	10	24.0—25.1—26.9
2	53.7, 58.0	10	48.2—50.9—60.8	10	47.7—53.0—56.5
3	106.3, 108.5, 110.5	10	100.0—114.2—120.6	10	104.1—110.5—127.5
3	151.3, 161.3, 165.5	10	152.0—165.0—177.6	10	153.5—167.4—185.5
4	92.3, 92.9, 92.9, 95.7	10	75.0—83.8—96.0	10	72.3—80.0—87.1
2	116.3, 117.9	10	99.1—106.3—113.6	10	88.0—102.5—117.6
2	92.6, 86.6	10	87.4—93.9—105.5	10	83.5—88.5—97.6
2	74.5, 75.5	10	74.2—82.7—89.7	10	63.2—70.0—75.3
1	90.3	10	79.0—89.0—96.8	10	70.4—74.7—77.6

Заглазничный бугор выступает вперед сильнее, чем у других видов, вздутие в передне-верхнем углу глазниц и надглазничные вырезки развиты слабо. Верхние края глазниц сравнительно слабо (слабее, чем у байбака) приподняты, а концы надглазничных отростков опущены. Слезная кость близка к квадратной по форме; наибольшая высота ее над слезным отверстием равна или немного меньше наименьшего расстояния между ним и предкрыловым; оба они, особенно второе, крупнее, чем у байбака. Задний край слезной кости на всем протяжении образует шов с передним краем орбитальных крыльев верхнечелюстных костей. Эти последние обычно небольшие, как правило, не возвышаются над верхним краем слезной и не образуют треугольного или прямоугольного выроста в их переднем



Рис. 84. Серый, или алтайский, сурок (*Marmota baibacina* Kastsch.).  
 Фото В. И. Телегина и Б. С. Юдина.

отделе (рис. 85). Параокципитальные отростки выпрямленные, реже крючкообразно загнуты внутрь, как у обоих предыдущих видов, обычно опускаются ниже поверхности слуховых барабанов; базиокципитальные отростки умеренно или хорошо развиты, мастоидные — массивные, но слабее, чем у байбака, закруглены сзади. Слуховые барабаны относительно уже, чем у *M. bobac*. Носовые кости равномерно суживаются в направлении назад или в их задней трети это сужение более резкое. Резцовый отдел нижней челюсти относительно длинный и умеренно высокий, длиннее, чем у других равнинных сурков. Угловой отдел шире, чем у этих последних. Пропорции и строение венечного и сочленовного отростков как у байбака, но последний сильнее, чем у этого вида, отклонен внутрь.

Коренные зубы укорочены в передне-заднем направлении несколько сильнее, чем у *M. bobac*, причем для верхних зубов эта разница больше, чем для нижних (за исключением  $M_1$ ).  $P^3$  относительно мал.  $P^4$  со сравнительно крупной площадкой парастилия; его метаконуль, как и на заднекоренных обособлен еще слабее, чем у байбака.  $M^3$  сравнительно короткий, как у *M. sibirica*.  $P_4$  в среднем лишь немногим длиннее, чем

у *M. bobac*, с крупным передним промежуточным бугром и сравнительно небольшим гипоконидом. Задняя ширина этого зуба в среднем меньше длины на 10—12% и примерно на столько же превышает переднюю. Задний корень раздвоенный на конце приблизительно у 10% особей,

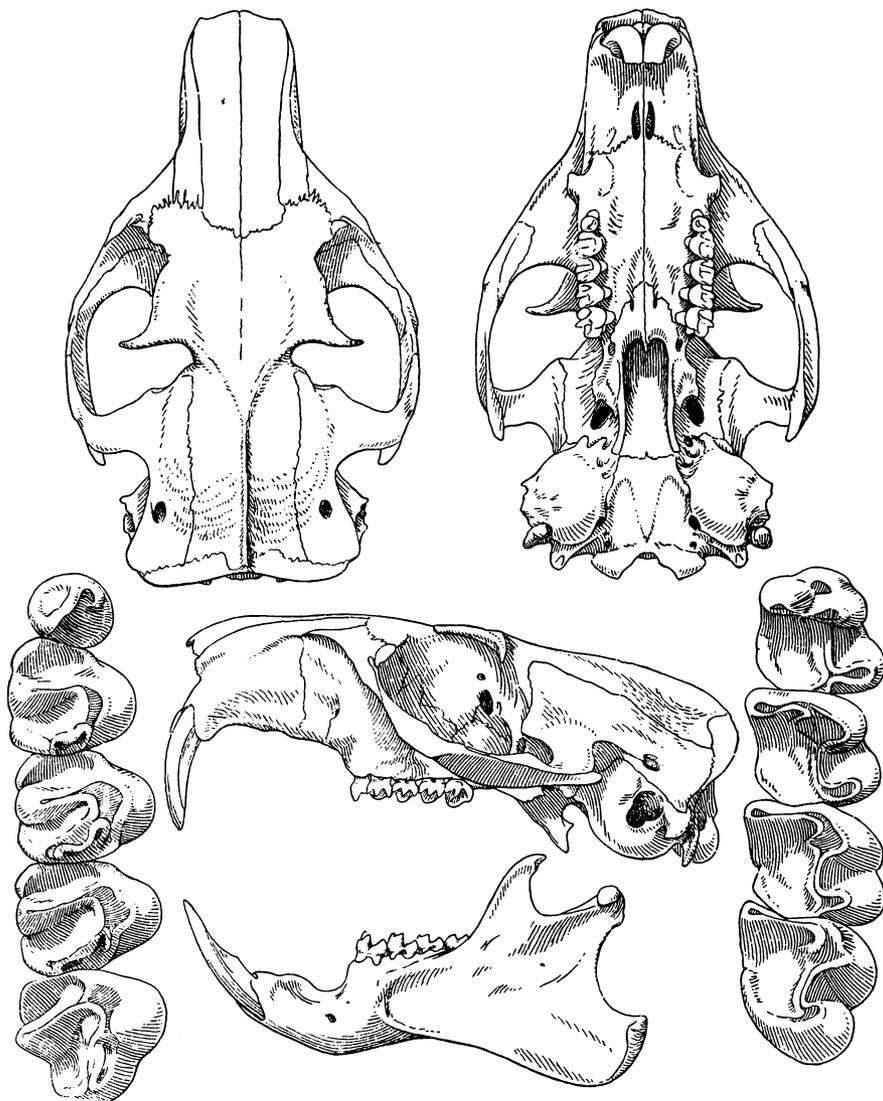


Рис. 85. Череп серого, или алтайского, сурка (*Marmota baibacina* Kastsch.),  $\times 0.8$ .

а в некоторых популяциях это число возрастает до 20%. Резцы, как верхние, так и нижние, сравнительно слабые. Альвеолярная часть их расположена несколько менее медиально, чем у типичных *bobac* (сходство с казахстанским подвидом).

**Распространение.** От сухих лугов и склонов речных долин в лесостепной предгорной равнине до открытых ландшафтов высокогорья на Алтае, в Казахстане, Киргизии, Монголии (северо-западная часть Монгольского Алтая к востоку приблизительно до меридиана Кобдо), Северо-

Западном Китае (Китайский Тянь-Шань, западные склоны северной части Монгольского Алтая (?)). В СССР населяет Алтай на восток до южной оконечности Телецкого озера, Чулышманского хребта, оз. Кындыктыколь и р. Бурхей-Муреи на западе Тувинской АССР; Западный Саян (изолированный участок ареала). Оторванные от основной алтайской части ареала участки области распространения имеются в Томской и Кемеровской областях (приблизительно до 56° с. ш. на севере и 85° в. д. на востоке) и в окрестностях г. Новосибирска (села: Каменское, Ельцовка и др.). К югу — до государственной границы и хребтов южного Алтая (Нарынский, Курчумский), населяет Саур, Тарбагатай, Чингизтау, Казахский мелкосопочник к северу от Балхаша, Джунгарский (кроме юго-западных хребтов), Заилийский и Киргизский Алатау, а также хребты Центрального Тянь-Шаня. Западная граница проходит здесь по северным склонам хребта Джумголтау, Сонкольскому нагорью, восточным склонам Ферганского хребта, долине р. Арпы и хребту Джамантау; на восток и юго-восток отсюда распространен до государственной границы. Акклиматизирован в Гунибском районе Горного Дагестана.

**История и систематическое положение.** Ископаемые остатки известны с позднего плейстоцена (Восточный Казахстан). По-видимому, этому же виду принадлежат и кости впервые описанного с территории СССР ископаемого сурка с Алтая (пещеры по р. Ханкаре) Фишером Вальдхеймом (Fischer de Waldheim, 1834) по сборам Геблера. Возраст их в пределах антропогена точнее не определен, а приводимые автором признаки являются в основном возрастными.

Ареал *M. baibacina* частично вклинивается между ареалами *M. bobac* и *M. himalayana* и связан, с одной стороны, со сравнительно молодыми (альпийская складчатость) поднятиями Алтайско-Саянской горной страны и хребтов системы Тянь-Шаня (кроме западных), а с другой — с такими древними горными сооружениями, как Казахский мелкосопочник, Чингизтау и Саур, не испытывавшими поднятия в эпоху альпийского орогенеза. От обоих равнинных видов — *M. bobac* и *M. sibirica* — отличается достаточно устойчивой совокупностью признаков. Л. И. Галкина (1962a) полагает наиболее существенными: большую относительную длиннохвость алтайского сурка, сравнительную узость и незначительную относительную высоту его черепа, заметное отклонение сочленовного отростка внутрь от плоскости венечного и довольно сильное развитие переднего промежуточного бугорка Р<sub>4</sub>. Кроме того, от *M. bobac* отличается темной окраской верха и развитием рыжих тонов в окраске низа, незначительно приподнятыми краями надглазничных отростков со слабо опущенными вниз концами. Л. И. Галкина указывает в упомянутой работе также на отличия в строении os penis, которые требуют, однако, проверки на свежем или фиксированном спиртом материале, как и несомненно имеющиеся отличия от *M. sibirica*.

От тарбагана алтайского сурка отличают: отсутствие четкой темной «шпалочки», относительно узкий лобный отдел, носовые кости, постепенно суживающиеся в направлении назад на всем протяжении их длины, и др. Отличия от *M. himalayana* указаны выше.

Остается невыясненным окончательно систематическое положение *M. baibacina* из западносибирского лесостепья. Л. И. Галкина (1962b), исследовавшая 20 экз. этих сурков, отмечает: 1) сходство томских и новосибирских зверьков; 2) строение os penis, более сходное с таковым у *M. sibirica*; 3) более темную, коричневую окраску верха и слабое развитие рыжеватых тонов в окраске нижней поверхности. Она приводит и некоторые отличия от алтайского сурка в строении черепа, в частности,

более сильное развитие переднего промежуточного бугорка Р<sub>4</sub>. В итоге все западносибирские лесостепные сурки обозначаются этим автором как *M. baibacina kastshenkoi* Strog. et Judin. Благодаря любезности Л. И. Галкиной мы имели возможность просмотреть некоторое число шкур и черепов этой формы из коллекций Института биологии СО АН СССР и считаем такое отнесение правильным. Можно полагать, что изучение ископаемых остатков сурков Зап. Сибири окажется существенным для дальнейшей характеристики их современных лесостепных потомков.

**Географическая изменчивость и подвиды.** Размеры несколько возрастают с высотой местности и, по-видимому, по направлению к востоку. В юго-восточных частях области распространения черные тона в окраске верха оказываются развитыми сильнее, замещая буроватые. Меланистические формы особенно обычны на Алтае.

Описано четыре современных подвида.

1. *M. b. baibacina* Kastschenko (1899) — темный рисунок верха, образованный окончаниями остевых волос, сильно развит, темно-бурого цвета; темное исщепление щек обычно заходит в область основания вибрисс. Алтайские сурки, акклиматизированные в Дагестане, успели измениться, по-видимому, до степени самостоятельного подвида, однако лишь по внешним признакам. Распространение: Алтай, Саур, Тарбагатай, Казахское нагорье.

2. *M. b. ognevi* Scalon (1950) — сомнительная форма, близкая к предыдущей, но будто бы более крупная и темнее окрашенная. Распространение: высокогорье западного Алтая.

3. *M. b. centralis* Thomas (1909) — темная расцветка верха черная и лишь у ранневесенних, депигментированных после спячки экземпляров со слабым буроватым оттенком; область вибрисс светлая, иногда с незначительной рыжиной. Распространение: Тянь-Шань.

4. *M. b. kastschenkoi* Stroganov et Judin (1956) — особенности подвида указаны выше. Распространение: южные районы Омской, Новосибирской и юго-западные Кемеровской (долина р. Томи до г. Новокузнецка) областей.

Подвидовая принадлежность сурков южной части Советского и Северо-западной части Монгольского Алтая не ясна; экземпляры из области этого последнего во всяком случае по внешним признакам имеют черты сходства с *M. sibirica* Radde (Банников, 1954).

**Местообитания и численность.** Заселяя различные высотные пояса гор, от подгорных степей и до альпийских высокогорных лугов, серый сурок повсюду обнаруживает отчетливую привязанность к местам с пересеченным рельефом, в которых наилучшим образом удовлетворяются его жизненные потребности.

Наиболее благоприятными местообитаниями являются горные и высокогорные лугостепи, где подчас образуются огромные сплошные поселения степного типа с высокой плотностью, как например в межгорных впадинах Тянь-Шаня — Аксае, Арпе, верховьях р. Нарын. Крупнокаменные россыпи и морены — излюбленное местообитание этого сурка. В условиях сильно пересеченного рельефа селится узкими лентами или обособленными «пятнами» (балочный и очаговый тип поселения). Так, сурок живет в лесном поясе Тянь-Шаня, Алтая, Саян. Высокотравных субальпийских лугов избегает, но нередко встречается в разреженном лесу, особенно по его опушкам, на вырубках или ветровальных участках. Лучшие других видов мирится с высокотравьем и зарослями кустарника, и не случайно колонии до настоящего времени сохранились в западносибирской лесостепи на пологих увалах и склонах террас в долинах рек.

Как и у других горных видов, местообитание должно удовлетворять следующим трем требованиям: 1) соответствие сроков вегетации растительности продолжительности периода, потребного для прохождения основных жизненных процессов и подготовки к спячке; 2) возможность устраивать норы, обеспечивающие благополучное перезимовывание и 3) возможность осуществления зрительно-звуковой связи между зверьками отдельных поселений.

Ведущим является необходимость удовлетворения потребностей в пище соответственно кормовой специализации вида: предпочитают сочные, молодые побеги трав, находящихся в состоянии роста, а именно: верхушки побегов, молодых листьев, цветков, незрелых плодов (Зими́на, 1953; Стогов, 1956). Этому условию может отвечать или длительно вегетирующая луговая растительность, где отдельные виды вегетируют разновременно, или комплексная луго-степная, когда развитый мезорельеф обеспечивает различный видовой состав и разновременность вегетации трав на склонах различной экспозиции.

Достаточная для устройства зимних нор глубина слоя мелкозема определяет размещение большинства горных видов сурков. В глубоких норах (2 м и глубже) обеспечивается постоянная положительная температура в течение всего года и наиболее экономное расходование жировых резервов во время спячки. В ряде мест Тянь-Шаня серый сурок не сумел приспособиться к зимовке в условиях вечной мерзлоты, как камчатский в местах распространения мерзлого грунта, и здесь их поселения отсутствуют.

Колониальность, проявляющаяся в первую очередь в коллективном наблюдении за возможной опасностью и взаимном оповещении друг друга, возможна только в открытых ландшафтах, где имеется достаточно широкий кругозор и можно видеть соседей. Серый сурок чаще, чем другие виды, живущий в лесном поясе гор и лесостепи, видимо, несколько более приспособлен к условиям, ограничивающим кругозор. Однако и для него этот фактор имеет первостепенное значение и определяет мозаичность расселения в поясе леса. Именно затруднительностью зрительно-звуковой связи следует объяснить отсутствие поселений серых сурков в густом лесу и кустарниках, а также сравнительно редкое заселение ими высокотравных лугов (Биби́ков и Стогов, 1957).

Обращает на себя внимание приуроченность поселений к таким местам, где весной долго сохраняются пятна снега и в то же время поблизости, в пределах семейных кормовых участков, часть поверхности имеет зимой непостоянный или очень неглубокий снежный покров. Значительные участки горного ландшафта, вовсе лишенные снега или характеризующиеся неустойчивым снежным покровом, обычно не заселены сурками; исключения составляют солнцепечные участки (так называемые «выгревы») альпийского пояса. Так же нет их там, где равномерный глубокий снежный покров сохраняется весной длительное время.

В степном поясе устойчивый снежный покров сохраняется до конца марта—начала апреля, располагаясь преимущественно по северным склонам возвышенностей и небольших горных массивов, а также по тенистым склонам глубоких балок. Распределение сурков здесь мозаично. Чаще всего наблюдаются небольшие колонии, расположенные в непосредственной близости от пятен снега, именно к ним обычно приурочена длительно вегетирующая лугостепная растительность. В связи с тем, что значительная часть территории степного пояса не обеспечивает суркам необходимых условий существования (раннее выгорание трав), средняя численность зверьков здесь невелика, как правило, не превышает 30 особей на 1 км<sup>2</sup>.

В субальпийском поясе пересеченность рельефа очень велика, и снежный покров распределен весьма неравномерно. Почти повсюду даже зимой по склонам балок южной экспозиции встречаются бесснежные пятна. Наряду с другими ландшафтными условиями, это обуславливает повсе-



Рис. 86. Норы серого, или алтайского, сурка в окрестностях Новосибирска. Фото Б. С. Юдина.

местное распространение сочетаний луговых и сухостепных растительных ассоциаций, что создает благоприятные условия для широкого расселения сурков. Действительно, плотность их в этом поясе достигает в среднем 80 зверьков на 1 км<sup>2</sup>.

В альпийском поясе низкие температуры способствуют длительному сохранению снежного покрова на высоте в 3—4 тыс. м над ур. м. Здесь

выпадает наибольшее количество осадков, причем даже в теплое время года — в виде града, снега или «крупы». В целом климатические условия здесь малоблагоприятны для жизни сурков из-за краткости периода вегетации растений. Но и в альпике благодаря резкой пересеченности рельефа и большой инсоляции есть участки, лишенные снега даже зимой. Они обычно бывают приурочены к нижней части солнцепечных склонов, и именно тут чаще селятся сурки.

Особый тип местообитаний создается в широких долинах альпийского пояса Тянь-Шаня (долины р. Тарагай, Карасай, Аксай и др.), особенно в их западной части, где снега выпадает мало, благодаря загораживающему влиянию горных хребтов, принимающих осадки на себя. Большая инсоляция ограничивает глубину снега, а сильные ветры перемещают его и распределяют неравномерно, чему способствует холмистый рельеф. Мозаичность распределения снежного покрова в высокогорных долинах создает почти повсеместно комбинации сухостепных (малоснежные склоны и плакоры) и лугостепных (пятна глубокого снега) растительных ассоциаций, обеспечивающие широкое и довольно равномерное размещение поселений (около 100 зверьков на 1 км<sup>2</sup>).

Весьма существенна для жизни сурков деятельность копытных животных, известная под названием скотосбоя. Появление новых побегов в результате отрастания съеденных скотом частей обогащает кормовые достоинства местообитаний сурков. Наиболее плотно и устойчиво населенные колонии в Тянь-Шане обычно расположены в непосредственной близости от ферм, мест зимовок скота, постоянной стоянки юрт и т. д.

Видимо, разнообразие кормовых растений в результате скотосбоя и унавоживания почвы, в частности обилие рано вегетирующих растений и сорняков, привлекает сюда животных. Связи сурков с кочевым животноводством, очевидно, очень древние, и в поведении грызунов обнаруживается ряд приспособлений к обитанию вблизи человека. В первую очередь это касается их перемещений и изменений активности в связи со скотоводческой деятельностью (Бибиков, 1962).

В Тянь-Шане, с его четко выраженной ландшафтной поясностью, совокупность перечисленных выше условий складывается следующим образом.

Нижний степной пояс гор характеризуется отсутствием леса (за исключением пойменного тугая) и господством степных или опустыненных растительных группировок. Растительность имеет сокращенный период вегетации, совпадающий с весенними и раннелетними месяцами. Небольшие по площади участки с более продолжительной вегетацией трав приурочены к затененным склонам и западинам. Условия для рытья нор благоприятны, так как здесь широко представлены делювиальные и аллювиальные отложения. Благодаря открытому ландшафту, зрительно-звуковая связь между зверьками может быть осуществлена всюду. Поселения располагаются исключительно по тенивым склонам гор и по краям западин с более или менее мезофильной растительностью, вегетация которой продолжается и в летнее время. На некоторых участках, несмотря на хорошие кормовые условия, поселения отсутствуют из-за близкого залегания коренных пород и малой толщины мелкоземистого делювиального слоя. Склоны южной экспозиции и плато, имеющие облик полупустыни с очень коротким периодом вегетации растений, как правило, вовсе не заселяются. В связи с тем, что луговая растительность располагается пятнами на общем фоне ксерофитной степи и полупустыни, распределение сурков характеризуется резко выраженной очаговостью.

Субальпийский пояс представляет собой комплекс еловых лесов, степных и луговых склонов и скалистых обнажений. Общий срок вегетации травянистой растительности весьма продолжителен за счет более ранних в степи и более поздних — на лугах. Кормовые потребности сурков удовлетворяются здесь в целом лучше, чем в степном поясе. Важное значение приобретает фактор зрительно-звуковой связи: ельники и высоко-травные луга ограничивают ее дальность. В ряде случаев наблюдается отсутствие поселений в долинах многочисленных небольших речек и ручьев из-за высокого уровня грунтовых вод и заболоченности. Поселения в субальпийском поясе распределены более равномерно, чем в степном. Особенно плотно заселена нижняя часть степных склонов в непосредственной близости от луговых участков.

Альпийский пояс характеризуется суровым климатом, увеличенной влажностью и угнетенной вследствие физиологической сухости растительностью. Период вегетации сдвинут на летние месяцы, а продолжительность ее достаточно велика. Распространение сурков определяется наличием степных участков, располагающихся исключительно на хорошо прогреваемых южных склонах. В этом поясе часто встречаются каменистые участки и далеко не повсеместно имеется достаточная толщина мелкозема, необходимая для выкапывания глубоких зимних нор. Обзор местности хороший, и отсутствие зрительной связи не является ограничивающим фактором. В связи с наличием малокормных и с плохими условиями норения участки зверьки встречаются обособленными поселениями, не занимающими большой площади. Исключением являются межгорные впадины. Здесь теплее и суше, широко представлены ландшафты высокогорных пустынь, степей, а в восточных их частях — и лугов. Из-за холмистого рельефа широкое распространение получают комплексы лугостепные, пустынно-степные и пустынно-луговые группировки растительности, что благоприятствует равномерному поселению в этих местах всех видов горных сурков. Большая толщина мелкозема и хорошие условия обзора также способствуют этому.

Таким образом, решающим в заселении серым сурком различных высотных поясов гор является наличие сходных микроландшафтных участков, в которых обеспечиваются их жизненные потребности. Очаговость поселений, как правило, наиболее резко выражена в крайних высотных поясах, степном и альпийском.

**Норы.** Известны 2 основных типа нор — гнездовые и защитные. Первые отличаются сложностью строения, наличием гнездовых камер и сравнительно продолжительным сроком использования. Защитные норы просто устроены, лишены гнездовых камер и посещаются зверьками от случая к случаю, преимущественно при внезапной опасности. Выбросы земли у них небольшие, обычно меньше одного метра в поперечнике, протяженность ходов не превышает 2 м, а разветвления отсутствуют.

Среди гнездовых нор в соответствии с характером и сроком использования следует различать зимние, летние и постоянные. В зимних норах сурки проводят спячку, в летних живут летом, причем часто их сменяют, а особенно сложно устроенные постоянные норы обитаемы круглый год и в них обычно самка рождает и выкармливает молодняк. На поверхности норы соединяются сетью протоптанных тропинок, особенно хорошо заметных между гнездовыми норами и в позднелетнее время, когда подрастет трава. На сурчинах обитаемых гнездовых нор всегда хорошо выражена утоптанная площадка. Она обычно располагается на наиболее возвышенном месте сурчины и служит зверькам в качестве наблюдательного

пункта. Тут же, на сурчине, в углублениях или устьях заброшенных ходов, располагаются «уборные». Их обычно бывает несколько и особенно много (до 7—8) на сурчинах у зимних нор в период подготовки зверьков к спячке. В выводковых норах, после появления на поверхности молодняка, трава на сурчине бывает сильно вытоптана развязавшимися сеголетками, а привходные стенки как бы окатаны.

По внешнему виду указанные биологические типы гнездовых нор отличить невозможно. Кроме того, смена их в течение периода активности выражена не всегда отчетливо. По-видимому, часто имеет место не смена нор, а лишь гнездовых камер, хотя во многих случаях происходит и переселение части или всех животных в другую нору. В Тянь-Шане неоднократно удавалось наблюдать (Бибиков, Жирнов, Куликова, 1956; Биби-ков, 1961), что беременная самка не выселялась из зимней норы, а переходила в другую ее часть, по-видимому сменяя гнездовую камеру и используя другие входные отверстия. Часто и отдельные холостые зверьки не покидают нору, в которой зимовали, продолжая жить в ней и летом. По наблюдениям С. А. Берендяева и Н. А. Кульковой (1961), характер использования нор различного типа на участке обитания отдельной семьи может очень сильно отличаться; одни норы сменяются, в других зверьки живут постоянно в течение нескольких лет.

Строение гнездовых нор, их глубина, количество входных отверстий, число камер и общая протяженность ходов сильно разнятся в разных ландшафтных условиях и частях ареала. Они связаны с характером грунта, глубиной залегания грунтовых вод, возрастом нор и их биологическим типом. Степень этой связи выяснена недостаточно. Известно, например, что в почве с большим количеством гальки и щебня норы обычно не бывают столь глубокими, как в горно-луговых почвах или глине. Более глубоко, чем на равнине, залегают гнездовые камеры в норах, расположенных на склонах. В долинах горных речек приходилось раскапывать норы с глубиной камер не более 1.5 м; здесь глубина их ограничивалась близким уровнем грунтовых вод.

Гнездовые норы обычно имеют по несколько входных отверстий (наибольшее число 15), но только часть из них постоянно используется. Среднее число лазов в них колеблется от 1—2 в Тарбагатае до 2.5 в Чингизтау и 4.2 на восточных склонах Терской Алатау. В Тянь-Шане, в некоторых урочищах Западного Аксая, подавляющее большинство несомненно древних и больших сурчин имело только по одному входному отверстию, в то время как в Восточном Аксае и по южным склонам Атбашинского хребта гнездовые норы чаще имели по 2—4 лаза. На сильно увлажненных участках в альпийском поясе Тянь-Шаня не редкость встретить норы с средним числом входов более 5, причем сурчины бывают очень высокими, но с небольшим поперечником и на разрезе напоминают муравейник. Несомненно, что обилие выходов благоприятствует вентиляции норы.

Глубина защитных нор не превышает 1 м. Более глубоки летние норы. В Тянь-Шане средняя их глубина 1.2 м (Чекалин, 1963). Зимние камеры в разных местах Тянь-Шаня располагаются на глубине в среднем 1.4 м (Берендяев, 1956), 2.9 м (Чекалин, 1963), 2.5—4.7 (Берендяев и Кулькова, 1961). До 5.5 м углублялась нора сурка в предгорьях Алтая (Лаптев и Юдин, 1952).

Протяженность ходов достигает у серого сурка 48 м, в среднем 26.5 м (Берендяев, 1956). В норах бывает обычно 2 гнездовые камеры, но иногда их число доходит до 4 (Берендяев, 1956) или, по наблюдениям Д. И. Бибилова, даже до 5. В постоянных норах, используемых ле-

том и для спячки, всегда имеется несколько камер, что хорошо согласуется с предположением о смене камер сурками в постоянных норах.

Размеры гнездовых камер крупные, форма их разнообразна, но чаще всего — в виде уплощенного с полюсов шара или эллипсоида. В летних и выводковых камерах высота обычно небольшая, не превышает 30—40 см, при ширине 40—50 см и длине 50—110 см. Камеры, используемые для зимней спячки, резко выделяются большим объемом — до 0.5—0.8 м<sup>3</sup> (100 × 90 × 60 см). Вес гнездовой подстилки доходит здесь до 6 кг (в среднем 3.6 кг), тогда как в летних камерах около 1 кг и лишь в выводковых несколько больше (Берендяев и Кулькова, 1961). В зимних гнездах серых сурков только часть гнездового материала состоит из свежей травы, другую — составляют остатки уже использованной ранее подстилки. Перетаскивание гнездового материала из зимних камер в летние и наоборот, видимо, довольно обычное явление. Чаще всего он состоит из злаков (бесплодные побеги типчака, пырей, мятлик и др.). Реже используется разнотравье (вероятно, в связи с его большой сочностью); есть указания на нахождение птичьей гречихи, василистника, горошка тонколистного. В высокогорье Тянь-Шаня мы неоднократно обнаруживали в гнездах подстилку, состоящую из корневищ и отмерших прикорневых побегов осоки. Кроме травы, сурки иногда затаскивают в гнезда самые разнообразные материалы и предметы: тряпки, вату, шерсть, веревки, порванную обувь и т. д.

Считая с некоторым запасом поперечник хода равным 20 см, а среднюю длину всех ходов зимней норы в 40 м, можно заключить, что объем ходов в гнездовой норе среднего размера составляет около 1.2 м<sup>3</sup>. Добавив к этой цифре объем двух камер, следует считать, что приближенный объем норы среднего размера не превышает 2 м<sup>3</sup>. В то же время общий объем земли, образующий сурчину, обычно бывает в несколько раз больше и часто достигает десятка кубометров. Разница объясняется большой рыхлостью составляющего ее грунта.

В отличие от поверхностных ходов (до 1 м) на глубине 1.6 м температура в ходах и камерах почти не испытывает суточных изменений и соответствует температуре почвы на этой же глубине, колеблясь в течение года от 1 до 11° (среднегорье Тянь-Шаня). На глубине же расположения зимних камер — обычно более 2 м, а часто и более 3 — суточные колебания совершенно отсутствуют, а сезонные очень незначительны (3—9°), причем минимумы здесь регистрируются поздней весной и даже в конце лета, когда на эту глубину проникают низкие зимние температуры.

В повадках сурков проявляется целый ряд приспособлений к обеспечению температурных условий, благоприятствующих зимней спячке. Зимние норы устраиваются зверьками в таких местах, где сохраняется довольно устойчивый снежный покров (Бибинов, 1961), препятствующий, как известно, глубокому промерзанию почвы. С этим же, по-видимому, связана и большая глубина расположения зимовочных камер. Закупорка ходов норы, ведущих к гнезду «пробкой» из смеси земли, камней и помета, создает изоляцию зимней камеры от воздействия низких температур. Длина такой пробки достигает у серого сурка 7.6 м (Тристан и Класковский, 1956). В отличие от байбака и тарбагана, заделывающих входы в зимнюю нору снаружи, серые сурки устраивают «пробки» со стороны гнезда и не доводят их до поверхности на 15—110 см, из-за этого на Тянь-Шане при внешнем осмотре сурчин осенью невозможно отличить зимовочные норы, что легко удается сделать в Забайкалье, Монголии или Северном Казахстане.

Серые сурки нередко поселяются среди нагромождений камней, устраивая норы в их трещинах, но зимуют ли они здесь — неясно. По наблюдениям в Тянь-Шане и Тарбагатае, в пределах семейных участков зверьков, живущих в подобных местообитаниях, всегда имеются хотя бы небольшие зеленые лужайки, на которых, как правило, есть и норы. Весьма вероятно, что именно в них зверьки и зимуют.

Размеры сурчин, как правило, больше в условиях выровненного рельефа, и они не всегда отчетливо выражены на склонах гор, хотя и в этом случае нередко удается наблюдать очень мощные сурчины, возвышающиеся до 1 м над поверхностью склона. По наблюдениям в Тянь-Шане, особенно велики они у подножий склонов в их нижней части и в расширенных вершинах балок и несколько меньше в средней части последних и в долинах. По-видимому, это связано с преобладанием в первых местах сложных, постоянно используемых нор и оптимальностью этих частей поселения для жизни сурков (Чекалин, 1963). Именно в этих норах дольше всего сохраняются обитатели в период депрессии численности.

Среди высокотравного субальпийского луга сурчины бывают особенно высокими, что нельзя не поставить в связь с затрудненностью зрительной связи между зверьками.

**Питание.** В разных частях ареала поедаются в основном злаки, осоки и разнотравье.

На Алтае Е. М. Корзинкина (1935) выделяет три периода: ранневесенний (поедается преимущественно каменная полынь), поздневесенне-раннелетний (в пище преобладают злаки: пырей, гребенчатый мятлик, келерия) и летний (преимущественно мотыльковые и в меньшей степени злаки). Наиболее излюбленным кормом в Томских лесостепях являются: прис, пырей, тимофеевка, полевика, горошек тонколистный, чина, клевер луговой, медунка, скерда, косяника, василистник, купена, царские кудри, погребок, мятлик, подорожник, хвощ, одуванчик и др. Возможно, что ранней весной зверьки питаются прошлогодней травой. (Лаптев и Юдин, 1952).

М. И. Исмагилов (1956) указывает, что на Тянь-Шане ранней весной в пище преобладают эфемеры, летом — мезофильные злаки, сложноцветные, бобовые. Полынь и типчак, являющиеся наживочным кормом в субальпийском поясе, в меньшей степени поедаются в альпийском. В высокогорье Тянь-Шаня осенью основная пища состоит из разнотравья и бобовых (Зиминая, 1953). В августе в желудках чаще всего обнаруживались: лапчатка, горькуша, полынь красная, одуванчик, василистник, остролодка, различные виды зонтичных, толстореберник, поповник. Поедаемость злаков и осок, а также других видов, закончивших вегетацию, была в это время низкой.

И. И. Стогов (1956) в субальпийском поясе Терской Алатау и хр. Кетмень отмечает поедание более 100 видов травянистых растений и вслед за Р. П. Зиминой (1953) подчеркивает наличие у сурков кормовой специализации. Последняя заключается отнюдь не в постоянном предпочтении определенных видов растений, а в том, что полноценной пищей для них являются только те части растений, которые находятся в начальных стадиях роста и развития: молодые листья, верхушки побегов, цветы, незрелые плоды и семена.

Детали питания в различных местообитаниях Тянь-Шаня описаны последним автором. На плакорном степном участке с разреженным травостоем, где основной фон создавали злаки, а средний вес укуса был 65 г/м<sup>2</sup>, в августе сурки поедали 12 видов растений, причем из них

только 5 постоянно. На лугостепном участке, располагавшемся по дну и склонам балки, с сомкнутым травостоем, где многие виды растений и в августе продолжали вегетировать, а средний вес укоса составил  $275 \text{ г/м}^2$ , поедалось 22 вида растений, из них 12 постоянно. Это обилие видов обусловлено комплексностью растительного покрова, создаваемой различиями в условиях существования в разных частях склона и на дне балки.

В балочном типе поселения в летнее время сурки кормились преимущественно в нижней трети склона, где разнообразие корма больше. В верхней его части, где преобладали злаки, поеди встречались редко. Наоборот, ранней весной зверьки чаще кормились именно наверху, так как здесь растительность раньше начала вегетировать. В самой нижней части балки, собственно в пойме речки, сурки совсем не кормились, хотя травостой здесь отличался особенно большой густотой и обилием растительной массы (вес укоса —  $760 \text{ г/м}^2$ ). Причиной этого, по мнению автора, были трудности обзора местности в условиях высокотравья, а также, по-видимому, и более низкая кормовая ценность луговых трав.

Известно, что серый сурок весьма плохо пережевывает пищу. В желудках постоянно обнаруживаются измятые побеги растений длиной в 3—5 и даже в 10 см. Нельзя не рассматривать эту особенность вне указанной пищевой специализации к питанию сочными вегетирующими частями растений. С ней связаны и кормовые повадки сурков. Пасущийся зверек тщательно выбирает и скусывает предпочитаемые части растений. Недаром на участке кормежки у растений с первого взгляда бывает трудно заметить следы повреждений.

Количество потребляемого корма изменяется по сезонам. В первые дни после появления на поверхности после зимней спячки зверьки совсем не едят, и лишь в последующее время вес содержимого их желудков постепенно возрастает. Непосредственно перед залеганием желудки хорошо нажировавшихся зверьков также обычно бывают полупустыми. Остальное время сурки ежедневно потребляют относительно большое количество пищи. Вес содержимого желудка взрослого животного составляет 300—400 г, а суточное потребление пищи, учитывая кормежку зверьков в несколько приемов в течение дня, вероятно, достигает 1.0—1.5 кг растительной массы. Примерно такое же количество ее потребляется и при содержании в неволе. Молодые начинают питаться зеленой травой в первые дни после появления на поверхности. Примерно неделю или немного дольше у них в желудках обнаруживается и молоко, и зелень, т. е. питание имеет смешанный характер. Перейдя полностью на растительную пищу, они съедают в день меньше, чем взрослые, в период наживки, по-видимому, не более 0.5 кг в сутки. Однако по отношению к весу тела этот показатель у них вдвое выше, чем у взрослых.

Роль животной пищи невелика. И. И. Стогов (1956) летом 1953 г. постоянно находил в желудках остатки саранчовых, наземных моллюсков, гусениц и муравьиные яйца. Иногда вес животного корма достигал половины веса содержимого желудка, но чаще обнаруживались единичные экземпляры животных. Создается впечатление, что этот корм в отдельных случаях может восполнять недостаток сочной и калорийной растительной пищи.

Питание сочными молодыми растениями, по-видимому, вполне обеспечивает потребности сурков в воде и витаминах. Подавляющая часть зверьков обходится и без использования дополнительных источников

минерального питания. Впрочем И. Г. Иоффе и др. (1951) упоминают о посещении серыми сурками солонцов и поедании соленосной глины. Известны также случаи находок погрызенных сурками костей различных животных. Что же касается каннибализма, то в природе он, по-видимому, может иметь место лишь при чрезвычайно неблагоприятных условиях жизни.

По характеру накопления и расходования жира установлено наличие сезонных, годовых, связанных с полом и возрастом, и ландшафтных различий (Бибииков и Жирнова, 1956).

Как и у других наземных белых, после выхода животных из зимней спячки продолжается расходование жира, начавшееся со времени их залегания.

Запасы подкожного жира незначительны и в субальпийском поясе северо-восточного Тянь-Шаня почти полностью расходуются в течение первых 2—3 недель. В апреле и мае у большинства сурков подкожный жир отсутствует и только с начала июня начинает накапливаться. Сравнение количества подкожного жира весной и поздним летом показывает, что за время спячки расходуется подавляющая его часть. Общий вес жира у взрослых зверьков при залегании обычно составляет 800—1200 г, ко времени пробуждения его остается в среднем не более 100—200 г.

Полостной жир у большинства вышедших на поверхность зверьков плотной белой массой заполняет полость тела. Количество его мало отличается от того, что наблюдается перед залеганием. Однако и во время спячки происходит частичное его расходование: у взрослых сурков при залегании обычно бывает 300—400 г полостного жира, а весной 200—300 г. Замедленно его расходование и ранней весной. Обычно следы жира в полости тела, особенно у почек, сохраняются даже через полтора месяца после пробуждения.

Накопление жира начинается с июня (в сыртах с конца месяца), причем в подкожной клетчатке новый жир появляется раньше и в большем количестве, чем в полости тела. Ко времени залегания зверьки становятся наиболее упитанными; из тушек отдельных, наиболее ожиревших, животных его удается вытопить до двух и даже более килограммов.

Причины годовых различий наживровки следует искать в погодных условиях конкретных лет. Наиболее слабая упитанность сурков тяньшанских сыртов имела место в 1959 г., отличавшемся низкими летними температурами и обилием осадков, вызывавших замедленную вегетацию растительности и ограничивших продолжительность наземной активности грызунов.

Весьма отчетливо выражены отличия в накоплении и расходовании жировых резервов у сурков разного пола, возраста и в зависимости от участия в размножении.

Ландшафтные различия в ходе наживровки определяются в первую очередь смещением ее сроков из-за несовпадения периодов наземной активности. Так, например, в степном поясе Тянь-Шаня наименьшая упитанность сурков отмечается примерно на месяц раньше, чем в альпийском, что связано с более поздним выходом зверьков из спячки. Животные субальпийского пояса занимают в этом смысле промежуточное положение.

В зависимости от сезонных изменений кормовых достоинств местобитаний, изменяется также темп расходования и накопления жира.

**Размножение.** Подготовка к спариванию начинается еще зимой, в период спячки. Известно, что развитие гонад у сурков так же, как и у других зимоспящих животных, не стимулируется светом.

Т а б л и ц а 12

Длина семенников (в мм) у взрослых серых сурков в лесном поясе

Место и год наблюдений	Число изменений (n)	Месяцы				
		Апрель	Май	Июнь	Июль	Август
Терской Алатау, 1952 г. . . . .	338	25—33.1—44	27—33.8—42	15—29.5—42	14—23.9—35	10—21.8—30
Алабастау, 1954 г.	189	25—34.5—45	27—34.0—42	20—30.7—40	15—23.5—30	
Кулуктау, 1954 г.	127	25—34.2—42	27—34.0—40	20—28.2—35		

Сезонные изменения размеров семенников у серого сурка даны в табл. 12.

Продолжительность беременности, рассчитанная на материалах массового исследования путем сопоставления дат первой встречи и преобладания беременных, а затем оцененных самок, составляет примерно 30 дней. Так как появляющиеся первыми из нор самки уже имеют заметных эмбрионов, надо думать, что спаривание происходит по крайней мере за 7 дней до их выхода, когда они еще находились в зимних норах.<sup>1</sup> Судя по этому показателю, продолжительность беременности равна приблизительно 35—40 дням.

Сроки беременности обнаруживают связь с общей продолжительностью периода наземной активности отдельных популяций сурков, сдвигаясь на более ранние или поздние месяцы весны и лета в зависимости от степени благоприятствования погодных и кормовых условий мест обитания. В суровых и обычно многоснежных условиях короткого лета высокогорья (например, на Алтае и Тянь-Шане) наблюдаются поздние сроки весеннего выхода (апрель и позже), обязательное спаривание сурков в норах до первого появления на поверхности (щеление самок через 2—3 недели после их выхода). В среднегорье серые сурки выходят после спячки раньше (март) и начало периода беременности, как правило, совпадает с весенним выходом на поверхность после окончания спячки или лишь немного его опережает.

Половой зрелости в массе достигают в трехлетнем возрасте. Двухлетние самцы имеют значительно меньшие по размерам семенники, не имеющие фиолетового оттенка, со слабо развитыми придатками. Длина их составляет в апреле — 22—28.7—34 мм, в то время как у старых самцов — 25—34.2—42 мм. Беременные двухлетние самки встречаются очень редко. Так, из 32 двухлетних самок с возрастом, точно определенным методом мечения, только одна участвовала в размножении. Часть самок, по нашим совместным с В. П. Червяковой данным, не созревает и в трехлетнем возрасте. Необходимое для достижения половозрелости время зависит от продолжительности активного периода жизни и темпа роста молодых. Создается впечатление, что в тех частях ареала, где больше продолжительность спячки и соответственно короче активный период, половозрелость наступает позже. С другой стороны, известны случаи размножения самок, явно недоросших до размеров взрослых. Так, например, в 1952—1953 гг. в лесо-лугово-степном поясе Тянь-Шаня среди

<sup>1</sup> У грызунов первая  $1/4$ — $1/3$  периода беременности не улавливается невооруженным глазом (Гупкина и Медведева, 1956).

625 размножавшихся самок оказалось 8 мелких особей (1.3%). Длина их тела была 42—46 см, вес (в мае и июне) — 2.5—3.7 кг, т. е. по этим показателям они соответствовали неполовозрелой переходной группе.

Сопоставление различных показателей, характеризующих ход размножения, заставляет нас использовать с этой целью данные лишь за весенний период, а сравнение величины выводков оценивать только по числу плацентарных пятен.

Наблюдается уменьшение величины приплода с возрастанием высоты местности. Такое же направление имеют различия в степени участия самок в размножении: в течение ряда лет наблюдений в альпийском поясе размножалось относительно меньшее число взрослых самок, нежели в нижележащих высотных поясах. Уменьшение величины приплода М. И. Исмагилов (1956), видимо, правильно объясняет большим отходом молодняка в нижнем поясе гор, где более интенсивно проводился промысел и многочисленной естественные враги. Интересно, что в высокогорных степных и полупустынных долинах Киргизии (Аксай, верховье р. Нарын), где хищники так же многочисленны, как и в среднегорье, наблюдается более высокий приплод.

Значительных различий в числе плацентарных пятен по годам не установлено, однако разная степень участия самок в размножении выражена отчетливо. Она обусловлена степенью нажированности в предыдущем сезоне и, видимо, кроме того, связана с условиями в период спячки (Некипелов, 1957б; Бибилов, 1961, и др.).

Различия в характере размножения при изменившейся численности популяции имеют большой размах, но до сих пор не привлекали должного внимания исследователей (табл. 13).

Т а б л и ц а 13

Число плацентарных пятен у серого сурка в связи с плотностью населения (Тянь-Шань)

Место наблюдений	Высотный пояс	Число плацентарных пятен			
		n	нормальная популяция	n	разреженная популяция
Кулуктау.	Лугово-степной . .	70	2—5.3—9	48	3—5.9—9
Кокпак.	Лесо-лугово-степной	166	2—5.2—8	102	2—6.1—10
Кокжар, Сарыджаз, Турук.	Альпийский . . . .	173	1—4.5—9	128	1—5.3—10

В популяции с разреженной численностью во всех рассмотренных случаях отмечается увеличение числа плацентарных пятен и процента участвующих в размножении самок. При этом в случае проведения истребительных работ более интенсивно проходило размножение в тех местах, где оставшиеся зверьки успели образовать новые семейные пары. Там, где сурков истребляли в более поздние сроки и они залегали поодиночке, размножение их весной следующего года оказалось подавленным (Бибилов, Димитрюк и др., 1961).

Наконец, степень участия самок в размножении зависит и от их возраста (табл. 14).

Резорбция эмбрионов в большей или меньшей степени наблюдалась во все годы работы териологов противочумных станций на Тянь-Шане. В некоторые годы она была установлена примерно у половины размно-

Т а б л и ц а 14

Различия хода размножения самок серого сурка с точно определенным возрастом (урочище Кулуктау, 1959 г., данные В. П. Червяковой)

Возраст самки	Число исследованных	Участвующих в размножении (в процентах)	Число плацентарных пятен (пределы, среднее)
Двухлетки . . . . .	32	3.1	4
Трехлетки . . . . .	22	22.7	4—4.8—6
Четырехлетки . . . . .	23	39.1	4—5.1—6
Зрелые (зверьки пяти лет и старше) . . . . .	56	53.6	1—5.0—9

жающихся самок. Так, например, в 1952 г. в Терской Алатау из 127 исследованных самок полное или частичное рассасывание эмбрионов отмечено у 63. Оно может иметь место на всех стадиях их развития, но наиболее часто во второй половине беременности, когда размеры нормально развитых эмбрионов больше 2.0 см. Полная резорбция наблюдается редко. Количество рассасывающихся зародышей, по наблюдениям 1952 г., колебалось от одного до шести, составляя в среднем около двух на одну самку. Это число больше на последней стадии беременности: конец марта — 1.6, 1-я декада апреля — 2.0, конец апреля — 2.2.

Величина резорбции связана с погодными условиями в период беременности, что хорошо иллюстрируется наблюдениями в 1952—1954 гг. на Тянь-Шане (Бибилов, 1961). Резкое падение упитанности зверьков за время метели 6—8 апреля 1952 г. и последующие холодные дни, совпавшие примерно с концом первой половины периода беременности, привели к рассасыванию эмбрионов у 50% самок. В 1953 г. у добытых в первой декаде апреля 18 беременных самок не наблюдалось резорбции эмбрионов. Погода была благоприятной. В начале второй декады (13—15 апреля) был сильный снежный буран, вызвавший четырехдневное отсиживание сурков в норах без корма. Видимо, в результате ослабления организма у 17 из 30 беременных самок, выловленных после окончания снегопада, наблюдалась частичная резорбция эмбрионов.

Весной 1954 г. беременные самки с резорбирующимися эмбрионами встречались в небольшом количестве (12%); в апреле не было длительных снегопадов. Жестокая пурга в начале мая (выпавший снег до полуметра глубиной лежал 5 дней) не повлияла неблагоприятно на течение беременности, так как подавляющее большинство самок к этому времени благополучно ощенилось.

Сильнее всего резорбция эмбрионов была выражена крайне суровой весной 1959 г. В урочище Кулуктау рассасывание зародышей отмечено у 27 беременных самок из 49 (55.1%), причем у 5 самок эмбрионы резорбировались полностью.

Размеры гибели сурчат в норах до появления на поверхности и в первые дни после него выяснены недостаточно.

На одном из участков альпийского пояса Тянь-Шаня (верховья р. Сарыджаз) в июле 1959 г. при сплошном вылове добыто 35 ощенившихся самок с числом плацентарных пятен 2—5.1—8. Таким образом, судя по темным пятнам, было рождено 178 детенышей. Выловлено же было только 137 сурчат, а следовательно, погиб 41 сурчонок, что составляет

23% от числа родившихся. В пересчете на одну оценившуюся самку отход молодняка в этот период выразился в 1.2.

В течение первого лета жизни погибает примерно половина сурчат из числа появившихся на поверхности. О последующей гибели молодняка можно судить, сопоставив число их в выводах перед залеганием и в первые недели после появления их на поверхности весной следующего года. В урочище Кокпак (Тянь-Шань) первое составило в 1953 г. 1—2.1—5 ( $n = 15$ ), второе — 1—1.9—5 ( $n = 39$ ). Косвенным доказательством гибели сурчат в зимних норах служат частые находки при раскопке нор костных остатков молодых зверьков.

Если суммировать эмбриональную смертность, детскую смертность до залегания и в период первой спячки, нужно заключить, что в течение первого года жизни у серых сурков погибает до 70% приплода. Эта величина зависит от многих причин: погодных условий весной, обилия врагов, уровня наживровки, связанной с обеспеченностью кормом и степенью беспокойства, условий зимовки и ряда других. Запасы жира, наименьшие у годовалых сурков, ставят их в большую зависимость от условий погоды ранней весной по сравнению с зверьками старшего возраста. Она усугубляется повышенными энергетическими расходами, связанными с ростом и развитием и с высокой подвижностью животных. Прямым доказательством этому служит уменьшение среднего числа годовиков в выводках весной.

Смертность двух- и трехлетних сурков почти совсем не изучена.

Прямых доказательств предельного возраста серых сурков в природе нет, однако косвенные данные говорят о большой продолжительности их жизни. Вряд ли предельный возраст жизни в естественной обстановке ограничивается 7—8 годами (Айзин, 1954). Рассчитывая ход ежегодного стирания верхнего М<sup>3</sup>, В. П. Червякова (личное сообщение) пришла к заключению, что отдельные особи живут более 15 лет. Данные о большом количестве зверьков зрелого и старого возраста в популяции, в несколько раз превышающем объединенное число четырехлетних и пятилетних особей, позволяют предполагать, что среди взрослых зверьков не меньше половины составляют животные старше восьми лет. Возможно, что и двадцатилетний возраст не является пределом жизни отдельных животных.

Новорожденные сурчата — голые и слепые, с длиной тела 9.4—11.0 см, хвоста — 1.4 см, стопы — 1.2 см; вес их — 31—40 г (Летов, 1944; Исмагилов, 1956).

Молодые появляются из нор, имея длину тела 20—25 см, вес 0.25—0.35 кг, короткий шерстный покров, темный и редкий волос. Растут сурчата быстро. В быстром же темпе происходит развитие зубов, формирование черепа и скелета. Большеголовость, большелопость и толстогувость постепенно утрачиваются; приобретает подвижность и ловкость движений. Буквально через несколько дней после первого выхода развивается осторожность: зверьки теряют доверчивость и уже не столь легко приручаются как «молочные» сурчата.

В одном выводке сурчата отличаются друг от друга размерами.<sup>1</sup> В период выкармливания эти различия сохраняются и даже усиливаются, особенно в больших выводках, где соперничество детенышей между собой за лучший сосок матери играет большую роль. Сохраняются они и в течение всего первого лета жизни (табл. 15).

<sup>1</sup> Разница в длине эмбрионов перед родами достигает 10—16 мм.

Т а б л и ц а 15

Пределы колебания и средняя разница в весе и размерах сурчат в одном выводке с мая по август (урочище Кокпак Тянь-Шань, 1953)

	Возраст сурчат (в днях)							
	около 50 (конец мая)		около 60 (I декада июня)		около 70 (II декада июня)		90—120 (июль—август)	
	вес (кг)	длина тела (см)	вес (кг)	длина тела (см)	вес (кг)	длина тела (см)	вес (кг)	длина тела (см)
Пределы колеба- ния . . . . .	0—0.35	1—9	0—0.35	1—6	0.05—0.25	1—6	0.3—0.9	1—7
Средняя разница	0.14	4.0	0.12	2.9	0.24	2.4	0.23	1.8

П р и м е ч а н и е. В каждом периоде средняя разница подсчитана на основании промера сурчат в 14—24 выводках.

Особенно неблагоприятные условия создаются для отставших в росте сурчат при переходе их на питание растительным кормом, так как у них нет еще всех коренных зубов и они не могут пережевывать пищу. Кстати сказать, в это время и нормально развитые сурчата имеют неполностью сформировавшиеся островершинные коренные и очень плохо разжевывают корм.

Значительную изменчивость размеров тела и веса сурчат в первый период их роста обычно объясняют растянутостью периода рождения (Корзинкина, 1935). Однако, имея в виду довольно дружное появление молодняка на поверхности, по-видимому, правильнее объяснять ее индивидуальными различиями темпа роста зверьков в отдельных выводках. В период, предшествующий залеганию сурчат в спячку, темп роста несколько замедляется, однако вес нарастает с той же интенсивностью, вследствие непрерывного накопления жира. Такая приостановка роста и одновременно непрекращающееся накопление жира отставшими в развитии сурчатами — приспособление, широко распространенное у всех видов *Marmota*, служащее для выживания приплода в зимний период.

В период спячки заметного роста сурчат не происходит. Вес их в это время уменьшается примерно на  $\frac{1}{3}$  (0.6 кг в среднем), причем большая часть этой потери, видимо, происходит после пробуждения, в первые дни наземной активности.

В течение второго лета жизни сменяется несколько периодов роста и развития молодых сурков, в каждом из которых наблюдается или увеличение размеров при несколько замедленном привесе, или, наоборот, интенсивная прибавка веса, сочетающаяся с более замедленным ростом. Смена этих периодов укладывается в общие схемы чередования роста и развития, описанные у других животных и человека.

Индивидуальные различия размеров и веса годовалых сурков выражены не менее резко, чем в первое лето их жизни. Они проявляются также и в других признаках: строение зубной системы и черепа, семенников и др.

Темп роста годовиков значительно замедляется по сравнению с сеголетками, длина тела возрастает на 15—20%, а вес увеличивается примерно вдвое. В течение третьего и четвертого лета это замедление еще более заметно: длина тела в среднем увеличивается на 4% за год, а вес — на  $\frac{1}{3}$  исходной величины.

Из-за большой продолжительности жизни, позднего наступления половозрелости и наличия нескольких возрастных групп неполовозрелых зверьков, возрастная структура населения у серого сурка отличается сложностью. Для ее оценки можно использовать материалы практически полного, весенне-летнего вылова, проводившегося в центральном Тянь-Шане в течение ряда лет (1952—1959) на большой площади (сотни квадратных километров) с противоэпидемической целью. Соотношение полов оказывается не одинаковым у зверьков разного возраста. Оно близко к единице в переходной группе, тогда как среди взрослых несколько увеличена доля самцов. Последнее заключение не соответствует общепринятому представлению об уменьшении доли самцов в старших группах в связи с их большой активностью и смертностью из-за этого. В разреженной популяции соотношение резко изменяется, проявляя сходную тенденцию на разных участках и при обследовании в различные годы. Так, в младших возрастных группах (сурчата и годовики) число самцов и самок примерно одинаково, хотя некоторое уменьшение числа первых, видимо, и имеет место. Особенно резко уменьшается доля самцов в переходной группе (до 30—40%) и остается заметно меньшей среди взрослых. Уменьшение числа самцов среди двух- и трехлетних сурков можно объяснить их увеличивающейся гибелью, которая обусловлена возрастающей трудностью подыскания пары для образования новой семьи.

Возрастной состав популяции серого сурка существенно зависит от степени ее насыщенности. Насыщенная, «благополучная» популяция характеризуется большой долей неполовозрелых зверьков (более 20%) и относительно небольшим числом сеголеток. В ненасыщенных популяциях, как например на территориях с интенсивными эпизоотиями и при умеренном промысле, резко уменьшается число зверьков неполовозрелых групп (одно-, двух- и трехлеток) и наиболее велика доля взрослых особей. Разреженной популяции свойственно обилие молодняка в результате повышенного размножения и, видимо, хорошего выживания. В связи с этим относительно невелика доля взрослых особей.

В результате четырехлетних наблюдений можно было обнаружить следующие изменения в структуре разреженной популяции. На следующий год после первичного истребления основной массы зверьков произошло значительное относительное увеличение числа взрослых животных. На второй год в результате интенсивного размножения резко возросла доля сеголеток, но численность неполовозрелых зверьков старших групп оставалась минимальной. Возможно, последнее явилось результатом высокой гибели становящихся половозрелыми зверьков, которые предпринимают большие перемещения в поисках новой семьи. На третий год сохранялось численное преобладание в популяции сурчат. Доля неполовозрелых продолжала быть незначительной, хотя и несколько увеличилась по сравнению с предыдущим годом, видимо, за счет хорошего выживания молодняка. Процент взрослых в популяции сократился до одной трети, причем в большей мере это определилось большим приплодом, но не их повышенной гибелью, так как в течение всех этих лет происходило постепенное увеличение плотности популяции — приплод был больше отхода.

**Образ жизни.** Появление серых сурков после спячки на поверхности, как правило, сопровождается «пробиванием» зверьками слоя снега, покрывающего зимние норы. В некоторых случаях толщина его достигает 1 м, а чаще нескольких десятков сантиметров. При первом выходе обычно откапывается один из наклонных ходов, а земля отгребается внутрь него.

так что на поверхности не обнаруживается никакого выброса земли. Иногда поверхностная, сильно промерзшая и обледеневшая часть «пробки» при этом не раскапывается, и зверьки прокапывают новый обходной ход, длиной в 0,5—1 м.

Активность только что вышедшего после спячки сурка понижена; обычно он не отходит от норы и неподвижно лежит на снегу, проводя на солнце несколько наиболее теплых часов. С 3—4-го дня зверьки начинают отходить от нор, расчищают от снега и земляных пробок основные выходы и постепенно протаптывают в снегу тропинки к летним норам и к ближайшим проталинам, где начинает пробиваться зеленая трава. Загрязнение снега землей, выбрасываемой при расчистке входных отверстий и растаскиваемой на лапах, ускоряет стаивание снега на сурчинах. Здесь вскоре обнажается земля и появляется зеленый корм. В пасмурные, холодные дни зверьки обычно совсем не показываются на поверхности и отсиживаются в зимней норе.

У зверьков, появляющихся на поверхности в более поздний период весны, после выхода основной массы животных, срок пониженной активности сокращается с 5—7 до 1—2 дней. Уже на 2—3-й день они начинают кормиться и далеко уходят от зимней норы.

Характерными особенностями поведения сурков через 1—2 недели после их массового появления является дружность их выхода на поверхность, большая дальность отхода от зимних нор из-за ограниченности мест кормежки и редкое посещение нежилых нор, так как зверьки теплое время дня проводят в кормежке и играх на поверхности. В это время можно часто наблюдать скопления по 10—15 зверьков на обнажившихся от снега склонах, к которым ведут тропы от ближайших зимних нор. Пожалуй, именно ранней весной, когда уже полностью закончился выход сурков из спячки, а активность их высока, визуальный учет дает наиболее правильные результаты. В это время недоучет выражается примерно в 40%. В остальные же периоды наземной активности сурков поправка к данным визуального учета значительно возрастает и, несмотря на обилие молодняка, происходит отчетливое общее сокращение числа зверьков, наблюдаемых на поверхности. В середине лета, даже в часы наибольшей активности, редко удается учесть более половины обитающих на участке зверьков (Бибиков, 1956).

В конце весны и летом серые сурки очень подвижны, так как в это время многие переселяются из зимних нор в летние, а становящиеся половозрелыми животные покидают свои старые участки обитания. Выселяющиеся особи не имеют постоянных нор и все время сменяют летние. Наблюдениями за окрашенными сурками установлено, что в 12 случаях меченые зверьки уходили не в ту нору, из которой они вышли утром, и только в 4 случаях зарегистрирован уход их туда, где они провели предыдущую ночь.

В последний месяц бодрствования, когда в основном уже закончилась линька, число наблюдаемых на поверхности зверьков заметно уменьшается, так как упитанность их к этому времени возрастает и они меньше времени тратят на кормежку. Одновременно интенсивность выхода обнаруживает большую зависимость от условий погоды, чем раньше.

Отличия наземной активности серых сурков разного пола и возраста, установленные путем круглодневных наблюдений за предварительно покрашенными урзолом особями (Бибиков и Жирнова, 1957), сходны с таковыми у других видов, а также у сусликов. Весной и в начале лета взрослые самцы, яловые самки и годовики находятся на поверхности более длительное время, чем размножающиеся самки. В последующий

период, перед залеганием в спячку, наиболее активной частью популяции становятся освободившиеся от заботы о потомстве самки и сурчата. Самцы и неполовозрелые сурки сокращают время пребывания на поверхности и особенно сильно время пастбы.

Более подробно различия наземной активности серых сурков характеризует В. П. Червякова. По ее данным, взрослые самцы и яловые самки наиболее продолжительное время находятся на поверхности лишь около 20% времени — в норах. Нахождение на поверхности у них распределяется примерно одинаково на утренние и вечерние часы (в среднем 49 минут в течение каждого часа). В полуденные часы летом заметны спад активности и увеличение времени пребывания в норах.

Оценившиеся самки в отличие от других взрослых сурков более длительное время (до 70—80%) находятся в норах. В основном они активны вечером, между 17 и 20 час.

Годовики большую часть дня проводят на поверхности; в отличие от них сурчата около половины дневного времени отсиживают в норах. Они часто, но на короткое время прячутся, что, возможно, связано с их менее совершенной терморегуляцией. Для годовалых сурков характерно постепенное повышение наземной активности к вечеру. Сурчата, наоборот, снижают время пребывания на поверхности от 35 минут в течение одного часа утром, до 27 минут днем и 20 минут вечером.

Если наземная активность популяции сурков в целом характеризуется одновершинной (весной и осенью) или двувершинной (летом) кривой, то активность отдельных животных всегда многократно прерывается — каждый зверек в течение дня часто прячется в нору и вновь выходит на поверхность. Непрерывное пребывание на поверхности редко превышает 1.5—2 часа, в большинстве же случаев оно оказывается значительно меньше одного часа. Пожалуй, только утром и перед окончательным уходом в нору на ночевку животные постоянно находятся на поверхности более длительное время.

Существуют также, пока еще слабо изученные, географические и высотно-поясные отличия в активности серых сурков, проявляющиеся в различиях ее сезонных сроков. Имеются данные, что в высокогорье, где она сокращена, зверьки больше тратят времени на кормежку и у них слабее выражен дневной перерыв активности, что способствует интенсификации процессов жиронакопления. В спячку серые сурки залегают семьями. Число зимующих в одной норе зверьков колеблется в значительных пределах. Чаще всего на нетронутых промыслах территориях зимуют вместе 5—10 животных: пара взрослых, 1—4 неполовозрелых, 2—4 сеголетка. Среди неполовозрелых встречаются как вторично зимующие зверьки (становящиеся двухлетками), так и зимующие третий раз (обычно становящиеся к весне половозрелыми). В последнем случае число взрослых животных может оказаться больше двух. Довольно часто, особенно на участках постоянного промысла или в условиях протекающей эпизоотии, в зимовочной норе оказывается всего 2—4 или даже 1 сурок.

Продолжительность спячки и ее календарные сроки значительно отличаются в разных географических популяциях и высотных поясах. Наиболее коротка она у новосибирских сурков — 6.5 месяцев — и степном поясе гор Казахстана (Тянь-Шань, Тарбагатай) — около 7 месяцев. Наиболее продолжительна в высокогорье Алтая и Тянь-Шаня — до 8 месяцев.

Очень мало известно о том, как происходит засыпание сурков. Примерно за две недели до окончательного залегания, большинство членов совместно зимующей семьи почти совсем перестает появляться на поверхности, проводя, видимо, время в норе в полусонном состоянии. Более

активны в это время сурчата и недостаточно заживевшие взрослые особи. Очевидно, они-то и осуществляют окончательное «пробкование» норы.

Очутившись в закупоренной земляными «пробками» зимней камере, зверьки попадают в обстановку полной темноты, низкой температуры (5—10°) и самое главное повышенного содержания углекислоты при ограниченном запасе кислорода. Если с первыми двумя факторами зверьки сталкивались постоянно и летом, то последний, по-видимому, для них нов и оказывает наибольшее воздействие. Простейший расчет потребляемого семьей сурков кислорода показывает, что запаса его в зимней камере (примерно 200 л) должно было бы хватить только на несколько десятков часов. Вероятно, после завершения закупорки потребление его резко снижается по сравнению с теми показателями, которые получены экспериментально в период перед спячкой. Наряду с быстрым сокращением запаса кислорода в зимней камере происходит накопление углекислоты. Этот процесс лишь частично сдерживается уменьшением дыхательного коэффициента у засыпающих зверьков за счет поглощения части выделяемой углекислоты их кровью. Нельзя, однако, не учитывать возможности небольшой вентиляции зимней камеры через «пробку» и процессов поглощения углекислоты окружающим грунтом. Во всяком случае в первые дни после закупорки и до промерзания «пробки» эти явления несомненно играют важную роль.

Основываясь на имеющихся наблюдениях, следует предполагать, что в естественных условиях засыпание подготовленных к этому сурков происходит постепенно; наступлению глубокой спячки предшествует более или менее продолжительный переходный период, когда уровень обмена веществ и температура тела значительно понижены. Резкий переход к спячке в условиях неволи, когда сурки сильно истощены и покой их постоянно нарушается, неестественен. Интересно, что в условиях клеточного содержания серые сурки впадали в глубокую спячку только в конце октября-ноября, т. е. спустя 1—2 месяца после того срока, когда они оканчиваются под землей в природе. Вероятнее всего, эта разница сроков — результат условий неволи. Однако можно связывать ее и с наступлением глубокой спячки не сразу же после пробкования нор. С последним предположением согласуются и результаты опытов по действию на сурков углекислоты в закупоренных садках, вызывающих гибель неподготовленных к спячке сурков в сентябре и засыпание их в тех же условиях в более позднее время.

В опытах во время спячки при 5° серые сурки теряли в сутки в среднем 0.09—0.18% исходного веса, что соответствует абсолютной потере веса 1.0—4.2 г. При спячке в условиях низкой температуры (1°) или более высокой (8°) величина потери веса возрастала до 0.18—0.36% исходного веса в сутки (Бибинов, Трухачев, Исакулов, 1963). Сурчата теряли относительно меньше, так как спячка их, видимо, глубже.

Эти материалы согласуются с опубликованными ранее данными о значении постоянства температуры около +5° для наиболее экономного расходования энергетических запасов у сурков во время спячки (Лешкович, 1950; Eisentraut, 1956).

Разнообразие местообитаний серых сурков не сказывается заметно на изменении их повадок. Поселившись в лесу зверьки не проявляют сколько-нибудь существенных отклонений в своем поведении по сравнению с обитателями открытых биотопов. То же самое относится и к животным, обитающим среди россыпей камней и в скалах. Ловкость зверьков при передвижении по камням, использование больших валунов как наблюдательных пунктов, способность к лазанию, известные всем наблю-

давшим жизнь сурков среди камней, не являются их специфическими особенностями в этих местообитаниях. Лазающие способности хорошо выражены у серого сурка и при обитании в плакорных условиях, так как передвижение по вертикальным ходам нор не способствовало утрате этой привычки.

Из органов чувств у серого сурка, как и у других представителей рода, лучше всего развито зрение, слух же — значительно слабее, что согласуется с размерами ушной раковины, чуть выступающей из шерсти. Однако нельзя сказать, чтобы сурки плохо слышали. Серый сурок дольше отсиживается в норе в тех случаях, когда колышек, закрепляющий капкан, забивается, а не вдавливается в грунт; крик сородичей, предупредждающий об опасности, он слышит за несколько сот метров и отчетливо реагирует на тревожный свист каменки-плясуньи, задерживая выход из норы при подкарауливании его охотником. Обоняние развито, по-видимому, слабее, чем другие органы чувств; во всяком случае незаметно, чтобы сурки чувствовали запах железа при ловле их капканами. Больше значение имеет привычное зрительное впечатление от ненарушенного микрорельефа поверхности и общего вида выхода из норы, где маскируется капкан.

Крик серого сурка очень сходен с криком байбака и тарбагана. Он всегда двусложный; более грубый, сочный у взрослых зверьков и тонкий — у молодых, нечто вроде — «кафи-кафи» или «хаг-хаг».

Поведение сурков при возникновении опасности описал П. П. Тарасов (1961б). Наиболее дружно подаются сигналы тревоги при появлении волка, лисицы или собаки. Вид человека вызывает шумную реакцию только в тех местах, где сурков мало беспокоят. Наоборот, в местах интенсивного промысла животные молчаливы, так как в результате прямого отбора ретивые свистуны чаще платятся своей жизнью. Учитывая крайнюю трудность выявления сурков при разреженной численности, рекомендуется при проведении учетов брать с собой собаку, вид которой обычно вызывает звуковую реакцию, что облегчает обнаружение зверьков (Бибииков, 1956).

Предупреждение об опасности осуществляется, кроме голоса, еще и самим поведением. Вид бегущего к норе и взмахивающего хвостом сурка вызывает немедленную реакцию ближайших сородичей, независимо от крика. Остановившись у входа в нору (сурок «ныряет» в нору только при крайней опасности), зверек становится столбиком или ложится у норы и продолжает подавать предостерегающий сигнал отрывистыми взмахами хвоста. Эта особенность поведения сохранилась у всех сурков как напоминание о повадках общих белличьих предков, для всех современных белличьих резкое подергивание хвостом не менее характерно. Несомненно, что черная окраска хвоста у многих сурков имеет приспособительное значение именно в связи с этой его сигнальной ролью.

Наблюдение за окружающей обстановкой и поведением соседей ведется почти непрерывно. Даже голодный сурок во время кормежки постоянно приподнимает голову и осматривается, а в высокой траве становится столбиком. Располагаясь на отдых, зверьки любят забираться на возвышающиеся крупные камни или валуны, пни и поваленные стволы деревьев, если они есть поблизости, откуда и наблюдают за окрестностями. Ведется оно и с наиболее возвышенных частей сурчины, где всегда имеется хорошо утрамбованная наблюдательная площадка. Имеющиеся в литературе указания на наличие сурков — «сторожей» не подтверждаются; наблюдение и предупреждение о возникшей опасности ведут все зверьки колонии.

Первые появляющиеся из норы на поверхность сурки очень осторожны. По-видимому, прежде чем высунуть голову зверек долгое время сидит под землей у лаза и прислушивается. Остальные сурки из этой же норы выходят смелее. Менее осторожны они ранним утром, из-за чего чаще попадают в капканы, именно в утренние часы.

Продолжительность отсиживания в норе потревоженных сурков зависит от степени испуга и меняется по сезонам, увеличиваясь в периоды общего понижения наземной активности.

По сезонам изменяется и степень уживчивости особей. Ранней весной редко можно увидеть дерущихся сурков, они настроены вообще дружелюбно, много играют, собираясь по несколько особей на освободившихся от снега участках. По мере приближения срока расселения начинает отчетливо проявляться неуживчивость зверьков в каждой семье. Это сопровождается чаще всего выселением самца из выводковой норы. Также в большинстве случаев отдельно поселяются и неполовозрелые зверьки предыдущих лет рождения. В весенне-летний период в поведении резко выражены склонности к индивидуальной жизни. Встречи у занятых нор часто сопровождаются ссорами и активным нападением «хозяина» норы на пришельца.

Пойманные в капканы зверьки очень агрессивны и кольцевать их в это время без проволочной сетки почти невозможно. Перед залеганием поведение вновь становится мирным. Вынутый из капкана сурок пассивен; он лежит, распластавшись, на земле, позволяет гладить себя и не вырывается при кольцевании. В этом сказывается общая физиологическая подготовленность к спячке. Игр и драк в это время незаметно, сурки очень миролюбивы.

При внезапной опасности, что случается во время переселения зверьков или большого удаления их от нор при кормежке, сурок затаивается, плотно прижимаясь к земле, и подпускает человека плотную. Заметив, что он обнаружен, бросается бежать. Догнать его в летнее время не так то просто. Осенью заживевший сурок удирает медленно. Настигнутый врагом, он садится лицом к неприятелю и начинает угрожающе урчать и щелкать (стучать) зубами, широко раскрывая рот. При этом мех часто взъерошивается, а хвост становится распушенным. Протянутую палку отталкивает лапами или кусает «мертвой хваткой». При наличии поблизости хотя бы защитной норы, сурок устремляется к ней даже в том случае, если человек оказывается на его пути. Известен случай, когда застигнутый врасплох, сурок бросился в недостроенную защитную нору, из которой вся задняя часть зверька торчала наружу, настолько она была неглубока.

Будучи пойманными в первые дни после выхода на поверхность, сурчата легко привыкают к человеку и делаются совсем ручными. Подросшие и взрослые зверьки с трудом поддаются приручению. Переживавшие в условиях неволи, ручные животные к весне следующего года дичают, их привычка к человеку в значительной степени утрачивается. Однако при постоянном общении с такими зверьками утраченное дружелюбие их восстанавливается.

Серые сурки — оседлые животные. Однако эту оседлость, как и у других видов рода *Marmota*, нельзя понимать как постоянное обитание в одной и той же норе. Она проявляется в многолетнем использовании каждой семьей ограниченного по площади участка обитания с комплексом нор различного биологического типа. В пределах семейного участка напряженность перемещений бывает весьма высокой и часто имеет закономерный сезонный характер. Помимо сезонных перемещений в пределах

участка обитания, описаны выселения зверьков, причины которых разнообразны (Тарасов, 1961а, 1961б; Бибииков, 1961).

Закономерно происходит переход сурков из зимних нор в летние весной и возвращение обратно незадолго до залегания в спячку. Эти перемещения имеют массовый характер, охватывают все население (за исключением самок и сурчат, привязанных к выводковому гнезду), но отличаются, как правило, очень небольшим расстоянием (обычно десятки метров). Они начинаются через 2—4 недели после первого появления зверьков на поверхности и проходят постепенно, растягиваясь на 1—1.5 месяца. Готовящаяся к родам самка часто остается в зимней норе, но начинает пользоваться отдельным выходом. Самец чаще всего поселяется поблизости от этой норы.

В числе одной из причин, вызывающих переселение, указывают на различие условий (температура, влажность) в зимних и летних норах. Весной в зимовочных камерах становится холодно и сыро, а в результате ранневесеннего выплода паразитов в них накапливается большое количество блох и клещей (Бибииков, 1956; Прокопьев, 1958; Шварц, и др., 1961). Послебрачные игры и сравнительное миролюбие сурков в первый период после пробуждения сменяются появлением черт неуживчивости, что также ведет к переходу части зверьков к индивидуальному образу жизни. И, наконец, еще одной причиной оставления зимней норы являются худшие условия питания в непосредственной близости от нее, так как она обычно располагается там, где дольше весной сохраняется снежный покров, задерживающий здесь вегетацию растительности.

Перемещение сурков второгодков начинается примерно через полтора месяца после их весеннего выхода на поверхность. Хронологически оно обычно следует за выселением в летние норы и совпадает с рождением сурчат, присутствие которых в одной норе с остальными зверьками, по-видимому, ускоряет начавшийся процесс. Начиная самостоятельную жизнь, сурки этой возрастной группы, по-видимому, не сразу покидают прежний участок обитания и только при невозможности обрести новую семью поблизости уходят совсем. Вероятнее всего, они оседают где-то в пределах целостного поселения, но, если это им не удастся, именно они могут стать мигрантами. Описываемое нами расселение подростового молодняка наблюдается ежегодно у серых сурков и приводит, пожалуй, во многих случаях к наиболее дальним местным перемещениям (на 1—4.5 км по данным мечения).

Кормовые перемещения в ряде случаев оказываются тесно связанными со сменой зимовочных нор на летние. Но, кроме того, часто они имеют и самостоятельное значение. Так, по наблюдениям 1952—1953 гг. в Тянь-Шане, ранней весной серые сурки мигрировали в остепненный пояс гор из субальпийских лугов, что скорее всего вызывалось весенней бескормицей из-за длительного сохранения на этих последних снежного покрова. Вертикальные перемещения сурков описаны и для альпийского пояса Тянь-Шаня (Бибииков, Волохов и др., 1961; Тарасов, 1961а, 1961б). В последние годы все большее количество фактов подкрепляет гипотезу о том, что в ряде мест, как например в высокогорье Тянь-Шаня, кормовые перемещения сурков вызываются не только и не столько засухами, как это прекрасно было показано П. П. Тарасовым (1950, 1959б) для тарбагана в Хангае, но, наоборот, избыточным увлажнением в условиях низкой температуры (Бибииков, 1959; Бибииков, Тарасов и др., 1960; Тарасов, 1961а, 1961б, и др.). В этом случае зверьков вынуждают к местному перемещению плохие кормовые условия из-за задержки вегетации растительности.

Большое значение кормовых перемещений в процессе эволюции сурков наложило отпечаток на характер пространственного расположения колоний и нор различного типа на участках обитания отдельных семей. В горных и холмистых местах на таких участках норы обычно располагаются в виде цепочки поперек склона балки. В преобладающем здесь балочном типе поселения и сами участки обитания отдельных семей сурков расположены наподобие четок. При этом поперечник каждого из участков обычно бывает заметно короче его длины, вытягиваясь вдоль склона на 100—150, а в ряде случаев и на 300—400 м. Подобная форма колоний обычна, например, в Тарбагатае (Бибиков, 1959); не менее часто она встречается и в Тянь-Шане.

Знание закономерностей перемещения сурков в условиях сильно разреженной численности приобретает сейчас существенное практическое значение, так как во многих местах запасы их сокращаются в результате перепромысла, проведения истребительных мероприятий или других видов хозяйственной деятельности.

По данным Д. И. Бибикова и Н. М. Жирновой (1957), перераспределение серых сурков, сохранившихся после истребления, привело к уменьшению количества обитаемых нор, а число обитателей возросло за счет перемещения одиночек и формирования новых семей. Процесс продолжался и в последующие годы и постепенно привел к образованию довольно крупных скоплений, по несколько семей в одном месте. Это явление очень хорошо соответствует семейно-колониальному образу жизни сурков, благополучное существование которых возможно именно в условиях заполнения обитателями всех удобных колоний в пределах ядра поселения. Промысел также приводит к перераспределению оставшихся сурков и к увеличению их подвижности.

Распашка целинных земель на Тянь-Шане проводилась довольно широко в последние годы. Например, в б. Нарынкольском районе Алма-Атинской обл. распаханно в общей сложности несколько тысяч гектаров заселенных сурками. Распаханные земли представлены большим количеством мелких «лоскутов» (обычно до 200—300 га) в расширенных частях речных долин. Многочисленные здесь до распахки сурки уже через 1—2 года полностью исчезли с посевов. Большая часть их переместилась на близлежащие склоны.

Перемещение серых сурков происходит и под воздействием интенсивного скотосоя. Пышные альпийские луга и лугостепи на высокогорных пастбищах Тянь-Шаня в течение двух месяцев настолько изменяются под влиянием скотосоя, что со второй половины августа становится необходимым подкармливать верховых лошадей овсом; вегетация растительности по существу прекращается и от копыт поднимаются облака пыли. Естественно, что жизнь сурков в этих условиях необыкновенно осложняется. Это выражается в перемещении части зверьков вверх по склонам, где зверьки избегают постоянного беспокойства от людей и собак и не испытывают недостатка в корме (Бибиков, 1963). О переселении сурков под влиянием деятельности человека в Томской обл. сообщают также И. П. Лаптев и Б. С. Юдин (1952).

Имеющийся опыт по акклиматизации показывает на увеличение миграционной активности животных на новом месте. Так, алтайский сурок во второй половине тридцатых годов был выпущен в Гунибском районе Дагестанской АССР. Сразу же после выпуска некоторые зверьки ушли на несколько километров, но в последующие годы значительных перемещений не наблюдалось (Шапошников и Крушинская, 1939; Репьев, 1954; Имшенецкий, 1960).

Дальние выселения серых сурков за пределы прежнего поселения происходят, видимо, не столь уж редко. В северо-восточной части Центрального Тянь-Шаня дважды наблюдались одиночные мигрирующие серые сурки. Взрослый самец, в другом случае яловая самка, были замечены в 3—5 км от ближайших поселений; зверьки двигались поперек Кегенской долины в направлении р. Каркары. До следующего поселения им предстояло пройти не менее 15 км. Интересно, что в этом районе, на совершенно лишенной поселений сурков сухостепной долине, имеется несколько старых могильных курганов, высотой в 5—6 м, вблизи от одного из которых и был пойман мигрирующий сурок. При обследовании курганов выяснилось, что на каждом из них имеются норы, лишенные постоянных обитателей, но со следами временного пребывания сурков. В результате неоднократного посещения курганов мы убедились в том, что норы, располагающиеся на склонах, являются своеобразными «постояльными дворами» для мигрирующих животных и здесь проходит отчетливый миграционный путь, по которому, по-видимому, ежегодно перемещаются десятки зверьков из Кетменя в восточную часть Терской Алатау и наоборот.

Этим не исчерпываются случаи встречи серых сурков вдалеке от их поселений. Так, летом 1951 г. мигрирующий сурок, пересекавший шоссе, был замечен вблизи перевала Турайгыр; ближайшие норы располагались в одном километре от этого места. В июле 1963 г. мы наблюдали взрослого сурка, переплывшего р. Чу в районе Ортотокоя. О встречах одиночных сурков вдалеке от поселений неоднократно рассказывали местные жители — скотоводы и охотники. П. П. Тарасов (1961а, 1961б) пишет о встречах с сурками в верховьях р. Иныльчек, у подножья Хан-Тенгри, среди ледников и безжизненных осыпей.

О дальних переходах серых сурков в Тянь-Шане рассказывают и следы на снегу в ранневесенний период. Приходилось также встречать следы, оставленные на грязи зверьками мигрировавшими из бассейна одной речки в бассейн другой. Е. М. Корзинкина (1935) упоминает о случае находки взрослого самца, выселившегося на окраину Чуйской степи.

Ранней весной, в течение первого месяца после выхода зверьков из нор, следы их перехода через водоразделы в Тянь-Шане отсутствуют. Большинство встреч датируется второй половиной мая, июнем и июлем. В период, предшествующий залеганию зверьков в спячку, склонность их к миграции, по-видимому, вновь понижается. Несмотря на недостаточность наблюдений, можно уверенно заключить, что наиболее высокая миграционная активность приурочена к сезону общей высокой активности сурков, совпадающему с периодом их расселения.

По наблюдениям в Тянь-Шане, сурки мигрируют поодиночке. Однако, другие исследователи сообщали и о встречах пар зверьков (Теплов, 1935; Тарасов, 1961а, 1961б). По-видимому, последнее происходит реже. Среди мигрантов нам ни разу не встречались сеголетки, и только один раз вдалеке от поселений была поймана оценившаяся самка, у которой по неизвестным причинам погиб выводок (соски у нее не были оттянуты). Чаще всего мигрируют взрослые самцы, яловые самки и неполовозрелые сурки (двух- и трехлетки), т. е. животные, которые вообще характеризуются повышенной подвижностью.

Серые сурки маркируют участок обитания, по-видимому, оставляя свои метки на стенках ходов нор у их выхода. Сильный, специфический запах из посещаемых, но не постоянно обитаемых нор, вероятно, вызывается наличием оставленных сурками пахучих меток. Именно так пах-

нет секрет щечных желез серых и красных сурков. На наш взгляд, именно нора является предметом охраны, хотя есть наблюдения, что и тропинки сурков, соединяющие норы на участке обитания семьи, также охраняются обитателями. Большое значение для распознавания заселенного участка имеют наружные «уборные» сурков, обычно располагающиеся на сурчинах в небольших углублениях.

Кроме описанных способов маркировки занятого участка, нужно придавать значение и звуковой ее маркировке, благодаря периодически издаваемым зверьками крикам, не имеющим значения предостережения об опасности.

Можно предполагать, что различные приемы маркировки территории преследуют одну цель — обозначение занятости участка, что в свою очередь объясняет преимущественно мирные отношения у этих грызунов, контролирует плотность населения, обеспечивает расселение и более полное использование пригодной для жизни территории.

**Враги, паразиты и эпидемиологическое значение.** Хищники добывают преимущественно молодых зверьков, и этим обусловлена высокая смертность сурчат. Взрослые редко становятся жертвой хищных млекопитающих, а из хищных птиц, видимо, только беркут добывает здоровых крупных сурков и летом питается главным образом ими. Сурки очень бурно реагируют на появление этой птицы в воздухе, устремляются к норам и не скоро успокаиваются. Этого не скажешь о их поведении при виде бородача, грифа, сипа или черного коршуна, которые питаются только полудохлыми или павшими сурками.

В высокогорье Тянь-Шаня норы сурков раскапывает медведь. В наиболее глухих местах, где медведи еще обычны, примерно  $1/20$  нор сурков имеет следы раскопки. Очень редко зверь раскапывает гнездовую нору; обычно объем выброшенного при раскопке грунта не превышает одного кубометра. Все наблюдавшиеся нами случаи успешной охоты относились к раскопке защитных и летних нор. Максимальная глубина раскопанной медведем норы составляла 1.5 м, а протяженность траншей в раскопанной летней норе достигала 6 м. Известно несколько случаев систематического посещения медведем капканов, расставленных на сурков, и поедания попавшихся зверьков (Восточный Аксай, Сарыджаз).

Наибольший вред суркам приносят волки и особенно бродячие собаки, многочисленные в местах отгонного животноводства. Сурки очень активно реагируют на появление волка или собаки — тревожно кричат и немедленно подбегают к норам. Обычный прием охоты этих хищников заключается в неожиданном появлении из-за неровностей рельефа и перехватывании в быстром броске сурков, которые, заметив опасность, стремительно бросаются к спасительным норам. Лисица, а на востоке и корсак, добывают только молодых или больших зверьков. Сурки беспокоятся при появлении лисицы не столь сильно, как при виде волка или собаки. Многие зверьки лишь приподнимают голову и, убедившись в причине беспокойства, продолжают пастись. В помете лисиц и около их выводковых нор остатки молодых сурков встречаются постоянно. Считать светлого хоря серьезным врагом серого сурка нет достаточных оснований, хотя небольшой урон сурчатам он, видимо, и приносит. Зверек часто посещает норы сурков и в его шерсти постоянно обнаруживаются специфические сурочьи блохи. Барсук не вредит суркам, хотя часто они живут рядом и обмениваются эктопаразитами. Появление барсука не тревожит сурков. В капканах, поставленных у сурочьих нор, попадались перевязка и каменная куница (северо-восточная часть Центрального Тянь-Шаня); возможно, что они иногда добывают молодых.

Степная кошка и манул иногда посещают норы сурков и могут уничтожать сурчат. Барс часто живет рядом с сурками. При неудачной охоте на козлов, которыми он преимущественно питается, иногда добывает и более мелких животных, в том числе и сурков (Новиков, 1956).

На серых сурках паразитируют вши *Neohaematopinus palaeartcos* Ols., клещи и блохи. Из пяти видов последних преимущественно в шерсти зверьков живут *Ceratophyllus lebedewi* Wagn. (Центральный Тянь-Шань) и *C. dolabris* J. et R. (Восточный Тянь-Шань). В гнездах преобладают *Oropsylla silantiewi* Wagn. и *Rhadinopsylla li ventricosa* Ioff et Tifl. Пятый вид — *Pulex irritans* L. многочислен на сурках, обитающих в нижнем, более теплом высотном поясе Тянь-Шаня. Основная масса блох находится в гнездах сурков, запас их в шерсти не составляет и 10%. Численность блох испытывает заметные сезонные и годовые колебания, наибольшая она весной.

Из иксодовых клещей специфичен *Ixodes crenulatus* Koch., более многочисленный в среднегорье, паразитируют имаго, нимфы и личинки; в гнездах малочисленны, встречаются в трещинах стенок нор. В меньшем количестве на серых сурках паразитируют *I. persulcatus* P. Sch., *Dermacentor pavlovskyi* Ol., *Rhipicaphalus turanicus* B. Pom. и *Haemophysalis varburtoni* Nutt. (Гребенюк и Берендяева, 1955; Берендяев и Кулькова, 1961). Гамазовые клещи в гнездах серых сурков представлены не менее чем 10 видами, из которых наиболее многочисленны *Haemogamasus dauricus* Breg. и *H. mandschuricus* Vitzth. (Берендяев и Кулькова, 1961). Краснотелковые клещи изучены плохо. Известна только находка личинок *Naoschoenogastia rotundata* Schlug. и *Hannemania oudemansi* Schlug. в Терскей Алатау (личное сообщение С. И. Бгытовой).

У серого сурка на Тянь-Шане М. М. Токобаевым (1960) обнаружено 6 видов гельминтов. Наибольшее влияние повсеместно оказывает встречающаяся в большом количестве нематода *Ascaris tarbagan*, Schulz, которая локализуется в тонком отделе кишечника. Зараженность сурков нарастает к осени и иногда приводит к закупорке кишечника и к гибели, но перед залеганием сурки освобождаются от этих нематод.

Природная очаговость чумы среди серых сурков установлена в Центральном и Восточном Тянь-Шане и на Алтае. Возбудитель чумы передается от одного сурка другому с помощью блох *O. silantiewi* и *R. li ventricosa*, которые способны сохранять его в своем организме более года. Наиболее стойко укореняются эпизоотии чумы у верхнего высотного предела распространения сурков, где их поселения еще сохраняют непрерывность, а в норах многочисленны блохи. Протекающие эпизоотии локальны, охватывают обычно отдельными пятнами площадь в несколько десятков квадратных километров, но характеризуются большим падежом сурков, привлекающим стаи грифов и сипов. На таких участках эпизоотии не прекращаются десятилетиями, здесь обнаруживается до 10% зараженных чумой сурков, а зараженность блох в некоторых норах достигает 50%. Обострение эпизоотий провоцируется недостатком корма в годы засух или наоборот избыточного увлажнения. В общих случаях увеличиваются перемещения зверьков, т. е. возрастает внутрипопуляционный контакт, и ослабленные бескормицей зверьки чаще гибнут от болезни. Изменения в составе популяции, происходящие в результате гибели наиболее подвижных неполовозрелых зверьков, способствуют некоторому снижению напряженности эпизоотии. Эпизоотии чумы среди серых сурков приурочены к середине лета (июль—август). Ранней весной они не выявляются и постепенно затухают ко времени залегания зверьков в спячку. Зимой чумной микроб сохраняется в блохах; мень-

шее значение, видимо, имеют зараженные с осени и перезимовавшие зверьки.

С 1955 г. осуществляется план радикального оздоровления очагов чумы в Центральном Тянь-Шане путем резкого сокращения в них численности основных носителей.

**Хозяйственное значение.** У серого сурка оно больше, чем у других видов. В последние десять лет ежегодно заготавливается около 130 тыс. шкурок, что составляет почти половину заготовок всех сурков в СССР. Наибольшее количество добывается в Киргизии (около 100 тыс. штук), меньше в Казахстане (около 20 тыс. штук) и Алтайском крае (10 тыс. штук). По сравнению с концом 20-х годов, когда только в Казахстане и Киргизии добывалось около 300 тыс. сурков, заготовки значительно сократились, но в послевоенные годы на значительной части ареала наблюдается увеличение промысла.

Сопоставляя его размеры с запасами по отдельным районам ареала, нужно заключить, что последние используются нерационально и крайне неравномерно (Бибииков, 1963). Почти отсутствует промысел серого сурка в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике, Тарбагатае, Сауре, Джунгарском Алатау, глубинных районах Центрального Тянь-Шаня. При правильной организации использования запасов здесь можно добывать ежегодно 50—75 тыс. сурков. В то же время более доступные места Тянь-Шаня, Алтая и Саян перепромышляются, что приводит к подрыву основных запасов.

Серый сурок наиболее перспективен для акклиматизации, так как обладает крупным размером, хорошей шкуркой и широкой приспособляемостью к горным местообитаниям. Выпуск его в Дагестане прошел успешно, и есть все основания продолжить опыты по расселению в первую очередь на Кавказе за счет выпуска более крупных партий, завезенных из эндемичных по чуме районов.

#### 4. *Marmota sibirica* Radde (1862) — Монгольский сурок, или тарбаган (рис. 78—88; табл. 16, 17).

**Характеристика.** Длина тела до 565 мм, хвоста до 103 мм (в среднем около 25% длины тела). Шерсть, как и у байбака, сравнительно короткая и мягкая, желтовато-серая, испещренная темно-каштановыми (у темноокрашенных особей — буровато-черными) концами остевых волос. Нижняя поверхность рыжая, с сероватыми тонами. Бока тела выделяются своей светлой, палевой окраской, нередко довольно резко контрастирующей с окраской как верха, так и брюшной поверхности. Гемная «шапочка» на верхней поверхности головы хорошо развита. Щеки и область прикрепления вибрисс светлые; потемнение под глазами всегда имеется, хотя и может быть слабо развито. Ухо светлое, иногда рыжеватое. Окаймление губ белое, но по углам рта и на подбородке часто развита черная кайма. Хвост снизу и его конечная половина сверху — темные, серовато-коричневые.

Кондилобазальная длина — 85.6—90.0—99.5 мм, длина верхних коренных — 20.3—21.8—23.7 мм, нижних — 19.7—20.8—22.7 мм. Череп относительно узколобый (сходство с *M. camtschatica*), высокий и относительно широкоскулый. В переднем отделе скуловые дуги слабо расходятся в направлении назад. Заглазничный бугор выражен слабее, чем у других видов; вздутие в передне-верхнем углу глазницы и надглазничные вырезки соответственно слабо и умеренно выражены. Верхние края глазниц слабо приподняты, а концы надглазничных отростков умеренно опущены вниз.

Слезная кость укороченная (рис. 89), слезное и предкрыловое отверстия сравнительно крупные (как у алтайского сурка). Наименьшее расстояние между этими отверстиями чаще всего равно высоте слезной кости над первым из них. Шов между слезными костями и орбитальными крыльями верхнечелюстных — сплошной по всей его длине, а эти последние — без тенденции к редукции и, если и возвышаются над верхним краем слезной кости, то незначительно. Параокципитальные отростки опущены ниже поверхности слуховых барабанов, выпрямленные или слегка загнутые внутрь, базиокципитальные и мастоидные — невелики. Слуховые барабаны относительно короткие (в «группе *bobac*» короче только у *M. hi-*



Рис. 87. Монгольский сурок, или тарбаган (*Marmota sibirica* Radde). Фото Б. С. Юдина.

*malayana*) и широкие. Наружные края носовых костей параллельны в их задней трети (как у *M. bobac*), но далее явственно расходятся в направлении вперед (сильнее, чем у байбака). Резцовый отдел нижней челюсти в среднем лишь едва длиннее, чем у *M. bobac*, и как и у этого вида относительно тонкий. Основание венечного отростка относительно широкое (немногим уже, чем у *M. himalayana*), сочленовый отросток короткий и широкий в основании, основание углового отдела относительно узкое (в «группе *bobac*» уже только у байбака). Взаимное расположение венечного и сочленовного отростков как у этого вида.

Коренные зубы сравнительно слабо (как у *M. baibacina*) укорочены в передне-заднем направлении, верхние слабее нижних.  $P^3$  небольшой, хотя и несколько крупнее, чем у *M. baibacina*. По относительной длине  $P^4$  занимает промежуточное положение между этим видом и *M. himalayana*; степень развития на нем метаконуля (равно как и на  $M^1-M^2$ ) как у байбака.  $P_4$  не удлиненный, передний промежуточный бугор на нем слабо развит или отсутствует. По пропорциям этого зуба, так же как и резцов, занимает промежуточное положение между *M. baibacina* и *M. himalayana*. Задний корень  $P_4$  чаще всего раздвоенный на конце (обычно на  $\frac{1}{3}$  высоты зуба), реже корней два.

**Распространение.** От предгорных до альпийских лугостепей в Монголии и прилежащих частях СССР, Северо-Восточном и Северо-Запад-

ном (?) Китае. В Забайкалье заходит до района Гусиного озера по правобережью р. Селенги и до района горы Тологой по левобережью, далее — по степям юго-восточного Забайкалья. В Туве обитает в юго-восточной части республики (к востоку от р. Бурхей-Мурей), а в юго-восточных Саянах — к северу от оз. Хубсугул. Особенности ареала в местах сопри-

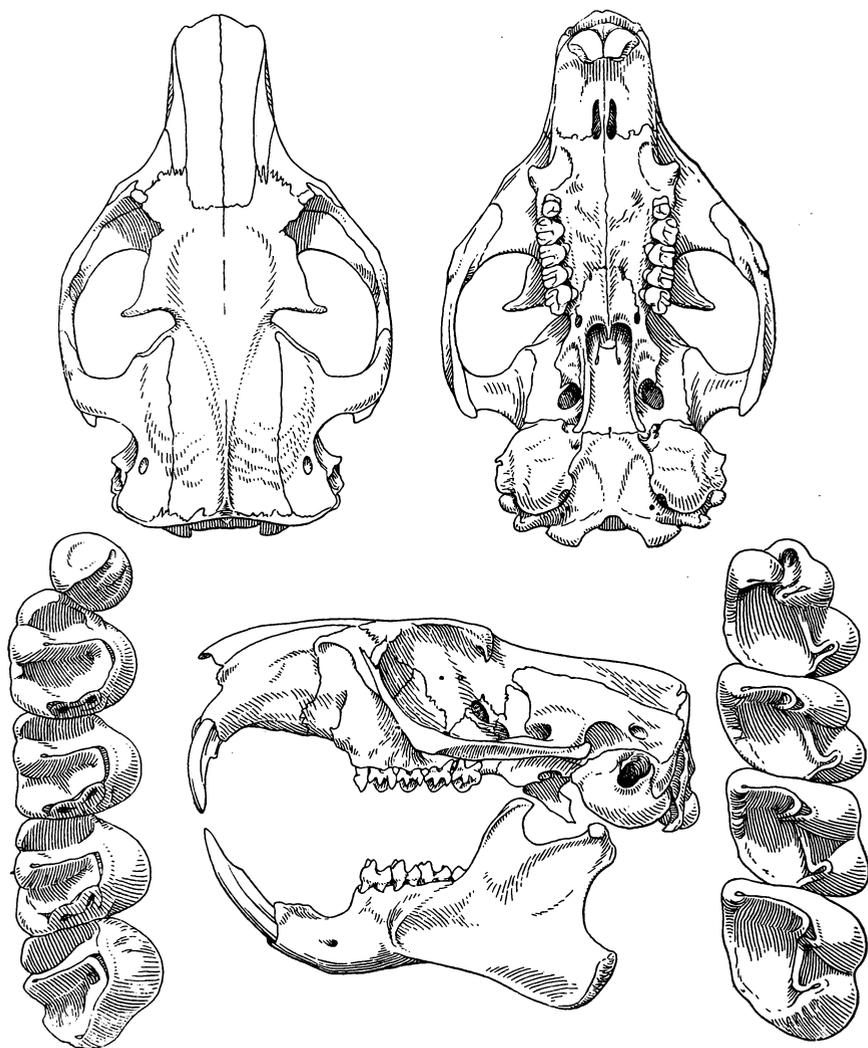


Рис. 88. Череп монгольского сурка, или тарбагана (*Marmota sibirica* Radde),  $\times 0.8$ .

косновения с областью распространения алтайского (южный Алтай и северная часть Монгольского Алтая) и камчатского (Восточный Саян) сурков выяснены недостаточно.

**История и систематическое положение.** Фрагментарные ископаемые остатки мелкого сурка, вероятно принадлежащие этому виду, известны из Забайкалья со времени позднего палеолита с территории современного ареала *M. sibirica*. Наиболее древние остатки сурков отсюда же происходят из красноцветов горы Тологой, к югу от Улан-Удэ (сборы

Э. А. Вангенгейм, 1959 г.). Это сильно деформированный и дефектный череп старой особи мелкого сурка (длина нижних коренных около 20 мм, верхних — около 21.5 мм), со значительно более мощными, чем у современного *M. sibirica*, верхними резцами, имеющими уплощенную по сравнению с современным видом переднюю поверхность, но со сходной формой носовых костей, и, насколько можно судить по сильно стертому и деформированному зубу, — свойственными современному тарбагану пропорциями Р<sub>4</sub>. Этот череп может принадлежать как новому, предковому для *M. sibirica* виду, так и *M. mantchurica* Tokunaga et Nahora (1939), опи-

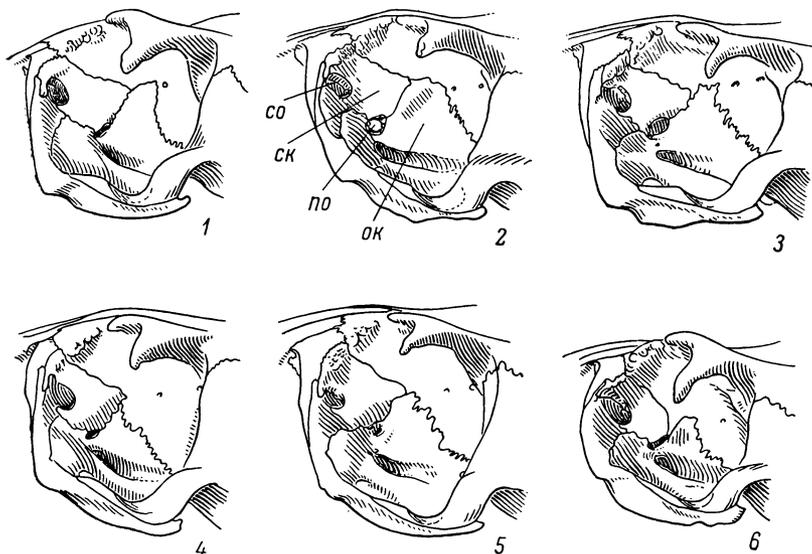


Рис. 89. Строение внутренней стенки орбиты у сурков.

1 — степной сурок (*Marmota bobac* Müll.); 2 — монгольский (*M. sibirica* Radde); 3 — серый (*M. baibacina* Kastsch.); 4 — длиннохвостый (*M. caudata* Geoffr.); 5 — камчатский (*M. camtschatica* Pall.); 6 — сурок Мензбира (*M. menzbieri* Kaschk.); со — слезное отверстие, ск — слезная кость, ок — орбитальные крылья верхнечелюстной кости, по — предкрыловое отверстие.

санному из плейсцена п-ова Корея.<sup>1</sup> Неясно также и отношение забайкальских остатков к мелким суркам из синантроповой пещеры Чоукоудянь (см. выше, стр. 336).

Как правильно отметила Л. И. Галкина (1962а), тарбаган более близок к байбаку, чем к алтайскому сурку. В то же время, помимо совокупности различий в окраске и ряде особенностей строения черепа, он отличается от обоих видов иной формой конечного отдела *os renis*, а по данным С. И. Огнева (1947), и строением слуховых косточек. Значительно ближе тарбаган к юго-западной форме камчатского сурка (о различиях см. ниже, стр. 402). На близость тарбагана к байбаку и камчатскому сурку указывает и А. Г. Банников (1954).

**Географическая изменчивость и подвиды.** Размеры уменьшаются с запада на восток, окраска светлеет в том же направлении, и на востоке в популяции преобладают особи с рыжевато-охристой окраской темной расцветки меха, на западе встречающиеся лишь единично (Банников, 1954).

Известно два подвида.

<sup>1</sup> Работа упомянутых авторов осталась неизвестной.

1. *M. s. sibirica* Radde (1962) — размеры сравнительно мелкие, мех короткий, верх светлоокрашенный; носовые кости сравнительно слабо сужены в их заднем отделе. Распространение: северо-восточная Монголия и Китай, Забайкалье.

2. *M. s. caliginosus* Bannikov et Scalon (1949) — размеры сравнительно крупные, мех длиннее, чем у типичной формы, окраска верха темнее; носовые кости сравнительно сужены в их заднем отделе. Распространение: западная и центральная Монголия, Тува (?).

**Местообитания и численность.** Наиболее характерными биотопами тарбагана являются: 1) горные степи, главным образом злаковые, осоковые и в меньшей степени полынные; 2) разнотравные степи, более свойственные северным частям ареала и более красочные, чем горные степи (одним из вариантов разнотравных степей являются танацетовые); 3) ковыльные и вострецовые степи, слагаемые ковылем волосатиком, вострецом, житняком с примесью осок, полыней и разнотравья. Менее характерно обитание на опушках леса и полянах среди него и на альпийских лугах.

Весьма важным фактором, определяющим выбор мест обитания, является возможность хорошего обзора местности, что легко осуществимо в низкотравных открытых степях.

В юго-восточном и западном Забайкалье, а также и в восточной Монголии часто живет среди широко раскинувшихся степных холмогорий, но селится и в горах, по сглаженным ущельям и балкам. Высокотравных участков избегает больше, чем алтайский сурок. В прошлом жил в лесостепи и его распространение доходило до границы сплошных лесов (Некипелов, 1950). В настоящее время небольшие, изолированные поселения тарбагана лучше сохранились в труднодоступных горных районах Хэн-тэя, западного Забайкалья в поясе леса и выше него.

Территорий с сильно расчлененным рельефом, узкими падами и логами избегает — здесь ограничен кругозор и обычно неблагоприятны условия для норения.

Не селится также на солончаках и в зарослях кустарников, если поблизости отсутствуют открытые степные склоны.

Высотный диапазон поселения тарбагана — от 500 до 3800 м. На севере ареала он, как правило, предпочитает безлесные склоны южной и юго-западной экспозиции, наоборот на юге его поселения тяготеют к более увлажненным теневым склонам. Но бывают исключения: в западном Забайкалье, т. е. ближе к северному пределу распространения, тарбаган предпочитает склоны северо-восточной экспозиции. Его распространение здесь лимитируется общим дефицитом осадков и ранним выгоранием изреженной сухостепной растительности.

Типы поселений чрезвычайно разнообразны и, как и у других видов, соответствуют ландшафту мест обитания. На всхолмленных плакорах, как например в Даурии или Баргойской степи, широко представлен степной тип, с равномерным распределением нор на большой площади. В горах преобладают балочный и очаговый типы поселений.

Численность тарбагана в СССР в течение нынешнего столетия претерпела катастрофическое падение. Основными причинами сокращения его запаса послужили: 1) нерегулируемый промысел, особенно в период 1910—1915 гг.; 2) распашка целинных степей в Даурии и западном Забайкалье и 3) специальное истребление в эндемичных по чуме пограничных районах юго-восточного Забайкалья.

Судя по материалам А. С. Фетисова (1934) и Н. Н. Скалона (1950) в западном Забайкалье и Тувинской АССР тарбаган был немногочислен

и в историческом прошлом имел расчлененный на отдельные изолированные поселения ареал. К 30—40-м годам запасы сурка в пограничных районах Тувинской АССР (в основном по хребту Танну-Ола) вряд ли превышали 10 тыс. зверьков, рассредоточенных более чем в десятке обособленных поселений. Вероятно, теперь они еще меньше. В западном Забайкалье в середине 30-х годов жило (по явно уменьшенным данным) около 2.5 тыс. сурков (Фетисов, 1934). Скорее всего их было также не менее 10 тыс., так как только учтенные заготовки шкурок составляли в эти годы около 1.5 тыс. штук. За последние 20 лет численность тарбагана, по косвенным данным, продолжала падать и их распространение в рассматриваемых районах стало еще более спорадичным.

В значительно больших размерах сократились запасы и ареал в юго-восточном Забайкалье. Нет сомнения, что в начале текущего столетия общее число обитавших здесь сурков составляло несколько миллионов, так как заселенная ими с высокой плотностью площадь значительно превышала 10 тыс. км<sup>2</sup> и на большей ее части господствовал степной тип поселения. По Н. В. Некипелову (1957а), в 1955 г. на основном массиве прежнего распространения численность тарбагана не достигает 10 зверьков на 1 км<sup>2</sup>, около 1/4 прежнего ареала характеризуется плотностью до 20 зверьков на 1 км<sup>2</sup>, и лишь на нескольких сотнях квадратных километров (к северу и востоку от с. Кайластуй) встречается в среднем около 30 тарбаганов на 1 км<sup>2</sup>. За прошедшие 7—8 лет численность тарбагана сократилась еще больше, так как охотничьи традиции очень сильны среди населения юго-восточного Забайкалья. Весьма показательны впечатления В. В. Кучерука, сообщившего, что во время многодневного путешествия по плотно заселенным этим грызуном еще в недалеком прошлом местам, ему удалось увидеть лишь единичных зверьков. Видимо, общие запасы тарбагана в юго-восточном Забайкалье исчисляются сейчас немногими десятками тысяч животных, что, собственно говоря, и характеризует современный запас этого сурка в СССР.

**Норы.** Ландшафт горных степей Забайкалья в сильной степени определяется наличием крупных выбросов земли у нор тарбаганов, являющихся результатом деятельности сотен и тысяч поколений этих животных. Даже сравнительно выровненные участки поверхности производят впечатление холмистой местности, так как сурчины, или по местному бутаны, покрывают нередко до половины всей поверхности земли (Формозов, 1929; Банников, 1954).

Размеры сурчин у тарбагана несколько меньше, чем у байбака или у горных сурков. Они достигают предельной высоты в 1 м, а поперечник их в среднем не превышает 8 м (Некипелов, 1950). Наряду с этим некоторые сурчины достигают даже 20 м в поперечнике, но они не многочисленны и распространены далеко не повсеместно (Летов, 1950б). По аналогии с данными анализа возраста поселений степного сурка, произведенного для степей Казахстана Ю. А. Дубровским (1962б), можно высказать предположение о сравнительной «молодости» значительной части ареала тарбагана в юго-восточном Забайкалье.

Изменение ландшафта степи под влиянием роющей деятельности тарбаганов привлекало внимание натуралистов прошлого столетия (Тимковский, 1824; Радде, 1862, и др.). Весьма обстоятельно эти изменения для ареала тарбагана в Монголии описаны А. Н. Формозовым (1929), А. А. Юнатовым (1950), Е. М. Лавренко и А. А. Юнатовым (1952). А. Н. Формозов писал, что флора на сурчинах всегда более солончаковая, нежели окружающая, что вызвано меньшей выщелоченностью выброшенного из глубины материала, и менее реагирует на выгорание, чем

злаки, и нередко даже почти сравнявшиеся с землей сурчины видны издалека по пятнам одевающей их зелени. Наличие сурчин с их своеобразной растительностью, вегетирующей к тому же в иные сроки (более длительные по сравнению с вегетацией растительности окружающей степи), способствует созданию комплексного, более богатого жизнью и разнообразного по составу ландшафта.

По данным А. Г. Банникова (1954), на сурчинах раньше всего появляется термопсис, который, к слову сказать, по-монгольски называется «тарбаганэ-сарь», что значит тарбаганья подошва. На более старых, подчас уже заброшенных сурчинах развивается вострецовый комплекс. Очень часто на сурчинах растет курай — мощная солянка и солевывосливая полынь Адамса.

У тарбагана как у других сурков, следует различать гнездовые норы различного биологического назначения: постоянные или зимне-летние, летние и защитные. Непостоянно используемые летние норы выполняют также функцию защитных. Гнездовые норы всегда имеют сурчину, защитные иногда бывают без сурчины, если не считать небольшой, обычно не задернованный выброс свежей земли у входа. Внутреннее устройство норы в общем более просто, чем у байбака, серого или красного сурков. По данным раскопки нор тарбагана, произведенной Н. И. Рябовым (1946), Г. С. Летовым (1950б), В. Н. Прокопьевым и Б. И. Пешковым (1960) и И. Д. Романовским (1961), общая длина ходов норы, видимо, редко превышает 30 м и составляет в среднем около 12 м, т. е. она почти в два раза меньше, чем у горных сурков Средней Азии. Число лазов обычно 2—3, но иногда доходит до 7. Указывают на большую глубину залегания ходов в норах с большим числом входных отверстий. Поперечник хода 20—22 см, в устьевой части ход нередко расширен.

Глубина нор достигает 3—4 м (иногда свыше 5). В среднем для зимовочных камер она составляет 2 м или несколько больше, летних — 1.2—1.6 м. Замечено, что в местах с песчаным грунтом, где тарбаганы вообще неохотно копают норы, их глубина и протяженность увеличивались по сравнению с норами, вырытыми в более твердом грунте. В щебнистых почвах глубина нор невелика, а их ходы и камеры располагаются непосредственно под слоем почвы, пронизанной корнями растений, которые связывают грунт. Летние гнездовые камеры с невысоким потолком; зимовочные — большего объема (до 1 м<sup>3</sup>) и нередко яйцевидной формы с заостренным верхним сводом, что препятствует его осыпанию (Прокопьев и Пешков, 1960). По данным этих исследователей, в плакорной степи, где грунтовые воды часто располагаются ближе к поверхности, глубина залегания гнездовых камер меньше, чем на склонах.

Вес подстилки в гнездах тарбагана достигает 7—9 кг. Ее больше в зимовочных камерах и норах с большим числом совместно зимующих зверьков. Например, при зимовке небольшого числа зверьков (преимущественно одиночек), ни в одной из 27 зимних нор, раскопанных И. Д. Романовским (1961), не обнаружено более 2 кг гнездовой подстилки. С другой стороны, есть предположения, что небольшое число особей, зимующих в одном гнезде, компенсирует свою малочисленность и трудность сохранения устойчивой температуры в камере большим количеством подстилки, подобно тому как это свойственно камчатскому сурку на севере Якутии.

По данным В. Н. Прокопьева и Б. И. Пешкова (1960), подстилка состоит преимущественно из злаков; разнотравье встречается редко, вблизи осиново-березовых колков в ней иногда попадает мох.

В зимних норах перед спячкой тарбаганы, как и другие виды сурков, забивают земляными пробками ходы, ведущие к гнезду. Устройство их

ведется исподволь и начинается примерно за 10 дней до окончательного залегания зверьков. Последние дни перед ним сурки пользуются только одним лазом, так как остальные ходы уже забиты землей и обозначаются небольшими холмиками и кучками камней на месте лазов. Длина «пробок» в норах тарбагана составляет обычно около 3 м, но иногда достигает и 7.

Температура воздуха в камерах, где спали сурки, измеренная Н. И. Рябовым (1946) в 12 зимних норах, раскопанных в октябре, январе, феврале, марте и апреле, колебалась от 5° до 8° и составила в среднем 6.2°; различия ее в разных частях гнездовой камеры и почвы на том же уровне составляют в среднем не более 1—2°. Наименьшие сезонные колебания отмечаются в почве и особенно под подстилкой гнезда. Абсолютная влажность не превышает 35% в нижней войлокообразной части подстилки; под ней влажность значительно ниже.

**Питание.** Тарбаган питается зелеными частями растений, преимущественно из семейств сложноцветных, злаков и мотыльковых. В западном Забайкалье излюбленными растениями являются пижма сибирская, типчак, келерия, сон-трава, луки, полыни (Фетисов, 1936). В неволе зверьки охотно ели 33 вида растений из 56 видов, наиболее распространенных в степном Забайкалье. Среди предпочитаемых указаны: луки, полыни, лютики, астрагалы, шлемник, одуванчик, скабиоза, гречишка, вьюнки, цимбария, подорожник, вострец, полевица, житняк и др. (Некипелов и Горшкова, 1952). В то же время они не едят лапчатку вильчатую, термopsis, касатик, хотя другие виды грызунов не только постоянно кормятся ими, но и, как например даурская пищуха, запасают на зиму.

Сезонная смена кормов очень четкая. Весной в забайкальской степи пищи мало, поэтому в первый месяц после весеннего выхода тарбаганы преимущественно выщипывают отрастающие дерновинки злаков и осок. Начиная с мая степь зеленеет. «Аспекты забайкальских цветов очень пестры и постоянно меняются, — пишет Н. В. Некипелов, — а поэтому тарбаганы с весны и до осени имеют в самых различных степных ассоциациях достаточное количество разнообразного корма и могут находить любимые ими цветочные головки» (1950, стр. 32). С середины августа, а в засушливые годы и раньше, степь выгорает, в первую очередь злаки, которые сурки совсем перестают есть. Однако по понижениям рельефа и тенистым местам продолжается вегетация разнотравья и полыней, которые охотно поедаются.

Оказавшись на распаханых массивах, сурки становятся серьезными вредителями посевов зерновых, причем вредят не столько поеданием всходов, сколько своей роющей деятельностью, засыпая землей большие участки вблизи расчищаемых нор и протаптывая многочисленные тропинки. При наличии поблизости участков целинной степи, дорог или нераспаханых балок зверьки долго не покидают своих нор среди посевов.

Животную пищу в обычных условиях тарбаган не ест (Фетисов, 1936; Некипелов, 1950). Находящиеся в неволе сурки отказывались от предложенных им птиц, сусликов, кузнечиков, различных жуков и личинок (Некипелов и Горшкова, 1952). Однако по аналогии с другими видами сурков можно думать, что при недостатке основного корма и в условиях дефицита сочной растительной пищи (засушливые местообитания, годы засухи) может поедаться и животная пища.

Количество поедаемой тарбаганом пищи и сезонные изменения потребности в корме не изучены.

Накопление и расходование жира у тарбаганов изучали В. Б. Дубинин и Л. И. Лешкович (1945), Д. И. Бибиков (1957).

У добытых ранней весной тарбаганов запасы полостного жира почти не израсходованы (средний вес у взрослых около 200 г), подкожного же бывает немного и его остатки быстро расходуются в течение первого месяца активной жизни. У самок, участвующих в размножении, прошлогодний жир сохраняется до конца июня.

Ход накопления и расходования жира у монгольского сурка меняется по годам, зависит от ландшафтных условий и подвержен индивидуальным колебаниям. Сильно влияют на эти процессы степень бесплодия зверьков человеком, зараженность зверьков аскаридами и другие факторы.

Накопление нового жира начинается в конце мая—начале июня, сначала в паху, у лопаток и на сальнике. Оценившиеся самки накапливают жир в более поздние сроки, но темп его накопления у них выше. К началу сентября у большинства зверьков прекращается увеличение жировых запасов и активность заживших животных сильно снижается. Вес жира достигает у взрослых зверьков и подростков 15—22% веса тела (2,0—2,3 кг), причем полостного жира бывает в 2 или в 3 раза меньше, чем подкожного, а у отдельных зверьков превышает 40%. Сурчата залегают в спячку менее упитанными.

**Размножение.** Гон и оплодотворение происходят вскоре после пробуждения и, по-видимому, нередко в зимних норах, до первого появления зверьков на поверхности. Возможно, что в Забайкалье спаривание иногда происходит и после весеннего выхода из нор, но фактически это не доказано. Сперматогенез, как показал Н. И. Рябов (1946), идет уже зимой и прекращается в апреле. Точных данных о продолжительности беременности нет. Указывают срок ее в 30—42 дня. Примерно столько же длится и лактация, причем уже появившиеся у нор сурчата в течение 7—10 дней наряду с употреблением растительной пищи продолжают сосать молоко.

Число молодых в выводках примерно такое же, как у байбака и алтайского сурка, 4—5. Ландшафтные и годовые колебания величины приплода, а также увеличение размера выводков в условиях разреженной численности у тарбагана не исследованы, хотя их существование не вызывает сомнений.

Соотношение полов близко к 1 : 1, а в размножении принимает участие около 64% половозрелых самок (Летов, 1944). Половая зрелость у тарбаганов наступает, по наблюдениям монгольских охотников, лишь на четвертом году жизни, а в Забайкалье, судя по опубликованным данным, уже после двух спячек.

В Монголии местные охотники, прекрасные знатоки повадок и биологии сурков, различают следующие возрастные группы: «мундаль» (сеголеток или сурчонок), «котель» (по второму году), «шарахацзар» (по третьему году, еще неполовозрелые) и «бурх» (взрослый самец) или «тарч» (взрослая самка). В Забайкалье местному населению известны только два первых названия — «мундаль» (говорят обычно «мендель») и «котель». Можно быть, действительно тарбаган в Забайкалье достигает половой зрелости в двухлетнем возрасте. Смертность тарбаганов не изучена. Известно только, что в течение первого года жизни погибает до 60% сурчат. Данные о динамике возрастного состава популяции (Некипелов, 1957б) требуют уточнения с применением более четких критериев выделения возрастных групп.

**Образ жизни.** Продолжительность зимовки тарбаганов в разных ландшафтных условиях составляет 6—7,5 месяцев. По свидетельству многих зоологов за столетний период наблюдений, массовое залегание в юго-восточном Забайкалье происходит в конце сентября. Это единодушье служит надежным подтверждением вывода об относительном постоянстве

сроков спячки в различные годы. В то же время процесс залегания зверьков растянут в разные годы на 13—36 дней. Аналогичное явление отмечено Н. И. Рябовым (1946) и для первого появления их на поверхности: от 20 до 33 дней. Зверьки, обитающие вблизи дорог и в местах постоянного беспокойства их человеком, плохо наживорываются, и спячка у них длинней.

По старым литературным данным, основанным на опросных сведениях, в одной норе зимует до 16—20 тарбаганов (Банников, 1954; Черкасов, 1962, и др.). В раскопанных зимой норах обнаруживали не более 6 зверьков, в среднем — 4.4. В условиях протекавшей чумной эпизоотии, когда численность зверьков была сильно разрежена, И. Д. Романовский (1961) находил в каждой из 27 раскопанных им нор чаще всего одиночных зверьков и не более 3 в одном гнезде. В. Н. Некипелов (1957б) предполагает, что в местностях с более суровыми условиями жизни совместно зимует большее число зверьков.

Основываясь на опытных данных о величине энергетических расходов у спящих сурков при разном режиме температуры, Н. В. Некипелов (1957б и др.) подчеркивает значение глубоких зимних нор, большого количества теплоизолирующей гнездовой подстилки, крупного размера зимних камер, скопления значительного числа зверьков для поддержания в гнезде температуры около  $15^{\circ}$ , что вместе взятое обеспечивает наиболее экономное расходование жировых резервов и в конечном счете благополучное перезимовывание сурков. Можно считать вероятным, что при понижении температуры к весне до  $0^{\circ}$  и, возможно, чуть ниже «срабатывают» неизученные еще физиологические механизмы, часть сурков переходит в полусонное состояние и прогревает теплом своего тела подстилку гнезда и поверхностный слой грунта зимовочной камеры. Установленное в опытах периодическое пробуждение сурков, подтверждаемое данными о питании и размножении сурочьих блох в зимовочных камерах, бесспорно свидетельствует о закрепившемся в процессе эволюции приспособлении к саморегулированию зверьками температуры.

На благополучное перезимовывание и жизнь монгольских сурков в следующем году оказывает влияние не только уровень осенней упитанности, но также условия спячки и погода ранней весной. В холодные бесснежные зимы понижается температура почвы на уровне зимовочных камер, чем увеличиваются энергетические расходы спящих зверьков — это заключение обстоятельно иллюстрируют Н. В. Некипелов (1959а) и др. Не накопившие с осени достаточных запасов жира тарбаганы нередко погибают зимой в норах (Дубинин и Лешкович, 1945; Романовский, 1961, и др.). По нашим наблюдениям в 1945 г., гибель истощенных животных (особенно уязвимы наименее упитанные годовалые зверьки) имеет место и ранней весной, когда мало корма, а погода неустойчива. Особенно критическим становится положение сурков во время внезапных похолоданий, снежных буранов, которые почти ежегодно бывают в Забайкалье во второй половине апреля и начале мая.

Весной после окончания массового выхода, тарбаганы особенно активны и большую часть дня находятся на поверхности. Они много времени тратят на пастьбу, часто удаляясь на значительное расстояние от своей основной норы к местам, где раньше появляется зеленая трава. Нередко они в это время кормятся на сурчинах, где вегетация начинается уже в апреле. Если поблизости есть участки выгоревшей осенью степи и рано зеленеющие весной, то на них обычно пасутся зверьки с соседних, обойденных пожаром мест; при этом тарбаганы иногда перемещаются на 150—200 и даже 300 м от зимовочной норы.

В апреле и мае дневное снижение активности популяции, по наблюдениям Г. С. Летова (1944) в Забайкалье, отсутствует — днем еще прохладно. Но в июне—августе большая часть зверьков с 10 до 16 час. находится преимущественно в норах, и на поверхности удается видеть лишь одиночных взрослых зверьков и сурчат. В последний месяц перед залеганием сурки малоподвижны и большую часть дня лежат на сурчинах, однако некоторые, недостаточно зажившие особи, часто уходят пастись в понижения рельефа с сочной травой, далеко от своей норы. С наступлением холодов тарбаганы редко появляются из норы, причем большей частью в теплые полуденные часы дня. Есть указания, что примерно за две недели до окончательного ухода в зимние норы активность зверьков повышается в связи с заготовкой ими подстилки для зимовочных камер (Шунаев, 1936).

При чрезвычайных обстоятельствах активность сурков становится ночной. Так было в 1944 и 1945 гг. в одном из районов юго-восточного Забайкалья. Как исключительный случай сурки выходят из нор «в полночь»; так бывает в годы тяжелых засух или суховеев (Тарасов, 1961а, 1961б).

Зависимость наземной активности от метеорологических условий выражена так же четко, как и у других сурков. А. С. Фетисов (1936), например, упоминает о случае восьмидневного отсиживания сурков в норах из-за проливных дождей в июле месяце. Обычно же не замечается, чтобы зверьки не выходили из нор из-за непогоды больше пяти дней.

Повадки тарбаганов в связи с питанием и коллективной реакцией на появившуюся опасность практически не отличимы от поведения других видов. Превосходное, многократно цитированное описание поведения тарбаганов при возникшей тревоге дал А. Н. Формозов (1929). Сурок никогда не выскакивает из норы при раскопке ее человеком. Он забивается в самый дальний и обычно наиболее глубокий ход норы и при приближении раскопщиков начинает закапываться все глубже и глубже, плотно забивая след за собой образующийся ход. Вытащенный на поверхность зверек отчаянно сопротивляется и может при неосторожном обращении нанести серьезную травму человеку, вцепившись «мертвой хваткой».

Пойманные в молочном возрасте сурчата легко привыкают к человеку, ищут общения с ним и, становясь столбиком, настойчиво требуют подачки. При содержании таких ручных сурчат на свободе, например, в экспедиционном лагере, они иногда ночуют в расположенной рядом с палатками норе, но утром возвращаются к людям и днем постоянно находятся среди них, хорошо реагируя на зов и предпочитая человеческую еду и сласти траве. Ручные сурчата растут быстрее, чем «вольные», и нередко достигают к осени веса в 2.5—3.0 кг и даже больше, вместо 1.5—1.6 кг.

Передвижения тарбаганов давно привлекали внимание териологов, у которых сложилось представление о высокой подвижности этого вида.

Перегруппировка зверьков в связи с расселением по летним норам, когда они, как правило, не покидают семейный участок, происходит повсеместно и не отличается от сходных перемещений серых сурков. Степень подвижности и внутрипопуляционного контакта определяются кормовыми условиями и резко возрастают в годы засух (Тарасов, 1950, 1959б; Некпелов, 1952, 1957б, и др.). Отчетливые кормовые миграции, имеющие характер «вертикальных перемещений» происходят в Хангае, который отличается крайней контрастностью погодных условий в различные годы. П. П. Тарасов (1950) так описывает эти перемещения: «В один из сезонов наибольшая численность тарбаганов (до 4—5 особей

на 1 га) наблюдалась по узким горным распадкам. Не замыкающих эти распадки спинах хребтов численность была незначительной, порядка 0,5—0,8 особей на 1 га. Через год в результате тяжелой засухи и разыгравшейся в некоторых падах эпизоотии картина резко изменилась. Плотность тарбаганов в долинах упала до минимума, тогда как в верхнем поясе хребтов она возросла до 2—3 особей на 1 га, т. е. в 5—6 раз. Еще через год, в результате обильных дождей предшествовавшей осени и ранних дождей этого лета, обстановка изменилась в обратном направлении. Зелень в долинах появилась уже в начале мая, тогда как в верхнем поясе соседних хребтов... она пошла только в конце июня, т. е. на полтора месяца позже. Это вызвало быстрое заселение долин снова, тем более, что для такой вертикальной миграции тарбаганам пришлось проделать путь всего в 2—3 км» (стр. 132).

Дальние миграции и переселения тарбаганов многократно описаны и происходят, очевидно, чаще, чем у других видов сурков. Два факта миграции приводит А. С. Фетисов (1936); о переселении зверьков на десятки километров и переплывании рек сообщает Т. М. Иванов (1950), В. Н. Скалон (1950) и др.

Специальное изучение миграции тарбаганов проведено Н. С. Тарасовым с соавторами (1963), проследившими за вселением зверьков из Монголии в СССР на полностью освобожденную от этих животных полосу шириной в 10 и длиной в 150 км, протянувшуюся от ст. Забайкальск до пос. Соловьевск. Точный ежемесячный подсчет велся на трех площадках по 500 га каждая. Сурки проникали на расстояние до 800 м. За три года наблюдений на фронте длиной в 3 км в Забайкалье переселилось 83 тарбагана (из них только 1 молодой), т. е. в среднем за сезон на 1 км границы мигрировало около 9 зверьков, чаще летом (июнь—июль), реже весной и еще реже в августе—сентябре.

**Враги, паразиты, эпидемиологическое значение.** Из птиц наиболее опасным для тарбагана хищником является беркут, но в Забайкалье он немногочислен. Степной орел и центральноазиатский сарыч уничтожают преимущественно больных сурков или молодых сурчат, а также поедают павших. Из млекопитающих наибольший вред приносят бродячие собаки и волки. Следует заметить, что вскоре после залегания тарбаганов в спячку, уже в сентябре, начинают поступать из разных мест сигналы о нападении волков на овец. Пока активны сурки, волки почти не трогают скот. Небольшой урон сурчатам приносят в Забайкалье лисца, более многочисленный здесь корсак, частично светлый хорь. Барсук не трогает взрослых тарбаганов, и они почти не реагируют на его появление. Однако известен факт находки в желудке барсука задней лапы сурчонка, малые размеры которой указывают на то, что детеныш еще не выходил из норы.

В шерсти тарбаганов и в их норах живут блохи *Oropsylla silantiewi* Wagn., иксодовые (*Ixodes crenulatus* Koch. и *Dermacenter nuttali* Ol.) и низшие клещи (*Haemogamasus manchuricus* Vitzth. и *H. dauricus* Breg.), вши *Enderleinellus* sp., а под кожей паразитируют личинки кожного овода. Внутренние паразиты тарбагана — кокцидии *Eimeria* sp. и нематоды, из которых нередко весьма многочисленная у сурков *Ascaris tarbagan* Schulz., приводят зверьков к глубокому истощению и даже к гибели (Дубинин и Лешкович, 1945).

У тарбаганов обнаружено спонтанное носительство риккетсий, лпстерий, бактерий, туляремии, псевдотуберкулеза и чумы. Влияние перечисленных возбудителей болезней на популяцию тарбагана изучено слабо, исключение (правда не полное) составляет чума сурков.

Результаты изучения чумы среди тарбаганов опубликованы в сотнях работ и нескольких сводках (Сукнев, 1924; Скородумов, 1937; Некипелов, 1959а, 1959б; Тарасов, 1959б, 1961в, и др.).

Основными носителями чумного микроба в Забайкальском природном очаге являются блохи сурков, видимо, меньшее значение имеют сами тарбаганы, а также даурские и длиннохвостые суслики.

С 1947 г. природные очаги чумы в юго-восточном Забайкалье оздоровлены, и вирулентные штаммы чумного микроба с тех пор здесь не обнаруживаются. Оздоровление произошло в результате длительного перепромысла тарбаганов, закрепленного специальными работами по разрежению его численности, что привело к разрыву контактных связей в популяции грызунов. Постепенное оздоровление очагов наблюдается в последнее десятилетие и в МНР.

**Хозяйственное значение.** Тарбаган имеет, очевидно, уже не одно тысячелетие серьезное промысловое значение. Об этом свидетельствуют многочисленные сказания, песни и национальные блюда монгольских народов (Потанин, 1881; Черкасов, 1962, и др.). А. Г. Банников (1954) цитирует слова Марко Поло о том, что монгольские племена едят «фараоновых крыс; много их по равнине и повсюду», т. е. промысел сурка был уже весьма развит в XIII в. Говоря о промысловом значении тарбагана в Забайкалье, А. А. Черкасов писал, что для местных жителей «тарбаганы играют чрезвычайно важную роль: как средство в народной медицине, как жировое вещество для домашнего обихода и, наконец, как здоровая сытная пища. Жирное и, как говорят, очень вкусное мясо тарбаганов ... истребляют летом в огромных количествах» (Черкасов, 1962, стр. 421).

Примерно до 80-х годов прошлого столетия тарбаган почти не имел товарного значения, его шкурки, мясо и жир утилизировались на месте, так как они не пользовались спросом на мировом рынке, а стоимость шкурки сурка составляла всего 3—10 копеек.

В течение нескольких лет спрос на шкурки возрос, а цена увеличилась в 50—60 раз, благодаря тому, что пушники научились красить и обрабатывать их, имитируя дорогие меха. К концу XIX и в начале XX в. промысел сурка непрерывно увеличивался и десятки тысяч людей в Забайкалье, Северо-Восточном Китае и Монголии устремились в степи ловить сурков. В 1907 г. в Забайкалье было закуплено 700 тыс. шкурок тарбагана, в 1910 г. — 2,5 млн и в последующие годы вплоть до середины 20-х годов многие сотни тысяч шкурок (Некипелов, 1957б, и др.). А. Г. Банников (1954) предполагает, что максимальная добыча тарбаганов в Монголии в 1910 г. составила не менее 4 млн, а вероятно, и много больше. В целом в рекордном по заготовке шкурок в 1910 г. было добыто несомненно более 5 млн тарбаганов. Не случайно, что именно в конце прошлого столетия в Монголии, Северо-Восточном Китае и Забайкалье почти не прекращались, а иногда и достигали колоссального размаха эпидемии чумы (Сукнев, 1924; Wu Lien-teh et al., 1936).

В Забайкалье в результате перепромысла основные запасы монгольского сурка к началу 30-х годов были подорваны, заготовка шкурок снизилась примерно до 100 тыс., и это привело к организации Борзинского охотничье-промыслового хозяйства для восстановления подорванных запасов и проведения регулируемого промысла. В результате этих мер к началу 40-х годов численность тарбагана в Забайкалье несколько восстановилась, но очень ненадолго, так как вскоре начались работы по истреблению сурков с целью оздоровления очага чумы, которые сосредоточились преимущественно в пограничных, наиболее плотно населенных зверьками

районах. В это время заготовка шкурок колебалась ежегодно в пределах 20—40 тыс., фактически же зверьков уничтожалось гораздо больше, так как в военные годы в юго-восточном Забайкалье концентрировались огромные массы людей. За последнее десятилетие промысел сурка на большей части Забайкалья прекратился, а в немногих местах, где он еще есть, популяция находится под сильным давлением моторизованных забайкальских охотников, от внимания которых не ускользает ни одно сколько-нибудь заметное скопление сурков.

В итоге тарбаган в настоящее время по существу потерял свое промысловое значение в СССР. Для сохранения этого вида вне территории природных очагов чумы и последующего возрождения промысла целесообразны срочные и реальные меры по его охране и реакклиматизации.

В последнее время поступают сведения о постепенном сокращении промысла сурка и в МНР, из-за подрыва основных запасов этих грызунов в прежде наиболее богатых угодьях (Некипелов, 1959б; Чугунов, 1961).

5. *Marmota camtschatica* Pallas (1811) — Камчатский, или черношапочный сурок (рис. 90—91; табл. 16, 17).

**Характеристика.** Длина тела до 630 мм, хвоста до 185 мм (в среднем около 28% длины тела). Шерсть длинная и мягкая. Песчано-желтая окраска верха и боковых частей брюха затемнена сильно развитыми черными окончаниями остевых волос (на боках брюха слабее, чем на спине). Окраска низа довольно яркая, охристая или охристо-рыжая. Боковые отделы передней части туловища и конечностей светлые, палевые, и окраска здесь довольно резко контрастирует с более темной окраской верха, хотя и не так резко, как у сурка Мензбира или европейского. Голова сверху черная, однако шапочка в особенности в зимнем меху не имеет резкой границы в ее заднем отделе, а черный цвет распространяется на верхнюю поверхность шеи и верхнюю часть лопаточной области. Буровато-черное потемнение под глазом хорошо развито и обычно сливается с темным участком между глазом и ухом и распространяется на всю верхнюю часть щек. На их заднюю часть и область прикрепления вибрисс заходит светлая, нередко с отчетливым бурым оттенком окраска шеи и боковой поверхности головы. Ухо рыжее, иногда довольно яркое. Белое окаймление губ редуцировано, хорошо развито черное; нередко имеется клиновидное темное пятно на подбородке. Хвост черный или черно-бурый снизу и сверху в его конечной трети. На его верхнюю поверхность заходят светлые, нередко с рыжеватым оттенком волосы задней части спины; они же часто образуют подобие светлой краевой каймы вокруг основной половины хвоста.

Кондилобазальная длина черепа — 88.5—90.8—100.2 мм, длина верхних коренных — 19.1—20.5—22.1 мм, нижних — 18.8—19.9—21.0 мм. Череп относительно узколобый, высокий во фронтальном отделе и низкий в затылочном. Скуловые дуги сравнительно узко расставлены в их заднем отделе и полого расходятся в направлении назад в переднем. Заглазничный бугор слабо выражен. Вздутие в передне-верхнем углу глазницы невелико, надглазничные вырезки глубокие. Верхние края надглазничных отростков слабо приподняты, а концы их слабо опущены (сходство с *M. sibirica*). Слезная кость — в виде квадрата или несколько вытянутого в передне-заднем направлении прямоугольника. Слезное отверстие средней величины, предкрыловое часто мельче него. Наименьшее расстояние между этими отверстиями чаще превышает наименьшую высоту слезной кости над одноименным отверстием. Шов между слезной костью и

Т а б л и ц а 16

## Промеры и индексы осевого черепа сурков

Промеры и индексы	<i>M. sibirica</i> Radde		<i>M. camtschatica</i> Pall.		<i>M. caudata</i> Geoffr.		<i>M. menzibieri</i> Kaschk.	
	n		n		n			
Кондилобазальная длина черепа (абс.) . . . . .	10	85.6—90.0—98.6	10	86.0—88.7—92.0	10	88.0—95.4—106.0	5	80.7—83.7—86.2
Альвеолярная длина зубного ряда (абс.) . . . . .	10	21.1—21.8—23.7	10	19.6—20.2—21.2	10	21.2—22.2—23.0	5	19.1—20.4—21.1
Индексы								
Коронарная ширина R <sup>3</sup> . . . . .	10	12.9—14.8—17.0	10	12.5—14.0—14.6	10	12.7—13.7—14.9	5	14.2—15.0—15.7
Отношение коронарной длины R <sup>4</sup> к его ширине . . . . .	10	87.0—90.6—95.7	10	88.4—92.2—100.0	10	86.5—90.5—96.5	5	80.0—87.6—93.5
Отношение коронарной длины M <sup>1</sup> к его ширине . . . . .	10	82.4—84.3—86.6	10	79.0—83.5—89.0	10	80.1—82.2—90.0	5	67.8—80.9—89.1
То же для M <sup>2</sup> . . . . .	10	77.8—82.4—92.0	10	78.1—81.0—90.0	10	75.0—80.7—87.1	5	78.5—80.6—82.5
Коронарная длина M <sup>3</sup> . . . . .	10	21.7—23.8—26.5	10	24.0—25.4—26.8	10	24.8—25.0—26.1	5	23.0—24.5—26.6
Двойная альвеолярная ширина резцов . . . . .	10	49.7—54.7—63.6	10	57.6—60.7—64.0	10	54.4—60.1—67.5	5	51.1—54.5—57.0
Длина диастемы . . . . .	10	99.5—105.6—114.5	10	111.0—117.6—125.5	10	95.6—113.1—120.5	5	92.1—100.3—112.0
Косая длина лицевой части черепа	10	154.5—162.5—170.0	10	170.0—178.7—185.0	10	155.0—171.6—191.0	5	145.5—152.7—163.0
Длина лба . . . . .	10	75.2—81.3—96.7	10	75.6—86.3—94.5	10	78.2—85.0—95.4	5	87.5—93.5—105.0
Ширина лба между надглазничными вырезками . . . . .	10	90.4—98.0—107.0	10	89.0—98.5—103.5	10	98.6—108.9—124.5	5	91.2—100.1—105.7
Ширина роstrума на уровне резцовых отверстий снизу . . . . .	10	90.0—94.7—99.5	10	93.7—98.9—105.5	10	87.0—94.8—101.4	5	84.2—90.9—94.2
Наибольшая длина слуховых барабанов . . . . .	10	77.0—78.7—81.5	10	80.0—85.4—98.8	10	77.0—85.8—94.3	5	78.5—82.1—82.4
Отношение ширины слуховых барабанов к их длине . . . . .	10	92.0—98.4—103.2	10	80.6—90.1—117.0	10	84.1—90.7—96.0	5	84.6—94.8—104.0

орбитальными крыльями верхнечелюстных нередко (особенно у восточных форм) соединяет лишь часть их противолежащих краев. Сами орбитальные крылья редуцированы, верхний край их обычно ниже верхнего края слезной, нередко с узким выростом в их переднем отделе. Параокципитальные отростки заходят за нижнюю поверхность слуховых барабанов; базиокципитальные и мастоидные чаще небольшие, последние не уплотненные сзади, но нередко с довольно отчетливой площадкой на конце. Слуховые барабаны относительно длинные (сходство с *M. bobac*), но узкие (как у *M. himalayana*). Наружные края носовых костей равномерно суживаются в направлении назад. Резцовый отдел нижней челюсти относительно длинный и тонкий. Венечный отросток сильно загнут назад, и основание его уже, чем у других палеарктических видов (кроме *M. menzbieri* Kaschk.); сочленовный длиннее и также с узким основанием, слабо отклоненный внутрь от плоскости венечного, а его сочленовная головка сильнее, чем у других сурков, сжата с боков. Основание углового отдела сравнительно широкое.

Коренные зубы мало укорочены в передне-заднем направлении, особенно нижние (последние, как у *M. bobac*).  $P^3$  относительно невелик (как у *M. sibirica*), но со сравнительно тонким корнем.  $P^4$  относительно длинный (длиннее только у *M. himalayana*); метаконуль на нем равно, как и на  $M^1-M^2$  развит сильнее, чем у других современных видов Старого Света (кроме *M. caudata*). Чаще и отчетливее, чем у других видов, выражен и наружный краевой промежуточный бугорок (мезостилид) на нижних коренных. Осносительная длина  $P_4$  как у *M. sibirica*, а пропорции как у *M. baibacina*. У этого зуба один задний корень, сравнительно длинный, со слабо заметным следом от срастания. Верхние резцы более мощные, чем у других палеарктических сурков, нижние также массивные как у *M. himalayana* и *M. menzbieri* и уступают только резцу *M. bobac*.

**Распространение.** Сухие остепненные участки горных тундр и альпийские луга хребтов Восточной Сибири от северного Прибайкалья (Байкальский и Баргузинский хребты) и Верхоянского хребта (включая и Хараулахские горы) до хребтов южных частей Корякского национального округа и Камчатки. К северу от Анадырского хребта и на Чукотке отсутствует. Южная граница, проходящая, по-видимому, по Яблоновому и Становому хребтам, не выяснена; северо-восточнее Аяна распространен, видимо, до Охотского побережья.

**История и систематическое положение.** Достоверные ископаемые остатки найдены в позднем (?) плейстоцене на крайнем северо-востоке Анадырского хребта за пределами достоверно известной границы области современного распространения. Косвенные соображения об истории этого вида сводятся к тому, что в плиоцене его предковая форма была широко распространена по всему северо-востоку Сибири, на Камчатке и на Аляске (Капитонов, 1963). Однако позднее, в отличие от длиннохвостых сусликов, сурки уже не участвовали в широком обмене фаун между Старым и Новым Светом, эволюционировали самостоятельно, и аляскинский *M. caligata* Esch., за исключением резко отличного от типичного и более близкого к *M. camtschatica* *M. caligata broweri* Hall et Gilmore, является особым видом. Возможно, что с конца плиоцена ареал камчатского сурка уже более не был сплошным, и он так и не смог заселить, в частности, территорию крайнего северо-востока Сибири. Камчатский сурок через *M. sibirica* связывает «группу *marmota*» с «группой *bobac*». По-видимому, в современную эпоху имеется разрыв между ареалами обеих групп в области хребтов южного Прибайкалья.

**Географическая изменчивость и подвиды.** мех делается длиннее, а размеры возрастают по направлению к востоку так же, как и относительная длина хвоста. В окраске меха, особенно зимнего, черные тона у восточных сурков оказываются более сильно выраженными, а на юге-востоке, кроме того, буроватые тона замещаются довольно яркими, охристо-ржавыми.

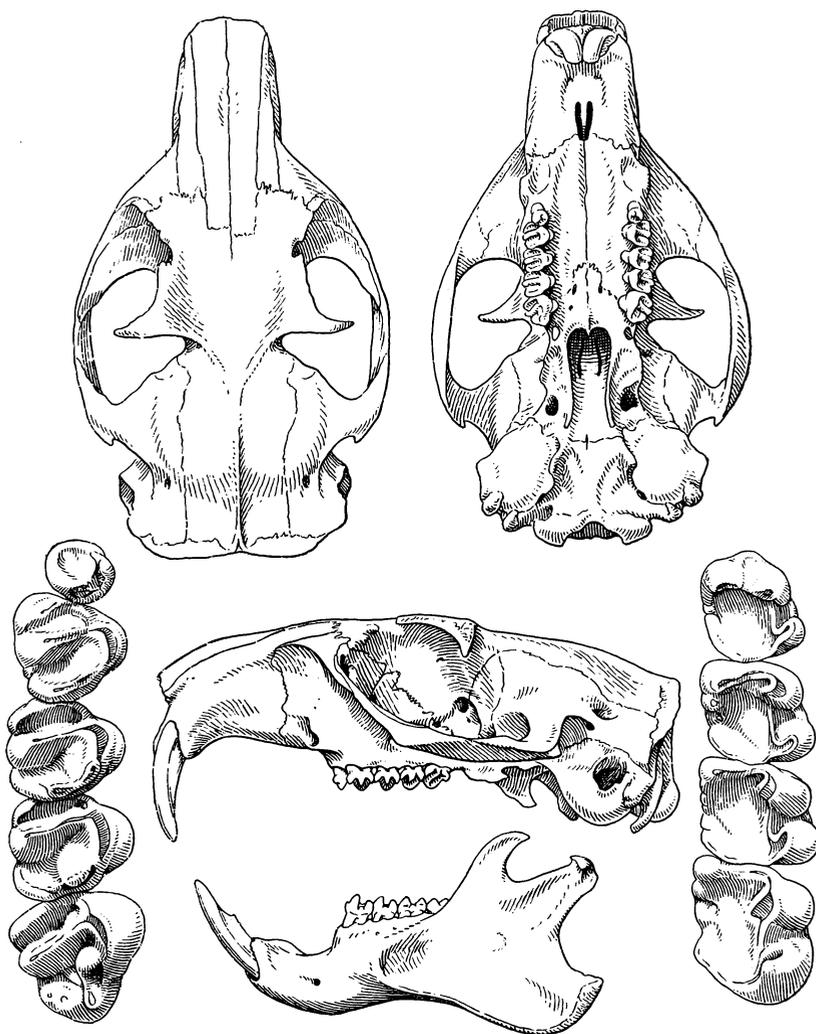


Рис. 90. Череп камчатского сурка (*Marmota camtschatica* Pall.),  $\times 0.8$ .

Подвиды дифференцированы сильнее, чем у других палеарктических сурков; известно три современных, здесь описывается один ископаемый.

1. *M. s. camtschatica* Pallas (1811) — крупная и относительно длиннохвостая форма, с длиной тела до 640 мм и относительной длиной хвоста в среднем около 33%. Мех длинный, черные и охристо-ржавые тона сильно выражены, последние особенно в окраске хвоста. «Шапочка» не обособлена. Скуловые дуги относительно узко расставлены в их заднем отделе;  $P^3$  мал,  $P^4$  укорочен, разница между передней и задней шири-

ной  $P_4$  сравнительно невелика. Орбитальные выросты верхнечелюстных костей сильно редуцированы и чаще, чем у других форм, не соединяются по всей длине со слезной костью. Распространение: Камчатка.

2. *M. s. bungei* Kastschenko (1901), (= *cliftoni* Thomas, 1902) — мелкая и относительно короткохвостая форма, с длиной тела до 615 мм и относительной длиной хвоста в среднем около 22%. мех короче, чем у типичной формы, черные и охристо-ржавые тона выражены слабее, в том числе первые в надлопаточной области. Скуловые дуги относительно шире расставлены в их заднем отделе,  $P^3$  крупнее,  $P^4$  длиннее, разница между передней и задней шириной  $P_4$  больше, чем у типичной формы. Орбитальные выросты верхне-челюстных костей менее редуцированы и обычно образуют шов со слезной костью по всему их переднему краю. Распространение: Якутия, северные районы Амурской обл. и б. Южноамурский район Хабаровского края.

3. *M. s. doppelmayeri* Virula (1922) — близкая к предыдущей форма, но черные тона в окраске верха развиты слабее, а охристо-ржавые замещены буроватыми. «Шапочка» хорошо обособлена, нередко не слабее, чем у тарбагана; черно-бурое испещрение щек и области под глазами не заходит так далеко вниз и назад, как у обеих предыдущих форм. Распространение: хребты северного Прибайкалья.

4. *M. s. vaskovskii* I. Gromov subsp. nov. (foss.) (рис. 91). Диагноз: мелкая форма с укороченным носовым отделом, небольшими слуховыми барабанами и суженной видимой частью теменных костей на уровне слуховых проходов (75% от их наибольшей ширины против более чем 85% у современных форм). Тип: частично дефектный череп старой особи; № 50983 в колл. ЗИН АН СССР, Г. И. Комаров, 1957 г. Отсутствуют: скуловые дуги, левая носовая кость, верхняя часть одного из венечных отростков и ряд зубов, в том числе все верхние переднекоренные. Размеры: кондиллобазальная длина — 85.8 мм, длина нижней челюсти — 62.7 мм, длина верхних коренных — 20.5 мм, нижних — 20.8 мм. Подвид назван в честь геолога и палеогеографа А. П. Васьковского, много сделавшего для изучения геологии и биостратиграфии антропогенных отложений северо-востока Сибири. Тафономические данные: череп найден в делювиальных суглинках с обильными включениями грубообломочного материала, на глубине 4 м и на 1 м выше поверхности коренных гранитных пород. Вполне вероятно захоронение в ископаемой норе и гибель во время спячки при необычно глубоком промерзании грунта. Костное вещество окрашено в довольно светлый, охристо-коричневый цвет, дентин — также; эмаль не окрашена. Минерализация отсутствует. Возраст и места нахождения: позднплейстоценовый возраст можно считать наиболее вероятным. Найден в верховьях р. Апапельхин на юго-западных склонах северо-восточной оконечности Анадырского хребта на высоте около 630 м над ур. м. Характеристика: сурок, возможно, в среднем более мелкий, чем современные сурки северо-востока. Кроме признаков, указанных в диагнозе, могут быть отмечены также и другие, частью менее отчетливые: относительно более широкий в основании и слабее загибающийся в направлении назад венечный отросток, более широкие, верхние резцы, укороченный восходящий отдел нижней челюсти. Вероятно, на серийном материале могли бы быть выяснены и другие отличия. Существование, что такие особенности, как более мощные резцы и широкий в основании венечный отросток, соответствуют таковым у других ископаемых сурков. Палеоэкологические данные: сопутствующей фауны не найдено; вероятно степной вариант «мамонтовой фауны».

**Местообитания и численность.** Значительная часть ареала черношапочного сурка располагается в зоне вечной мерзлоты. Здесь сурки могут устраивать зимние норы только там, где летом оттаивает верхний слой грунта, что и является одной из важнейших причин мозаичного распределения поселений. На большей части области распространения исклю-

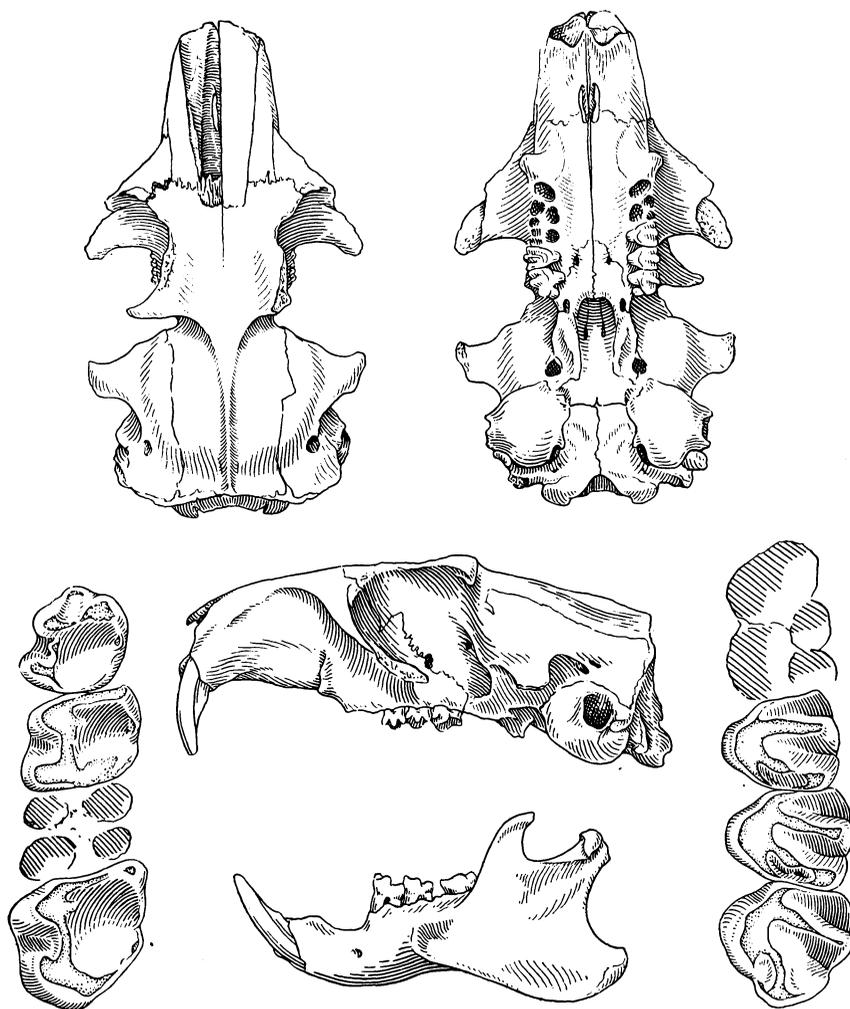


Рис. 91. Череп позднелеистоценового камчатского сурка (*Marmota camtschatica vaskovskii* I. Grom., subsp. nov.),  $\times 0.8$ , тип, северо-восток Сибири, колл. ЗИН АН СССР.

чается возможность расположения поселений и зимовки под глубоким снежным покровом, который в условиях вечной мерзлоты не спасает грунт от промерзания, а весной задерживает его оттаивание, способствует увеличению влажности в гнездовых камерах. Этим черношапочный сурок существенно отличается от большинства других видов, зимующих в норах под устойчивым и достаточно глубоким снежным покровом.

На Баргузинском хребте селится среди каменных россыпей в гольцовом поясе, там, где имеются небольшие зеленые лужайки, рано освобож-

дающиеся весной от снега, а летом постоянно имеется сочная растительность (Сватош, 1926). Сурка часто можно встретить и среди невысоких моренных гряд в долинах рек, поросших кустарником и кедровым стланцем (Филонов, 1959а, 1961). В низовье Лены поселяются в россыпях, часто у подножия скалистых останцев (Романов, 1941). На Камчатке живет на закрепленных низкотравной растительностью склонах хребтов, не избегая высокотравных лужаек и кустарников (Аверин, 1948).

В Хараулахских горах сурки живут преимущественно отдельными семьями в верховьях мелких рек, где нет леса и заболоченных пространств (Капитонов, 1960а). Норы располагаются обычно в нижней части склонов южной экспозиции, более дренированных, рано оттаивающих весной и лучше просыхающих летом. Растительность здесь представлена низкотравной и сухой дриадово-разнотравной и дриадово-моховой тундрой, нередко с участием лишайников. Излюбленные колонии располагаются у «снежников» и долго не тающих снежных забоев, где в течение всего лета вегетирует разнотравно-луговая растительность.

Распространен не всюду, крайне спорадично и колонии нигде не образуют сплошных поселений. Для Баргузинского заповедника известно, что в верховьях р. Кудалкап на 1 км<sup>2</sup> обитало в среднем 3.2 сурка, в бассейне же р. Давша — всего 0.3 (Филонов, 1961). Примерно такая же численность и в других местах Прибайкалья. Несколько больше сурка в районе Кроноцкого заповедника на Камчатке, но и там распространение его прерывистое (Аверин, 1948).

В Хараулахских горах на площади в 3.6 тыс. км<sup>2</sup> учтено всего 888 сурков (Капитонов, 1960а). В бассейнах отдельных рек средняя плотность составила от 0.17 до 0.53 зверька на 1 км<sup>2</sup>. Общие запасы сурка в Хараулахских горах В. И. Капитонов определяет в 3.5 тыс. голов.

Учитывая сходную разреженность поселений и низкую численность по всему ареалу, возможно в первом приближении оценить общие запасы черношапочного сурка в 30—50 тыс. животных, т. е. примерно той же цифрой, которая характеризует приблизительные запасы сурка Мензбира.

**Норы.** Летние норы имеются не во всех поселениях, зимние и защитные — обязательны. На участке обитания семьи располагается одна постоянно используемая зимняя нора, несколько (1—3) летних убежищ и около 10 защитных нор. В зимней норе, как правило, самки приносят и воспитывают сурчат. Сурчина хорошо выделяется благодаря очень яркой и пышной зелени. Форма ее обычно овальная, поперечник от 2 до 10 м, высота 15—30 см, но иногда достигает 70 и даже 150 см (Капитонов, 1960а). Над зимовочной камерой имеется насыпь грунта, которая создается за счет сгребания сурками земли и небольших камней с периферии сурчины. Утолщение потолка зимовочной камеры при спячке в условиях вечной мерзлоты имеет приспособительное значение и не встречается у других сурков. Баргузинский черношапочный сурок не делает подобной насыпи и зимует под покровом глубокого (1.5—1.8 м) снега (Филонов, 1961).

Строение зимней норы описано В. И. Капитоновым (1960а, 1963). Общая протяженность ходов составляет 15—113 м (в среднем 30), глубина не превышает 1.2 м. Сечение хода в глубине норы уплощено; высота его в среднем 18 см, ширина 20—21 см. Число лазов больше, чем у других сурков (1—18, в среднем 6.5). Обилие входных отверстий улуч-

шает вентиляцию норы и способствует оттаиванию грунта на глубине расположения камер (Капитонов, 1960а). Весной, пока не оттают пробки, имеется только один выход, которым пользуются все обитатели норы. Число камер в зимней норе от 1 до 4, чаще всего две. Размеры их относительно постоянны: длина 50—90 см, ширина 35—65 см, высота 30—60 см.

Весьма интересным приспособлением в зимних норах черношапочного сурка является «штукатурка» стенок камеры, состоящей из измельченной травы или влажной растительной трухи, которой тщательно забиваются все щели.

Подстилка зимовочной камеры состоит из злаков: мятлика арктического, сибирского коостра, коротколистого овсяницы и осок. Во время спячки она заполняет всю камеру, и сурки лежат в ее середине. Подстилки очень много, больше, чем у других сурков, и вес ее в одной камере составляет 9—12 кг; около  $\frac{1}{4}$  ее сурки ежегодно обновляют. Столь большое количество подстилки, выполняющей теплоизолирующую функцию, по-видимому, связано с полным промерзанием окружающего грунта в зимнее время.

Температура в зимней норе во вторую половину лета и вскоре после залегания сурков, по измерениям В. И. Капитонова (1960а), положительная, около 2°. Данных о температуре в зимовочной камере в конце зимы нет. Однако известно, что на этой глубине она опускается до —13—16°. В таких условиях спячка может завершаться благополучно только при обязательном дополнительном расходовании энергетических резервов на поддержание более высокой температуры тела зверьков по сравнению с температурой в камере. Температура грунта под глубоким снежным покровом, одевающим зимние норы сурка в Прибайкалье, положительна в январе (Филонов, 1961).

Весьма своеобразны «пробки» в зимних норах. В условиях вечной мерзлоты они короткие, до 1 м, и начинаются от самой поверхности как у монгольского сурка. Помимо земляных «пробок», в ходах, отходящих от зимовочной камеры, устраиваются травяные «пробки» из растительной трухи и ветоши, дающие дополнительную тепловую изоляцию камеры и увеличивающие объем зимовочного помещения, что очень выгодно при зимовке крупными скоплениями (Капитонов, 1960а).

Зверьки летом нередко выселяются в различные временные убежища, расположенные в трещинах скал или среди нагромождений крупных камней. В раскопанном В. И. Капитоновым летнем убежище была лишь одна небольшая камера и очень немного подстилки (1.6 кг). Убежища обычно располагаются поблизости от зимней норы, но иногда удалены от нее на расстояние до 1 км. В них летом живут самец и неполовозрелые особи, а в конце лета туда часто выселяются и самки с подростом молодняком (Капитонов, 1960а). Чем больше на участке обитания семьи естественных убежищ в виде, например, трещин в скалах, тем меньше бывает защитных нор. Глубина их чаще всего не более 0.5 м, длина — 1.—1.5 м, камеры отсутствуют.

**Питание.** Основным кормом являются зеленые вегетативные части растений, преимущественно наиболее молодые и сочные, но в определенные периоды заметную роль играют и подземные части, ягоды, орехи кедрового стланика и животная пища.

На Камчатке сурок в основном поедает цветы и листья остролодки и ивы. В начале лета в желудках обнаруживались стебли и листья, а после и ягоды голубики. Довольно часто употребляются в пищу побеги ситника и ягоды вороники (Аверин, 1948).

Для Баргузинского заповедника К. П. Филонов (1961) указывает, что из 25 видов растений, встречавшихся в местах кормежки, в значительном количестве обнаруживались поеди только 7 видов, преимущественно из разнотравья. Наиболее часто поедаются листья и цветы. Поздним летом сурок кормится орехами кедрового стланца, на что обращали внимание еще З. Ф. Сватощ (1926), В. Н. Скалон и П. П. Тарасов (1946). К. П. Филонов (1959а). Питание орехами необычно для рода *Marmota* и отмечено только у черншапочного сурка.

На севере Якутии поедает большинство растений, растущих на участке обитания. В условиях неволи поедалось 77 видов растений из предлагавшихся 88; в природе отмечены поеди 50 из этих видов. В желудках удалось определить остатки 46 видов цветковых растений. Наибольшее значение в летнем питании имеют: копеечник арктический, остролодка чернеющая и Адамса, астрагал зонтичный, живокость малопыльчатая, очиток, ветреница сибирская, различные камнеломки, гречишка живородящая, мытник опушенный, мятлик арктический и многие другие (Капитонов, 1960а). Отмечаются значительные различия состава пищи сурков из разных поселений, что связано с неодинаковым обилием отдельных видов растений в местах кормежки.

Сезонные изменения питания так же, как у других сурков, выражены отчетливо (Капитонов, 1959, 1960а). Весной до начала вегетации примерно в течение месяца основным кормом являются корни и корневища. Пока земля не освободилась от снега, отмечено поедание гнездовой подстилки, ветоши и стебельков полярной ивы с почками. Наиболее часто пищей служат корни и корневища остролодочников, копеечника, мятлика, сиверсии, гречишки Лаксмана, в связи с чем помет сурка весной имеет форму орешков. Летом основная пища состоит преимущественно из цветов и реже листьев и стеблей многих видов растений. Наиболее излюбленным кормом является копеечник арктический; за ним следует остролодочник чернеющий и астрагалы.

Осенью примерно за месяц до залегания в спячку разнотравье в основном отцветает и в питании сурка увеличивается роль злаков. Зверьки часто кормятся в понижениях рельефа, где долго лежал снег, задержавший вегетацию растений. В большом количестве поедаются листья мятлика, овсяницы, лисохвоста, костра, ивы, остролодочника, соснореи.

Сурки предпочитают наиболее сочные и питательные виды растений и их части. Наибольшее количество легко усваиваемого протеина находится в цветах. Поэтому не случайно предпочтение, которое им оказывается. Особой питательностью отличаются бобовые — они поедаются наиболее охотно. Высокий темп накопления жира черношапочным сурком (Капитонов, 1960а) несомненно находится в связи с очень большой питательностью арктических и горных растений.

По сезонам изменяется также количество поедаемого корма, которое упомянутый автор оценивал по весу содержимого желудков и скорости переваривания. Последняя определялась опытным путем — скормливанием сурку неперевариваемых семян и наблюдением за временем их появления в помете. Больше всего сурки едят летом: взрослые съедают около 2.5 кг травы, годовалые — 1.0 кг и сурчата — 0.7 кг в сутки. По отношению к весу тела вес потребляемого корма наибольший у сурчат.

Значение животного корма в питании черношапочного сурка второстепенное, хотя в его желудке и помете постоянно обнаруживаются остатки безпозвоночных, мелких млекопитающих и птиц (Капитонов, 1960а). В пищеварительном тракте остатки животной пищи чаще обнаруживались весной (в среднем примерно в  $\frac{1}{4}$  случаев), причем иногда они

составляли значительную часть его содержимого. Обычно это были дождевые черви, жуки, личинки мух. Из грызунов встречены копытный лемминг и лемминговидная полевка. В помете также довольно обычны остатки беспозвоночных, шерсть и мелкие кости мышевидных грызунов, остатки мелких птиц и их птенцов (перья, кости, когти). В неволе сурки охотно ели сырое мясо, причем весной и в начале лета предпочитали его растительному корму. Весьма вероятно, что большее значение животной пищи для черношапочного сурка по сравнению с другими видами следует объяснить как приспособление к недостатку растительного корма в весенний период.

Накопление жира в низовьях Лены начинается в июле и завершается в сентябре, перед спячкой. Ко времени залегания относительный вес жира по отношению к весу тела достигает у сурчат 25—30%, у взрослых около 35%.

Темп накопления его у черношапочного сурка в Якутии выше, чем у палеарктических сурков других видов (Дубинин и Лешкович, 1945; Бибилов, 1957; Бибилов и Жирнова, 1957; Ткаченко, 1961; Кизилов, 1961). Так, среднесуточное накопление почти в три раза выше, чем, например, у байбака и тарбагана (Капитонов, 1963). Это связано с более коротким периодом жиронакопления и обеспечивается большой питательностью корма, длительной кормежкой в течение дня и сравнительно большим количеством съедаемой пищи. Способность быстро и в большом количестве накапливать жир — важное приспособление вида к продолжительной спячке, часто в условиях вечной мерзлоты.

Жир черношапочного сурка из Хараулахских гор отличается от жира других сурков по внешнему виду и физико-химическим свойствам. Осенью он белого цвета, почти без запаха; по данным В. И. Капитонова (1963), характеризуется очень низкой температурой плавления (6—7°), чем отличается от жира альпийского сурка и байбака, у которых она значительно выше. Летне-осенний жир содержит каротин, богат витаминами Д и Е; воды в нем всего 10—12%.

**Размножение.** Ко времени первого появления черношапочного сурка на поверхности после зимней спячки у самцов уже заканчивается сперматогенез. Только у 2 из 7 исследованных в июне самцов в небольшом числе обнаружены спермии в мазках из семенников и придатков. В течение лета неуклонно уменьшались размеры и вес семенников, они теряли тургор, становились дряблыми. От июня к сентябрю вес их сократился с 4.3—9.3 г до 1.5—2.9 г, а длина — с 28—35 мм до 18—25 мм (Капитонов, 1960а).

Спаривание, по-видимому, проходит в зимних норах, за 2—4 недели до весеннего выхода зверьков на поверхность. Впервые появившиеся после зимней спячки самки оказывались либо родившими, либо находились на последних стадиях беременности. Никаких признаков гона после появления сурков на поверхности установить не удалось (Капитонов, 1960).

Продолжительность беременности не установлена; видимо, она составляет около 35 дней.

У черношапочного сурка бывает от 1 до 8 детенышей (Сватош, 1926; Яныгин, 1937; Тимофеев, 1949). Чаще всего указывается 4. Более обстоятельные данные о размере выводков приводит В. И. Капитонов (1963). В Хараулахских горах при подсчете сурчат в 23 выводках среднее число молодых составило около 6 с колебаниями от 3 до 11. Такие же цифры получены и при анализе числа плацентарных пятен у 12 самок. По анкетным и опросным данным число детенышей в выводке в различ-

ных частях ареала колеблется от 4 до 7. В некоторые годы часть семей не имеет приплода. Так, например, А. А. Романов (1941) среди 12 добытых им взрослых сурков не обнаружил в год своего обследования беременных или кормящих самок. В. И. Капитонов (1963) наоборот приходит к выводу о ежегодном размножении большинства взрослых самок. Он подтверждает это заключение данными о наличии молодых сурков смежных лет рождения в выловленных полностью семьях, а также невысоким (23.5) процентом яловых самок среди исследованных. Из 22 обследованных поселений в 15 были молодые (68%). Более высокую и, как указывает этот автор, устойчивую степень участия самок в размножении по сравнению с другими видами сурков следует рассматривать как одно из приспособлений к существованию в суровых условиях короткого лета. На наш взгляд, материалов для такого суждения пока еще слишком мало. Изменения темпа воспроизводства несомненно есть и у этого вида, но они пока еще не изучены.

Половозрелость у черношапочного сурка наступает после трех спячек (Капитонов, 1963). Однако возрастные критерии для трехлетних черношапочных сурков не установлены, что заставляет рассматривать этот вывод, как предварительный.

Выкопанные из норы и описанные В. И. Капитоновым (1960а, 1963) сурчата в возрасте 1—2 дней имели длину тела 103—112 мм (106) и вес 26.6—39.7 г (33.5). Кожа в складках, покрыта редкими белесыми волосами до 1 мм длиной. Вибриссы на губах — 6 мм. Цвет верха — буровато-серый, брюха — телесно-розовый. Уши и глаза закрыты, мягкие острые коготки слегка пигментированы у основания. Ротовая полость очень широка (13 мм) и заполнена очень большим языком. Голова огромна и составляет почти половину длины тела (40 мм). Сильно увеличены передние конечности и их пояс.

Родившись в конце мая—начале июня, сурчата примерно через месяц появляются на поверхности. При этом они весят уже около 300 г и имеют длину тела в среднем 22 см, т. е. после рождения их вес увеличивается примерно в 9 раз, а длина тела — вдвое. В это время они еще очень неловки и доверчивы.

В первые дни после выхода продолжают питаться в основном молоком. Зеленый корм плохо пережевывается из-за недоразвитости коренных зубов, и в желудках сурчат обнаруживаются часто совершенно неповрежденные растения. Лактация заканчивается в середине июля, к этому времени у самок уменьшается вес молочных желез и они становятся дряблыми.

Индивидуальные различия роста сурчат выражены четко при рождении. В период лактации неравномерность роста отдельных детенышей усиливается. Особенно неблагоприятные условия для отставших в росте сурчат создаются в конце этого периода, когда конкуренция среди детенышей обостряется из-за недостатка молока у самки. Отставшие в развитии зверьки хуже подготовлены и к питанию зеленым кормом из-за недоразвитости зубной системы, а плохое усвоение зеленого корма ведет к дальнейшему увеличению различий в размерах детенышей в одном выводке.

После выхода из нор рост сурчат замедляется. К времени залегания они достигают среднего веса 1.1 кг и длины тела 33.5 см, т. е. за первое лето их вес увеличивается лишь в 3.5 раза, а длина тела на 0.7 см. В течение второго лета вес увеличивается до 2—2.5 кг, а длина тела — до 42—44 см. В двухлетнем возрасте, по В. И. Капитонову (1963), они уже не отличимы от взрослых животных.

Индивидуальные различия в размерах сурков годовиков из одного выводка сохраняются и во второе лето, но разница между более крупными и отставшими животными уже не столь велика, как летом предыдущего года. Возможно, имеет место ускоренный рост отдельных зверьков, но более вероятно гибель отставших в развитии животных.

Таким образом, молодые черношапочные сурки в Якутии по своим размерам и весу ко времени залегания в первую спячку далеко отстают от других сурков, которые уже в течение первого лета обычно достигают среднего веса в 1.5—2.0 кг. Раннее прекращение роста сурчат так же, как и незавершенность линьки у черношапочного сурка — приспособление для накопления особенно больших запасов жира, необходимых для длительной спячки в крайне неблагоприятных температурных условиях.

Несмотря на наличие описанных приспособлений, гибель сурчат в период зимней спячки очень велика. В. И. Капитонов (1963) обнаружил мертвых сурков в 6 зимних норах из раскопанных 10, причем больше половины (58%) составили сурчата. Преимущественная гибель сурчат обусловлена их меньшими энергетическими резервами и, видимо, менее совершенной терморегуляцией по сравнению со взрослыми животными. В течение первого лета жизни смертность сурчат, по наблюдениям В. И. Капитонова, незначительна: величина выводков почти не изменяется к осени. Это, очевидно, связано с малочисленностью врагов.

Сведения В. И. Капитонова (1963) о составе популяции черношапочного сурка в Хараулахских горах основаны на очень небольшом материале. Самки незначительно преобладают над самцами (53% и 47%). В 6 полностью выловленных семьях сурчат было 24 (47%), годовиков 11 (21.5%), двухлетков 3 (5.9%) и взрослых 12 (23.5%). Такой возрастной состав популяции подтверждает данные о высокой гибели сурчат во время первой спячки и косвенно свидетельствует (по резкому уменьшению доли двухлетков) о расселении черношапочного сурка в двухлетнем возрасте.

**Образ жизни.** В разных частях ареала сроки спячки и ее продолжительность различны. Последняя колеблется от 7 до 8.5 месяцев. В Баргузинском хребте черношапочный сурок залегает после установления снежного покрова и отрицательной температуры воздуха в конце сентября (Филонов, 1959а, 1961). На Камчатке, у берега моря — около 1 ноября, а в горах, где снежный покров ложится раньше, — 1 октября (Аверин, 1948). В Хараулахских горах черношапочные сурки залегают во второй половине сентября и реже в начале октября (Капитонов, 1959). Выход из зимних нор происходит в мае. Значительных изменений срока залегания по годам не отмечено; отдельные семьи в один и тот же год ложатся в разные сроки, но разница обычно не превышает 10 дней. Раньше залегают зверьки в семьях, где нет молодых.

По опросным данным, в одной зимней норе зимуют 25—30 и даже до 40 сурков (Скалон, 1935 и др.). В. И. Капитонов (1959) описывает совместную зимовку 22 зверьков, но чаще 5—8, в среднем 6. Изредка в одной камере на зимовку объединяются 2 семьи.

Заготовка подстилки начинается примерно за месяц до залегания. Для нее используются злаки и осоки, т. е. наиболее сухие растения. Устройство «пробок» во всех ходах зимней норы, кроме одного, которым зверьки пользуются, производится непосредственно перед залеганием.

Тело спящего сурка свернуто в клубок так, что кончик морды находится у основания хвоста, который прикрывает голову. При большом числе спящих зверьков они лежат друг на друге в несколько рядов и

со всех сторон окружены теплоизолирующей сухой травой. В раскопанной В. И. Капитоновым (1960а) через три недели после окончательного залегания в норе, зверьки еще не были в глубоком сне и вытащенные наружу начали шевелиться. Температура тела у них была 8—9°, а в камере 2°. Выкопанные в середине апреля имели температуру 1.5° и совершенно не реагировали на внешние раздражения.

В. И. Капитонов (1963) справедливо предполагает, что при понижении температуры почвы на глубине зимних камер до минусовых значений сурки периодически пробуждаются, температура их тела повышается и они в какой-то мере согревают гнездовую камеру. О вероятной смене периодов то более, то менее глубокой спячки в течение зимы у других видов сурков упоминают Н. В. Некипелов и Б. И. Пешков (1958); Г. Мюнх (Münch, 1958); Д. И. Бибиков, Н. Н. Трухачев, К. И. Исакулов (1963). Косвенными указаниями на возможность такого «механизма терморегуляции» у черношапочного сурка являются неглубокое расположение зимних камер, наличие более крупных скоплений зверьков в одном гнезде, состоящем из большого количества подстилки. Устройство якутскими сурками травяных «пробок», более высокая, чем у других сурков, упитанность и особые свойства жира хорошо согласуются с высказанным предположением и указывают на глубокое и длительное приспособление черношапочного сурка к зимовке в условиях вечной мерзлоты.

Сведения о характере наземной активности невелики и ограничиваются наблюдениями К. П. Филонова (1961) в Баргузинском заповеднике и В. И. Капитонова (личное сообщение) в Хараулахских горах. Сезонные ее изменения в целом такие же, как у других сурков. На севере ареала общая продолжительность пребывания на поверхности значительно больше, чем на юге, и достигает 18 час. в сутки. В «белые ночи» можно видеть отдельных зверьков у нор; они не кормятся. Весной и осенью дневное снижение активности отсутствует, но летом особенно в жаркие дни часть зверьков днем совсем не выходит из нор.

Соотношение различных форм жизнедеятельности в дневное время изменяется по сезонам и отличается у сурков разного пола и возраста. Весной они выходят не надолго и основное время затрачивают на кормежку. Отдых отнимает, по данным круглосуточных наблюдений, 20—35% активного времени, причем зверьки отдыхают преимущественно сидя. Летом несколько увеличена доля кормежки (40—47% всего времени), сокращен отдых (20—25%) и время пребывания в норах. Осенью резко возрастает время отдыха — 35—70% и зверьки в общем меньше кормятся. В. И. Капитонов отмечает более частую смену форм жизнедеятельности у молодых сурков по сравнению со взрослыми, более длительную кормежку оценившихся самок во вторую половину лета и преобладание отдыха в лежачей позе летом и осенью, когда почва и камни не столь холодны, как весной.

Черношапочный сурок обладает густым и длинным мехом, и его активность в общем слабо зависит от погоды. Небольшой дождь, туман, ветер обычно не препятствуют пастыбе зверьков, только уж очень плохая погода загоняет их в норы. Как у других сурков, активность сильнее зависит от погоды в сезоны ее общего понижения, т. е. ранней весной и перед залеганием. Из-за отсутствия данных трудно сопоставить уровень наземной активности этих сурков с таковой других видов, но складывается впечатление о меньшем влиянии на их активность погоды и общем более высоком уровне. В. И. Капитонов (1963), например, считает, что суточная активность описываемого грызуна в условиях Крайнего Севера на 3—4 часа длительней, чем у сурков в более южных широтах.

Черношапочный сурок легко прыгает с высоты 2—3 м и свободно взбирается по отвесным камням, используя трещины в них и другие неровности. Легко преодолевает крутые надувы снега, достигающие иногда весной 4 м высоты, скатываясь с них на брюхе и взбираясь вверх с помощью когтей (Капитонов, 1963). В Баргузинском заповеднике за орехами залезает на кусты кедрового стланца (Филонов, 1959а), без затруднения пролезает иногда в узкие щели между камнями, чему способствует подвижность сочления головы с позвоночником и пластичность грудной клетки. Легко передвигается по снегу, даже очень рыхлому (поздней осенью), оставляя за собой широкую борозду. Пользуется подснежными ходами до 20—30 м длиной (Капитонов, 1963).

Голос черношапочного сурка подробно описан В. И. Капитоновым. В природе сурки кричат по-разному. Не сильно обеспокоенный зверек, выражая удивление и настороженность, обычно издает отрывистый, высокий крик, который словами можно передать, как «мыть», или «ий», или «цвиг» (Тарасов, 1961а, 1961б). При непосредственной опасности, обычно перед тем, как скрыться в нору сурок издает несколько коротких отрывистых звуков «ить-ить-ить». Остальные звуки обычно тихие, слышные только на близком расстоянии и выражают различное настроение зверьков. Возбуждение обычно сопровождается рычанием, зверек приоткрывает рот, выставляя резцы, изредка взмахивает хвостом, иногда издает пронзительный визг.

Наблюдение за участком осуществляется преимущественно зверьками, находящимися на возвышении (сурчине, отдельном камне). Предупреждение об опасности, как правило, исходит от взрослых животных, молодые менее осторожны.

Семейный участок сурка в Баргузинском заповеднике занимает от 0.6 до 2—2.5 га (Филонов, 1959а, 1961). В Хараулахских горах семейная территория охватывает значительно большую площадь до 10 и даже 150 га. Такое различие связано с очень широким расселением зверьков из совместно зимовавшей семьи. В условиях изолированного поселения налегания участков соседних семей друг на друга, как правило, не наблюдается. Более того мы предполагаем, что столь большие участки, описанные В. И. Капитоновым (1960а), находятся в связи с недоукомплектованностью колоний зверьками, так как известно, что при разреженной численности величина участков обитания отдельных семей сильно возрастает.

Мечение занятой территории, возможно, выражено у черношапочного сурка не столь отчетливо, как у других форм, по мнению В. И. Капитонова (1963), из-за крайней рассредоточенности поселений. Нам кажется, что тип поселения не является исключительным фактором, определяющим характер внутривидовых отношений, и поэтому нет уверенности, что при более углубленном изучении в этом направлении не будут получены новые факты.

Нет оснований подвергать сомнению колониальность черношапочного сурка на основании рассредоточенного характера его поселений в настоящее время. Повадки животного и черты внутривидовой организации противоречат этому. История также подтверждает неоднократную смену условий существования вида и наличие таких периодов, когда зверьки могли жить более сомкнутыми поселениями. Да и сейчас в ряде мест известны скопления по 50—100 совместно обитающих животных.

Перемещения у этого вида изучены плохо. Имеются сведения о смене мест кормежки и убежищ в связи с сезонным изменением кормности на разных частях участка обитания. Расселение из зимних нор, как это уста-

новил В. И. Капитонов (1960а), нередко осуществляется на расстоянии в 500 и даже 1000 м. Известны также и встречи сурков-мигрантов вдалеке от обитаемых поселений. Однако подобные переселения, по мнению В. И. Капитонова, редко бывают успешными. Большинство животных гибнет от хищников, а осевшие на новом месте имеют очень небольшие шансы благополучно перезимовать, так как у них не хватает времени на устройство надежного зимнего убежища и заготовку большого количества гнездовой подстилки.

**Враги и паразиты.** Враги черношапочного сурка немногочисленны и не оказывают существенного воздействия на его численность.

Из птиц в качестве возможных врагов могут быть названы: беркут, орлан-белохвост, мохноногий канюк, сапсан, полярная сова. Конкретных фактов нападения птиц на черношапочного сурка почти нет. Исследование погадок показывает ничтожную роль птиц в уничтожении сурков (Капитонов, 1957).

Раскопка нор сурков медведем описана для Прибайкалья (Сватощ, 1926; Туров, 1936) и севера Якутии (Капитонов, 1960а). Далеко не во всех случаях попытка достать зверьков бывает успешной. Волк постоянно летом охотится на сурков (Романов, 1941), и их остатки обнаружены в помете. Раньше, когда волков было много, они были главными врагами сурка. Лисица при случае добывает сурчат, но она немногочисленна. Песец часто живет по соседству с сурками, занимает их норы. При просмотре большого количества помета остатков сурка в нем не найдено. Интересно, что зверьки остаются спокойными при появлении песца (Капитонов, 1963). Россомаха редко посещает места обитания сурков. Отмечен случай раскопки зимней норы, причем ее обитатели были съедены хищником — на снегу лежали клочки шерсти и виднелись следы крови (Капитонов, 1963). Врагом сурка может быть и соболь (Филонов, 1959б).

Из эктопаразитов на черношапочном сурке в Хараулахских горах и на Камчатке найдены три вида блох, гамазовый клещ *Haemogamasus ambulans* Thorell и вошь *Enderleinellus* sp. (Капитонов, 1960). Кроме блохи *Oropsylla silantiewi* Wagn., остальные паразиты не специфичны для сурков, и их находки указывают на наличие контакта сурков с мелкими грызунами и хищниками.

В большом числе у сурков паразитируют нематоды *Citellina triradiata* Manteg (Капитонов, 1960б), встречающиеся также у тарбаганов в Забайкалье. Черви локализируются почти исключительно в слепой кишке. Взрослые зверьки заражены поголовно, и среднее количество червей у одного сурка колеблется от 60 до 120, достигая у отдельных особей нескольких тысяч.

**Хозяйственное значение.** При оценке черношапочного сурка как объекта хозяйственного использования обычно исходят из хорошего качества меха, ценности жира и мяса этого грызуна. Повсеместно низкая численность вида рассматривалась как результат бесконтрольного промысла (Сватощ, 1926; В. Скалон, 1935; Романов, 1941; Н. Скалон, 1950; Филонов, 1959б, 1961, и др.). В соответствии с этим рекомендовались меры по упорядочению промысла и его ограничению для восстановления якобы подорванных запасов. Однако к ощутимым результатам эти мероприятия не привели.

В прошлом столетии и в начале этого по всему ареалу заготавливалось очень небольшое число сурков. Так, например, по всей северо-восточной Якутии в 1926—1937 гг. заготовка составляла ежегодно около 3000 штук, в Прибайкалье — не более 1500 и по всему ареалу, видимо, не более 10 тыс. (Капитонов, 1963). Если даже считать, что значительная часть

шкурок оседала у местного населения, все равно размеры заготовки и хозяйственного использования черношапочного сурка нужно признать весьма ограниченными. Таковы же и их перспективы. Причина заключается в общей низкой численности и крайней спорадичности распространения, определяемых отсутствием благоприятных условий для жизни на подавляющей части ареала. Многолетний запрет промысла в Якутии и других местах не обеспечил заметного увеличения запасов, хотя численность сурка несколько возросла и в настоящее время близка к естественной (Капитонов, 1959).

На наш взгляд, проводить дорогостоящие биотехнические мероприятия по расселению черношапочных сурков в пределах ареала нецелесообразно. Хозяйственный эффект этих работ весьма сомнителен, так как природные условия Восточной Сибири и Крайнего Севера не позволяют рассчитывать на значительное увеличение здесь запасов этого грызуна, а следовательно, и заготовок шкурок. По-видимому, достаточно ограничиться местными мерами по регулированию промысла с целью сохранения этого уникального по своей приспособленности к здешним условиям животного.

6. *Marmota menzbieri* Kaschkarov (1925) — Сурок Мензбира (рис. 92—94).

**Характеристика.** Самый мелкий из палеарктических сурков: длина тела до 495 мм, хвоста до 127 мм (в среднем около 25% длины тела). Шерсть довольно длинная, густая и мягкая. Окраска верха сравнительно темная, от желтовато-коричневой до шоколадной, иногда с рыжеватым оттенком, преобладающим в летнем меху. Нижняя поверхность светлая, палевая или рыжевато-охристая; рыжеватые тона особенно отчетливы в окраске свободных отделов конечностей. Голова сверху темная в переднем ее отделе, нередко только на носу и переносье. «Шапочки» нет и темная окраска, распространяясь назад и вниз, резко контрастирует со светлой по линии, идущей от глаза к уху и далее к основанию плеча. Темные пятна под глазами хорошо развиты. Пространство между глазом и носом, а также область прикрепления вибрисс светлые или с некоторой примесью буроватых волос. Щеки светлые; уши светлые или с явственной рыжиной. Черно-белое окаймление губ редуцировано. Хвост черный в его основной половине и рыжевато-охристый в концевой.

Кондилобазальная длина черепа — 80.6—86.4—90.7 мм, длина верхних коренных — 19.6—22.1—22.5 мм, нижних — 19.0—21.3—22.0 мм. Лобный отдел лишь немногим шире, чем у узколобых тарбагана и камчатского сурка. Относительная ширина расстановки скуловых дуг в их заднем отделе и характер расхождения в переднем как у *M. sibirica*. Заглазничный бугор слабо выражен, надглазничные вырезки глубокие, вздутие в передне-верхнем углу глазницы умеренное. Верхние края надглазничных отростков слабо приподняты, хотя и сильнее, чем у камчатского сурка, концы их заметно опущены книзу. Слезная кость маленькая, часто заметно вытянутая спереди назад. Слезное отверстие крупное, предкрыловое мелкое или оно заросшее, а наименьшее расстояние между ними равно или меньше наименьшей высоты слезной кости над одноименным отверстием. Шов между задним краем слезной кости и передним орбитальных выростов верхнечелюстной, как и у камчатского сурка, нередко неполный, а иногда эти кости и вовсе не соприкасаются. Высота орбитальных выростов по отношению к верхнему краю *os lacrymale* изменчива, сами они обычно редуцированы, хотя и не до такой степени, как

у *M. camtschatica*. Параокципитальные отростки выпрямленные, скаются ниже поверхности слуховых барабанов, мастоидные невелики сзади не уплощены, но нередко с обособленной площадкой на к (сходство с *M. marmota*). Слуховые барабаны сравнительно длинны широкие, пропорции их как у *M. bobac*. Носовые кости в общем довольно равномерно суживаются в направлении назад, иногда несколько расширяясь в середине и на самом заднем их конце. В отличие от других арктических сурков край их не выступает назад за задние края верхних отростков межчелюстных костей (сходство с американским *M*



Рис. 92. Сурок Мензбира (*Marmota menzbieri* Kaschk.).  
Фото Б. М. Петрова.

*ligata*). Пропорции резцового отдела как у байбака: он сравнительно короткий и тонкий. Венечный отросток узкий в основании (уже, чем у *M. camtschatica*), поставлен вертикально и слабо изгибается в направлении назад. Сочленовный отросток средней длины и широкий в основании. Угловой отдел узкий в основании (сходство с *M. sibirica*).

Коренные зубы по степени их укороченности сходны с таковыми у тайского сурка.  $P^3$  относительно велик, ближе всего к относительным размерам его у байбака;  $P^4$  укорочен не меньше, чем у этого вида у *M. baibacina*. Метаконуль на его заднем гребне умеренно развит, слабее, чем у *M. camtschatica*, но сильнее, чем у сурков «группы *bobac*». На  $M^1-M^2$  слабо заметен и быстро исчезает при стирании.  $P_4$  относительно короткий, с хорошо или умеренно развитым передним prominentным бугром; по пропорциям и степени развития гипоконида близок к этому зубу у *M. bobac*. Задний корень один, иногда раздвоен на конце, со слабо заметным следом от срастания. Верхние резцы сравнительно развитые (как у *M. sibirica*), нижние — несколько более мощные, чем у *M. camtschatica*, но слабее, чем у байбака.

**Распространение.** Высокогорные низкотравные степи западной части Таласского и юго-западной Чаткальского хребтов, Ангреновского плато прилегающей к нему части Кураминского хребта. По данным Б. М.

рова (1963), таласская часть ареала, охватывающая верховья рр. Угама и Сайрамсу с притоками на южном склоне Таласского хребта, в настоящее время оторвана от чаткальской части. На территории этой последней распространен к северу до верховьев р. Зек-сай, на запад и до горного массива Кизылнура, а в Кураминском хребте к югу до урочища Яхшибай (Давыдов, 1960б; Петров, 1963).

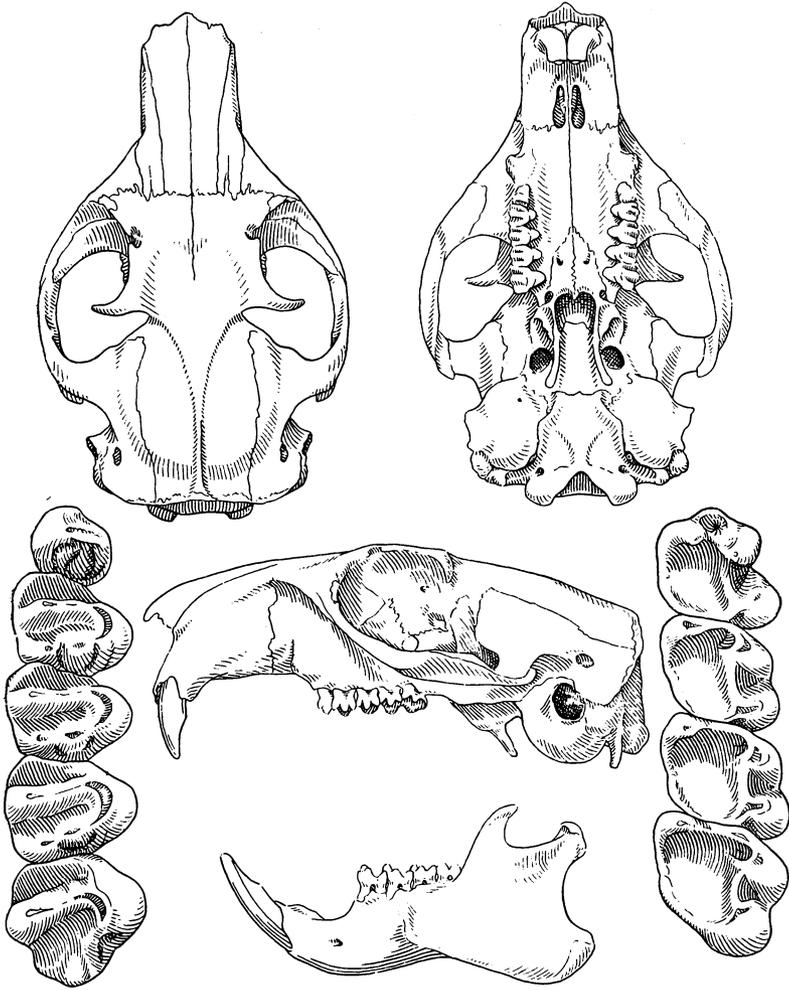


Рис. 93. Череп сурка Мензбира (*Marmota menzbieri* Kaschk.),  
×0.8.

**История и систематическое положение.** Сурок Мензбира, как и реликтовый суслик (*S. relictus* Kaschk.), вид, характеризующийся остаточным ареалом в горах Тянь-Шаня. Однако в отличие от последнего, он не обнаруживает близости к центральноазиатским представителям рода и область распространения его более ограничена. По-видимому, это более древний горный вселенец, чем *M. baibacina* и *M. himalayana*, ранее них, возможно уже в конце неогена, обособившийся от общей с ними предковой формы. В «группе *marmota*», к которой тяготеет, этот вид занимает обособленное положение от грубошерстных и длиннохвостых *M. marmota* и *M. caligata*.

В то же время он сильнее, чем *M. camschatica*, отличается и от сурков «группы *bobac*». Находки остатков позднеэоценовых сурков на территории Казахстана и особенности геологической истории и вероятной истории ландшафтов Западного Тянь-Шаня помогут в дальнейшем выяснить происхождение и родственные отношения сурка Мензбира. Существенным может оказаться и выяснение ряда морфологических деталей у современного вида, например строения *basulum*, еще не изученное.

**Географическая изменчивость и подвиды.** Известно два современных подвида. Б. М. Петров (1963), установивший, что различия между таласскими и чаткальскими сурками могут быть оценены как подвидовые, полагает, что здесь имеет место давняя изоляция и что заселение этих горных районов шло различными путями, в каждом случае из различных, прилежащих к ним, равнинных территорий.

1. *M. m. mezbieri* Kaschkarov (1925) — окраска брюха в свежем зимнем меху интенсивная, охристо-рыжая. Череп относительно широкоскулый; слезная кость сравнительно сильно вытянута в продольном направлении, а ее задний край в большинстве случаев соединен швом с передним краем орбитальных крыльев верхнечелюстной кости на половину ее длины и меньше. Эти последние значительно возвышаются над верхним краем слезной. Полностью сросшиеся задние корни  $P_4$  имеются в среднем у 10% особей. Распространение: тяньшанская часть ареала.

2. *M. m. zachidovi* Petrov (1963) — окраска брюха в свежем зимнем меху сравнительно светлая, бледно-охристая. Череп относительно узкоскулый; слезная кость сравнительно слабо вытянута в продольном направлении, а ее задний край в большинстве случаев соединен швом с передним краем орбитальных крыльев верхнечелюстной кости более чем на половину ее длины. Эти последние слабо возвышаются над верхним краем слезной или находятся на одном уровне с ним. Полностью сросшиеся задние корни  $P_4$  имеются в среднем у 87% особей. Распространение: чаткальская часть ареала вида.

**Местообитания и численность.** Обитает в высокогорной типчаковой степи и на субальпийских и альпийских лугах, на высоте от 2200—2800 и до 3500 м над ур. м. (рис. 94).

В верховьях р. Ангрэн живет на высоте около 2200 м среди зарослей прангоса и ферулы, а в верховьях р. Терс — в арчевом редколесье на высоте 2300—2400 м. На северном склоне Таласского Алатау норы сурка Мензбира встречаются уже у верхней границы арчи и доходят почти до гребней хребтов.

В Чаткальском хребте сурки предпочитают хорошо задернованные и не крутые склоны, часто вблизи сазов. Однако они не избегают селиться и среди нагромождений камней в тех случаях, когда поблизости есть хорошие лужайки. В. С. Бажанов (Афанасьев и др., 1953, стр. 176) отмечает, что по сухим местам эти звери поселяются «вблизи воды от тающих снегов». Однако в дальнейшем этот исследователь без достаточного основания делает вывод о сухолюбивости сурка Мензбира, заключение, справедливо подвергнутое весьма обстоятельной критике Б. М. Петровым (1960). Сопоставляя условия существования сурка Мензбира с таковыми других видов (например, красного и серого сурков), нельзя сделать вывода о большей его сухолюбивости. Ни характер распространения, ни мезоклимат и растительность его местообитания не дают оснований для того, чтобы считать его «сухолюбивым» видом. Наоборот, приуроченность поселений почти исключительно к высокогорью, отчетливая связь мозаики распределения колоний с растительностью мезофильных лужаек, большая избирательность в потреблении сочных кор-



Рис. 94. Местообитания сурка Мензбира в Таласском Алатау.  
Фото Ю. С. Лобачева.

мов — все это является основанием для заключения о неправильности подобных представлений.

Роль долго не стаивающих снежников в жизни сурков Мензбира очень убедительно показана Б. М. Петровым (1960). Именно вблизи наносов снежных сугробов, постепенно тающих в течение лета, появляется новая растительность, сочные побеги которой и потребляются сурком. Наличие рядом со снежниками пятен выдувания снега (навстречные, юго-западные склоны водоразделов), где очень рано начинает вегетировать растительность, обеспечивает пищу суркам ранней весной. Кроме того, вблизи от пятен долго сохраняющегося снега и на их месте после стаивания обычно имеется толстый слой мелкозема, образующегося за счет накопления и оседания мелкого обломочного материала и пыли, попадающих на поверхность снежных сугробов. Со снежниками, таким образом, можно связывать и большую глубину слоя почвы, в которой сурки могут устраивать глубокие зимние норы. Значение снежников для распределения колоний других видов сурков также не вызывает сомнения.

Сурок Мензбира, подобно другим суркам, нуждается в хорошем обзоре местности. Казалось бы, что у водоразделов или вблизи скал, где образуются снежники и обычно имеются колонии, кругозор зверьков ограничен укрытиями. Однако обычно в этих случаях часть из них обязательно живет по другую сторону укрытия и своевременно оповещает обитателей первой колонии при опасности, появившейся с ее стороны. Таким образом, «плечо соседа», как образно говорит Б. М. Петров (1960), заменяет собственный обзор местности: сосед принимает на себя наблюдение за своим участком и предупреждает об опасности, надвигающейся с его стороны.

У сурка Мензбира преобладают поселения очагового, реже балочного типа. Подавляющая часть площади даже в пределах заселенной территории вовсе лишена нор, что только частично является результатом сокращения численности вида, а в основном обусловлено непригодностью ее для жизни этих грызунов. Как правило, отдельные колонии или небольшие их группы отстоят друг от друга на несколько сот метров и более.

**Норы.** Общий облик колоний сурка Мензбира очень сходен с таковым других горных видов. На участке обитания семьи есть несколько постоянных нор с большими выбросами земли — сурчинами и некоторое количество защитных нор. Часть защитных и реже гнездовых нор иногда располагается в трещинах скал и крупно-каменистых россыпях. Кроме того, вблизи нор часто наблюдаются копанцы — ямки глубиной в 10—20 см и диаметром в 15—18 см. На площади в 12 м<sup>2</sup> иногда удается насчитать до 40 таких копанцев (Петров, 1960). Эти ямки образуются при выкапывании сурками корней кузиини Бонвалло, волокна которой используются ими для гнездовой подстилки. Чаще всего свежие копанцы появляются весной. Кроме кузиини, сурки выкапывают корни остролодки. Некоторые копанцы со временем углубляются и могут превращаться во временные норы. Вероятно, часть временных нор впоследствии расширяется зверьками, особенно, если они располагаются в удобных частях колонии. Именно этим путем в результате деятельности нескольких поколений происходит, по-видимому, образование гнездовых нор. В свою очередь старые гнездовые норы могут постепенно утратить свои функции и превратиться во временные.

Б. М. Петров (1960) приводит следующие данные о размере сурчин на основании измерения 100 выбросов, взятых подряд на седловине между Кызылнурой и Курганташем (Чаткальский хребет): площадь

основания в среднем составила около 3 м<sup>2</sup>, высота — 0.23 м, объем — 0.25 м<sup>3</sup>. Размеры наиболее крупной сурчины 5.5 × 4.0 × 0.8 м, а ее объем — 5 м<sup>3</sup>.

Число лазов в норы сильно варьирует (обычно 3—4, но иногда и до 8—10). Сравнительно большое по сравнению с многими другими сурками число входных отверстий хорошо соответствует увлажненности его местообитаний и благоприятствует лучшей вентиляции нор. У постоянных, гнездовых нор устьевая часть входов имеет конусовидное расширение, диаметром около 30—35 см. Сечение ходов в глубине норы, по данным Б. М. Петрова (1960), имеет размеры: ширина 15—21 см, высота 12—15 см. П. А. Янушко (1951) указывает диаметр ходов 15—17 см.

Раскопанные Б. М. Петровым две гнездовые норы достигали глубины в 2.5 м. В одной из этих нор была обнаружена камера со свежей подстилкой из волокон кузиинии и листьев злаков, размером 85 × 65 × 32 см, в другой были две камеры примерно одинакового размера 105 × 56 × 35 см. В более глубокой камере (2.5 м) подстилка была старой, в поверхностной камере (0.5 м) — свежей и состав ее был таким же, как и в первой норе. Вероятно, в нижней камере зверьки зимовали, а в верхней жили летом. В 2 из 5 раскопанных временных нор также найдены небольшие камеры — расширения; разветвления ходов в них отсутствовали, а глубина не превышала 1—1.5 м.

Летние норы среднего размера, раскопанные П. А. Янушко (1951), имели простое устройство, и камеры в них располагались на глубине 50—130 см. Зимняя нора не была раскопана полностью, так как ход к гнезду уходил вниз под пласт сцементированной гальки.

**Питание.** Подобно другим видам, сурок Мензбира поедает преимущественно молодые, сочные части растений, скусывая отдельные листья, побеги или цветы. Разжевывает пищу не очень тщательно — в желудках встречаются части растений, достигающие 15 мм в длину при 5—6 мм ширины.

По данным анализа содержимого желудков и полевых наблюдений за кормящимися зверьками, установлено поедание следующих видов растений: лаготис Королькова, гусиные луки, овсяница, остролодка, различные мятлики, костер туркестанский, астрагалы, желтый безвременник, лютики, одуванчик, аренария, герань ферганская, горец, мелколестник, кузииния Бонвалло (молодые листья) и др. Луковицы тюльпанов и насекомые играют подчиненное значение. Последние обнаружены в 7 желудках из 38 обследованных (Петров, 1960). В верховьях р. Сайрам (Таласский Алатау) сурки поедают горец, очиток, хориспору, тюльпаны, злаки и осоки в период вегетации, различные луки, одуванчик (Янушко, 1951). В горах Коржантау поедаются многие виды из числа перечисленных выше и, кроме того, около 50 видов других растений (В. И. Капитонов, личное сообщение). По данным этого исследователя, в засушливый год в желудках резко увеличивается частота встречаемости насекомых (до 40% в июле).

Количество ежедневно поедаемой зеленой массы различается по сезонам. В течение 2—3 недель после выхода из зимних нор весной и перед залеганием зверьки едят мало, в среднем не более половины того, что потребляется летом. Примерно вдвое меньшее количество травы съедают молодые сурки по сравнению со взрослыми.

Весьма существенное значение для расчета количества потребляемого корма имеет срок переваривания корма у сурков. В связи с этим интерес представляют данные Б. М. Петрова (1960) о весе содержимого желудков у 10 сурков Мензбира, для которых была установлена про-

должительность предшествовавшей поимке кормежки. Так, например, он различает: 1) зверьков, еще не кормившихся в день поимки, добытых при утреннем выходе из норы; 2) добытых в капканы, поставленные в полдень, после того, как сурки до обеда паслись, и, наконец, 3) зверьков, кормившихся целый день, т. е. добытых вечером. На основании полученных данных Б. М. Петров заключает, что в течение ночи происходит освобождение желудка примерно от 80% его содержимого, имевшегося к концу предыдущего дня. Если принять, что днем продвижение пищи из желудка в кишечник происходит с той же интенсивностью, как и ночью, то из желудка в кишечник перемещается количество пищи, равное 80% веса его содержимого к вечеру. Следовательно, за день в желудок поступает пища весом  $2 \times 80\%$ , или 160% того количества, которое отмечалось в конце дня.

Основываясь на собственных данных и производя описанный расчет суточного потребления, Б. М. Петров заключает, что взрослые сурки Мензбира в период интенсивной кормежки съедают в день около 300 г зеленой массы, а молодые (сеголетки) — около 130 г. На наш взгляд, этот расчет неточен, и зверьки в среднем за день съедают в полтора-два раза больше. Достоинство примененного расчета заключается в том, что здесь учитывается постепенность переваривания корма.

Расчет общего потребления растительной массы за сезон наземной активности с учетом периодов пониженной потребности в пище дает цифру около 30 кг зеленой массы для взрослого и 8 кг для молодого сурка Мензбира. Исходя из средней численности этих грызунов в пределах ареала около 10 зверьков на 1 км<sup>2</sup>, нужно прийти к заключению, что в течение всего периода вегетации потребляется около 2 кг зеленой массы с каждого гектара. Даже, если полученную цифру увеличить втрое, следует заключить, что питание сурков не может неблагоприятно сказываться на состоянии пастбищ.

Таким образом, у сурка Мензбира отчетливо выражено приспособление к питанию сочным кормом. Оно проявляется в плохом, сравнительно с другими сурками (кроме серого), пережевывании пищи, регулярном поедании сочных подземных частей растений и постоянном употреблении в пищу насекомых. С описанной кормовой специализацией хорошо согласуется приуроченность поселений сурков к высокогорью и альпийским мезофильным лужайкам.

**Размножение.** Сурок Мензбира начинает размножаться в двухлетнем возрасте. Только у самок третьего года жизни и более старых обнаружены следы беременности (эмбрионы, плацентарные пятна, отсосанные соски). Размеры семенников у двухлетних самцов обычно больше 23 мм, в то время, как у годовалых они колеблются от 14.6 до 21.7 мм. (Петров, 1960). По-видимому, самцы становятся половозрелыми также только в двухлетнем возрасте.

Весьма вероятно, что спаривание происходит в зимних норах до первого выхода на поверхность или в самые первые дни после него, что следует из сопоставления сроков весеннего появления (в районе Кызылнуры — начало апреля) с временем появления на поверхности сурчат (середина июня). Можно полагать, что свойственная другим видам продолжительность беременности (около 35 дней) и лактации (около 40) не должна сильно отличаться и у сурка Мензбира.

Число эмбрионов и плацентарных пятен у сурков Мензбира составляет 3—4.

По сравнению с другими видами у него наблюдается самое малое число детенышей в выводке, чем в основном и определяется его пони-

женная способность к воспроизводству и с чем, по-видимому, в значительной мере связано продолжающееся сокращение запасов и ареала. Весьма вероятно, что более жизненно стойкий вид — красный сурок — теснит сурка Мензбира. Однако прямых доказательств этому предположению мы не имеем.

В выводках чаще всего бывает 2 сурчонка, но иногда их число достигает 3 и даже 4 (Петров, 1960). По сообщению В. И. Капитонова, наблюдавшего за 6 семьями в 1961 г. в горах Коржантау (система Таласского Алатау), число молодых колебалось от 2 до 7 (в среднем 3.5). Однако годовиков в популяции почти совсем не было, что указывает на слабое размножение в предыдущем году или на массовую гибель молодняка. Б. М. Петров (1960) отмечает большие размеры выводков в поселениях с большим числом обитателей. Наоборот, в одиночных колониях чаще встречаются выводки с 1—2 сурчатами. Эти наблюдения представляют общий интерес, раскрывая некоторые особенности динамики численности в условиях разреженной популяции.

Малый ежегодный прирост стада сурков Мензбира иллюстрирует П. А. Янушко (1951) примером учета на картированной площади, где на 105 взрослых животных (включая и годовиков) приходилось только 7 выводков и 14 молодых, т. е. 13%.

В Казахстане (северный склон Таласского Алатау; Афанасьев и др., 1953) сурчата появляются из нор в первой половине мая (в верховьях р. Сайрам), по другим данным — в начале июля (Янушко, 1951). По-видимому, в обоих случаях даты указаны неточно.

Вес сурчат в первые дни после выхода на поверхность около 350—400 г. Примерно через месяц он удваивается, а ко времени залегания в спячку достигает 1.2—1.5 кг, при длине тела 32—34 см.

Соотношение неполовозрелых сурков-годовиков и взрослых в первую половину летнего сезона, по подсчетам Б. М. Петрова (1961), составляет 2:3; не менее 10% взрослых самок остается яловыми. Учитывая примерно одинаковое соотношение самцов и самок среди взрослых, следует предполагать наличие потомства ежегодно у 40 взрослых самок в каждой сотне взрослых зверьков. Так как в выводке к концу лета сохраняется обычно 2 детеныша, нужно признать, что прирост молодняка составляет не 40% исходного поголовья половозрелых зверьков, как это пишет Б. М. Петров, а вдвое большее количество. Однако условия конкретных лет вносят очень существенные поправки в подобные расчеты. Это видно из приведенных выше данных П. А. Янушко (1951), когда доля сурчат в популяции была очень малой. Также и в горах Коржантау в 1961 г. фактический состав популяции далеко не соответствовал расчетам. Из 52 исследованных сурков 30 (57.6%) было сеголетов, 2 (3.8%) годовиков и 20 (36.4) в возрасте старше 2 лет (устное сообщение В. И. Капитонова).

**Образ жизни.** Спячка сурков Мензбира изучена плохо. Глубокое расположение зимних камер и приуроченность зимних нор к глубокоснежным склонам позволяет предполагать, что спячка сурка Мензбира протекает в условиях сравнительно устойчивой и положительной температуры.

Число зимующих вместе зверьков обычно не превышает 10, но чаще их меньше. Продолжительность спячки около 7.5 месяцев в Чаткальском хребте и 6.5 месяцев в Таласском Алатау. Поверхностных «пробок» в зимних норах сурка Мензбира нет. По-видимому, этот вид устраивает «пробки» в глубине нор. Весенний выход сурков Мензбира в западной части Чаткальского и Таласского хребтов (2800—3000 м) происходит

в начале апреля (Янушко, 1951; Петров, 1960). Отдельные зверьки появляются в конце марта. Большая часть поверхности земли в это время еще покрыта снегом, и зверьки пробивают иногда 2—3-метровый его слой. Первые 2—3 недели после выхода животные почти не нуждаются в корме, обладая значительным запасом жира, сохранившегося с прошлого года.

Зимние норы расположены чаще всего на северных и восточных склонах под глубоким снежным покровом на месте зимних надувов. Сурки, вышедшие из нор среди снежных полей, как пишет Б. М. Петров, переселяются на лишенные снега склоны, но обычно не далее, чем на 100 метров. По мере стаивания снежного покрова на участке обитания семьи и появления там зеленой растительности, часть зверьков возвращается на северные склоны, а ко времени залегания в спячку здесь собирается вся семья, состоящая обычно из пары взрослых, нескольких годовиков и сурчат. О сезонных перемещениях из зимних нор в летние и, наоборот, сообщает также П. А. Янушко (1951). Отделение от семьи двухлетних сурков, ставших половозрелыми, происходит весной. Однако И. И. Колесников (1953а) указывает, что зверьки расселяются уже на второе лето, что вызывает сомнение. Наблюдения за выселением животных на большие расстояния отсутствуют.

В летнее время сурки Мензбира выходят из нор рано, обычно с восходом солнца. Около полудня наблюдается некоторое снижение активности всей популяции, но отдельные зверьки находятся на поверхности в любое время дня. Непогода — небольшой дождь или туман — не прекращает полностью выхода сурков из нор. В середине лета (июль, начало августа) зверьки иногда задерживаются на поверхности после захода солнца и уходят в норы уже в сумерках.

Сезонное изменение упитанности выражено у сурков Мензбира так же отчетливо, как и у других видов этого рода. Остатки старого жира сохраняются у взрослых зверьков до конца мая и начала июня. По сравнению с красным и серым сурками, обитающими примерно на такой же высоте, сурок Мензбира начинает накапливать жир позже. Он — обитатель более снежных мест и поэтому в начале лета (май, июнь) испытывает недостаток корма, что влечет за собой более позднее начало жира накопления. Начало его приходится на середину июля и ко времени ухода в спячку с взрослого зверька можно снять 750—1000 г, а с молодого до 100 г жира. Д. Н. Кашкаров (1925) и И. И. Колесников (1953а) отмечают хорошую упитанность сурков Мензбира перед залеганием. Даже в неблагоприятных условиях, как например при засухе 1961 г. и сильном перевыпасе скота в местах обитания сурков, как это имело место в верховьях р. Бадам, — по сообщению В. И. Капитонова, — вес жира у взрослых сурков составлял 10—26, в среднем 22%, а у молодых 8—17, в среднем 12% веса тела.

Сведения о сроках залегания сурков Мензбира противоречивы. Указываются даты начиная с конца августа и до конца октября (Бажанов, 1946; Янушко, 1951; Колесников, 1953а). Четырехлетние наблюдения, проведенные Б. М. Петровым вблизи Кызылнуры, свидетельствуют о дружном залегании зверьков в конце августа—начале сентября. Учитывая возможность некоторого запаздывания сроков в более высокогорных местообитаниях, все же трудно допустить возможность бодрствования сурков Мензбира до октября, тем более, что даже Янушко (1951), отмечающий такой случай, указывает на резкое сокращение числа зверьков на поверхности уже в первой половине сентября. Скорее всего до конца сентября могут задержаться на поверхности только отдельные

зверьки или семьи, которые по каким-либо неблагоприятным причинам не смогли своевременно подготовиться к спячке.

По поведению сурок Мензбира почти не отличается от других евразийских сурков. Резко отличается лишь его громкий крик. Он представляет собой протяжный свист, повторяемый от одного до трех раз подряд и несколько напоминающий голос обыкновенного канюка.

Многие отметили большую пугливость и осторожность сурков Мензбира (Кашкаров, 1925; Благодарова, 1947; Янушко, 1951; Колесников, 1953а, и др.). Сопоставляя поведение разных видов сурков, трудно сделать такой вывод; не менее осторожны, например, тарбаганы в Забайкалье и серые сурки в Тянь-Шане.

Размеры семейных участков не описаны. В верховьях р. Сайрам участок обитания семьи не превышал 2—4 га. В балочных поселениях у вершины Кзылнура (Чаткальский горно-лесной заповедник), по наблюдениям Д. И. Бибикова (1961 г.) центры семейных участков отстояли друг от друга на 150—200 м, а поперек балки норы соединялись тропами на расстоянии 100—150 м. Следовательно, в этом месте площадь семейных участков составляла примерно 1—3 га. С другой стороны, в некоторых случаях они могут занимать и большую площадь. Так, например, по данным В. И. Капитонова (личное сообщение), семья сурка Мензбира в верховьях р. Бадам занимала участок площадью в 5—15 га. Однако эти наблюдения были сделаны в чрезвычайно засушливом для многих районов Тянь-Шаня 1961 г. в условиях сильного перевыпаса скота.

**Враги, паразиты и эпидемиологическое значение.** Значительную часть молодняка вылавливают многочисленные в Чаткальском хребте беркуты. Наиболее успешной бывает их охота в первые дни после появления сурчат на поверхности, когда зверьки еще очень доверчивы и малоподвижны. Интересно, что в помете лисицы преобладают волосы годовалых сурков, на которых она часто охотится ранней весной. Ко времени же появления сурчат, по наблюдениям Б. М. Петрова, лисиц на поселениях сурков почти не видно, они легко находят себе корм, добывая ставших к этому времени многочисленными мышевидных грызунов. Большой урон населению сурков Мензбира, как впрочем и других видов сурков, наносят бродячие и пастушьи собаки, сопровождающие скот. Роль волка незначительна из-за его малочисленности. В. С. Бажанов (Афанасьев и др., 1953) указывает еще на медведя как существенного врага сурков в Таласском Алатау, однако П. А. Янушко (1951) справедливо считает, что роль его невелика из-за малочисленности.

Эктопаразиты сурков представлены в основном специфической блохой *Ceratophyllus menzbieri* Ioff и иксодовыми клещами — *Ixodes redikorzevi* Ol. *I. crenulatus* Koch., а в Казахстане и *Dermacentor pavlovskyi* Ol.; эндопаразиты — несколькими видами гельминтов.

Ареал сурка Мензбира лежит в стороне от Горного среднеазиатского очага чумы, а условия для ее укоренения среди этого вида отсутствуют. Слишком уж разорвана область его распространения и мозаично распределение в пределах ареала, не говоря уже о ничтожной численности на сурках Мензбира видов блох, известных в качестве переносчиков и хранителей возбудителя чумы в сурочьих очагах.

**Хозяйственное значение.** Еще в 30-х годах отдельные бригады охотников на северном склоне Таласского Алатау добывали за сезон по 1000—1200 сурков Мензбира. В 40-х годах в Южно-Казахстанской обл. заготавливалось 75—300 шкурок этого сурка в год (Бажанов, 1947а; Янушко, 1951). В настоящее время промысел запрещен, но браконьер-

ство продолжается, так как нет ни должной охраны, ни ее пропаганды среди населения.

По качеству меха сурок Мензбира не уступает другим видам горных сурков, и шкурка его значительно превосходит пушные качества шкурок красного сурка. Ценность представляет и жир, который пользуется большим спросом у населения, ценящего его лекарственные качества. Браконьерство в основном производится не столько из-за шкурок, сколько из-за жира, стоимость 1 л которого доходит на рынке до 15—20 руб. Мясо не употребляется в пищу казахами и киргизами, но ценится узбеками и русскими охотниками.

Сокращение численности сурка Мензбира, произошедшее за последние десятилетия, несомненно весьма значительно. В 1954 г. в колониях на склоне Курганташа (Чаткальский заповедник) подсчитывали около 70 зверьков, сейчас их там не более 10 (Петров, 1960). Аналогичное уменьшение запасов происходит, по-видимому, во многих местах и вне заповедника. Еще в 30-х годах в верховьях р. Угам в Таласском хребте опытные охотники добывали в день до 30—40 сурков, а бригада за неделю — до 750 зверьков. Через несколько лет добыча здесь сократилась до единичных зверьков на охотника в день (Янушко, 1951).

Трудно определить общие запасы сурков Мензбира даже ориентировочно, но, учитывая малый (примерно 2500 км<sup>2</sup>), разорванный ареал и скачовость поселения в его пределах, можно предположить, что общая численность ограничивается, вероятно, 2—4 десятками тысяч животных.

В связи с этим необходимо указать на попытку акклиматизации сурка Мензбира в Туркестанском хребте (заповедник Гуралаш). В этот район был выпущен 61 сурок в 1955 г. и 70 — в 1957 г. Большинство сурков покинуло место выпуска, переместившись на 3 км выше по склонам и на 1.5 км вниз. Известно, что значительная часть зверьков погибла уже вскоре после выпуска от бродячих собак и браконьеров. Неудачно было выбрано и место выпуска, так как исходили из представления о ксерофильности сурка Мензбира и оптимальности для его существования ландшафта сухой, рано выгорающей горной степи. Возможно, именно недостатком знания экологии сурка Мензбира и определился исход этой попытки (Петров, 1963).

Неудачными оказались результаты и другого небольшого опыта переселения сурков Мензбира (8 зверьков, в том числе 4 самки), выловленных в июне—июле 1945 г. в бассейне р. Сайрама и выпущенных в урочище Кшикаинды в бассейне р. Джебаглы. По словам В. И. Капитонова, осмотревшего этот участок, сурка там нет.

Учитывая сравнительно небольшие размеры шкурок этого вида, его более низкую способность к воспроизводству и, вероятно, меньшую жизненную стойкость, вряд ли хозяйственно обоснованы дальнейшие попытки расселения сурков в новые места. Рациональнее обеспечить сохранение их там, где они живут.

7. *Marmota marmota* Linnaeus (1758) — Альпийский сурок (рис. 95—96).

**Характеристика.** Длина тела 577 мм, хвоста до 160 мм (в среднем около 27% длины тела). Шерсть длинная и грубая. Окраска верха буровато-серая, нижняя поверхность серовато-палевая, рыжие тона не развиты или слабо выражены. Как и у других видов этой группы, светлые боковые отделы передней части туловища заметно контрастируют с более темной окраской верха, особенно в лопаточно-плечевой области. Го-

лова сверху с темной, буровато-черной «шапочкой», однако черный цвет не распространяется на переносье, и конец морды, в том числе и область основания вибрисс, светлые. Щеки и боковые поверхности шеи темные, схристо-бурые, испещренные черными окончаниями волос. Губы с ре-

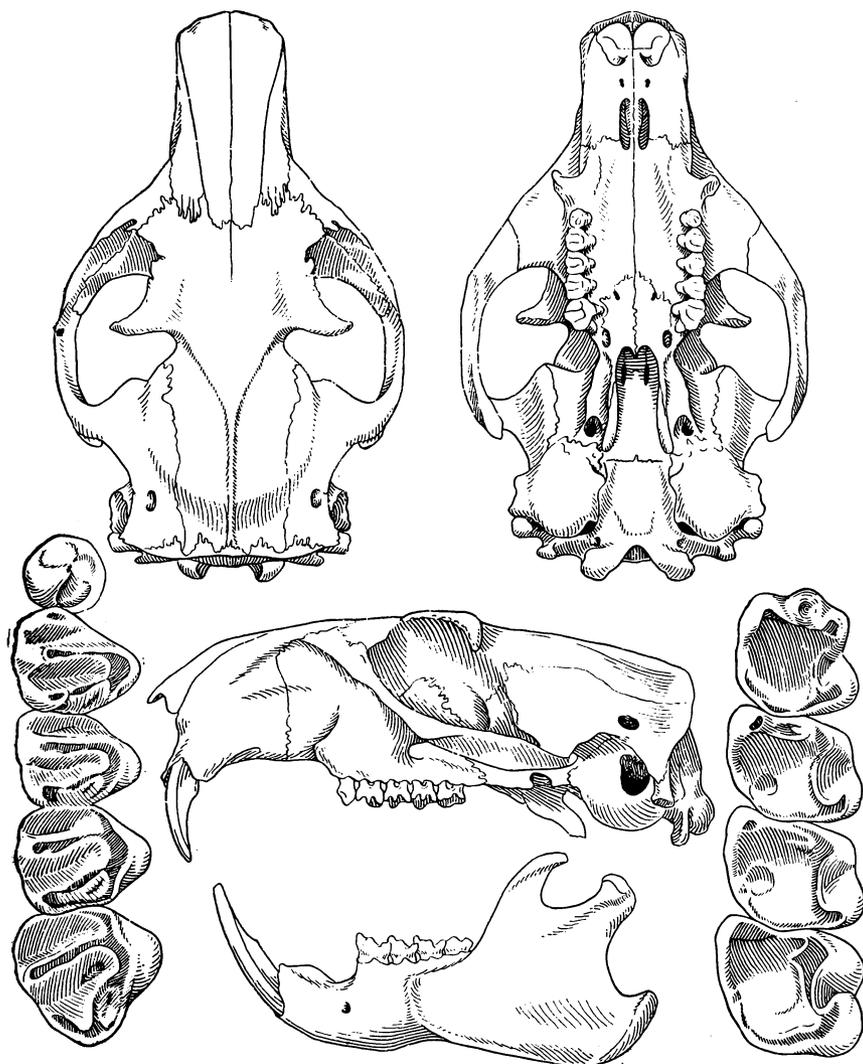


Рис. 95. Череп альпийского сурка (*Marmota marmota* L.),  $\times 0.8$ .

дуцированным светлым окаймлением. Хвост сверху цвета спины, его конечная половина черная.

Кондилобазальная длина черепа — 81.3—93.0—96.8 мм, длина верхних коренных — 20.7—22.1—23.6 мм, нижних — 19.2—20.3—22.0 мм. Относительно широкоскулый в его заднем отделе, высокий в переднем и широколобый (лоб в среднем шире, чем у *M. bobac*, но уже, чем у *M. caudata*), череп *M. marmota* внешне сходен с черепом сурков «группы *bobac*», но характеризуется рядом мелких, достаточно постоян-

ных признаков, часть которых была тридцать лет назад выявлена Х. Верли (Wehrli, 1935) в результате тщательных исследований на большом материале. Главные из этих признаков следующие: 1) мелкие слуховые барабаны (сходство с *M. himalayana*); 2) расходящиеся в направлении вперед края чешуи височной кости; 3) уплощенные на конце мастоидные отростки (сходство с *M. menzbieri*); 4) более слабый сагиттальный гребень и заходящие в область основания надглазничных отростков теменные (у других видов они непосредственно переходят в задние края этих отростков); 5) выступающие за уровень боковых поверхностей *rostrum* верхние края лобных отростков межчелюстных костей в их передних отделах (на уровне концов носовых костей), отчего при рассматривании черепа снизу боковые края носового отдела оказываются параллельными на всем их протяжении, а не образуют закругления на конце, как у других видов; 6) мало выдвинутые вперед подбородочные отверстия. Строение слезных костей как у восточных *M. camtschatica*; носовые кости суживаются в направлении назад, причем в их задней половине слабее, чем в передней.

$P^3$  сравнительно крупный, с тенденцией к слиянию переднего и заднего воротничков на внутренней стороне зуба.  $P^4$  относительно длинный, как у *M. himalayana* и ископаемых *M. bobac*; метаконуль на  $P^4-M^2$  умеренно дифференцирован.  $P_4$  с крупным гипоконидом, и относительная задняя ширина этого зуба в среднем больше, чем у других видов; промежуточный бугорок хорошо развит, задних корней в большинстве случаев два, иногда частично сросшиеся. Передняя поверхность свободного отдела резцов с кирпично-красными тонами в окраске.

**Распространение.** Альпийские луга Альп, а также Карпат (здесь сохранился только в Высоких Татрах) до 3200 м над ур. м.; еще недавно встречался в Пиринеях и был широко распространен в Карпатском высокогорье.

**История и систематическое положение.** Ископаемые остатки известны с плейстоцена. Относительно их систематической принадлежности среди западноевропейских ученых нет единого мнения. Одни из них (Kretzoi, 1954, и др.) считают, что позднеплейстоценовая форма характеризуется смешанными признаками *M. marmota* и *M. bobac* и является примером некоего «обобщенного» вида. Другие (Wehrli, 1935; Mottl, 1958) полагают, что оба вида уже были в это время дифференцированы и происходило лишь окончательное закрепление характерных для них признаков, часть из которых являлась еще неустойчивой. Это различие во мнениях в значительной степени зависит от того, откуда происходила основная масса материалов, изученных авторами. Так, ископаемый сурок из «группы *bobac*», весьма сходный с плейстоценовой формой среднерусской равнины, был распространен по территории Великопольской и Северо-Германской низменности к северу приблизительно до  $52^\circ$  с. ш., на запад до Рейна и на юг — до предгорий центральновропейских горных сооружений. В то же время в центральной и Зап. Европе (до Тосканской обл. в Италии на юге и провинции Сантандер в северной Испании на северо-западе) позднеплейстоценовые остатки действительно принадлежат форме, для части экземпляров которой характерно наличие признаков смешанного характера и которая в период существования фауны «сниженных альпов», на севере, а возможно, и на востоке (остатки с территории Румынии не изучены) контактировала с равнинным сурком из «группы *bobac*» и, как справедливо предполагает Х. Верли (Wehrli, 1935), могла образовывать с ним гибриды. Исследованные нами материалы из западной Венгрии и из пражских лёссов (колл. Геологического инсти-

гута в Будапеште и кафедры геологии Пражского университета) подтверждают эти соображения.

Среди горных сурков северной Голарктики альпийский сурок ближе всего к американскому *M. caligata*. Однако объединение их в один вид (Ellerman a. Morrison-Scott, 1951; Rausch, 1953) по нашему мнению, нецелесообразно. Не менее трудно согласиться с выделением его в самостоятельный подвид *Marmota s. str.* (Россок, 1923) на основании редукции первого (внутреннего) пальца передней конечности; это явление отмечено и для других видов, например для *M. caudata*.

**Географическая изменчивость и подвиды.** Данных о географической изменчивости нам неизвестно. Ряд форм, описанных в XVII—XVIII вв.

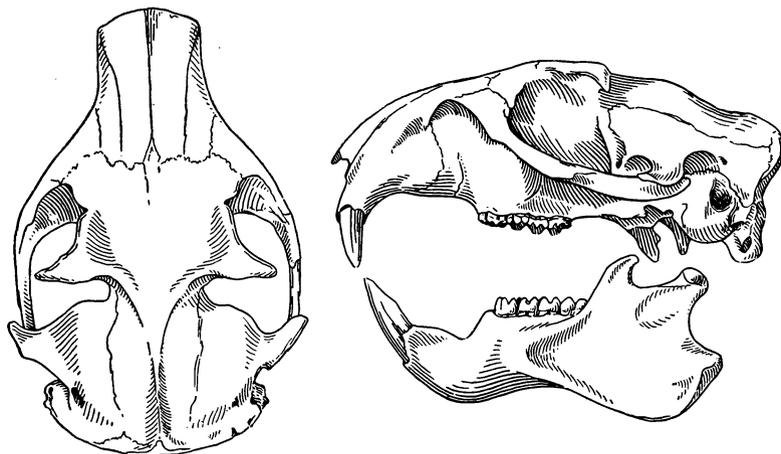


Рис. 96. Череп позднеплейстоценового альпийского сурка (*Marmota marmota primigenia* Каур), тиш, Франция (по Каур, 1839).

в качестве отдельных видов, — не более чем локальные или индивидуальные цветовые вариации типичного.

Известно два современных подвида и один ископаемый.

1. *M. m. marmota* L. (1758) — размеры сравнительно крупные; лобный отдел относительно узкий, носовые кости короткие и узкие сравнительно мало расширяющиеся в их конечной четверти и незначительно выступающие в направлении назад. Распространение: Альпы.

2. *M. m. latirostris* Kratochvil (1961) — размеры сравнительно мелкие; лобный отдел относительно шире, чем у типичного подвида, носовые кости длиннее, сильнее расширяющиеся в их конечной четверти, далее выступающие в направлении назад. Распространение: Карпаты (Высокие Татры).

3. *M. m. primigenia* Каур (1839) foss. (рис. 96) — крупнее типичной формы основная длина черепа экземпляров типовой серии 82.6 и 88.3 мм; передний промежуточный бугор  $P_4$  развит слабо; теменные гребни у части особей не заходят на основания надглазничных отростков. Распространение и возраст: горные и предгорные районы Центральной и Зап. Европы (на севере — к западу от Рейна, на юге — западная граница неизвестна) в позднем плейстоцене.

**Биологические данные.** Распространен от верхней границы леса, где устраивает норы под корнями деревьев, до участков степи в области скальных выходов на высоте 1800—2200 м над ур. м., где нор не роет,

а селится в пустотах и расщелинах скал и в каменных россыпях. Численность выше всего в поясе высокогорных лугов (1200—1800 м над ур. м.), здесь населяются также преимущественно остепненные участки.

Как и у других горных видов, глубина ходов, как зимовочных, так и летних нор, зависит от крутизны склона, мощности слоя мелкозема и толщины снегового покрова на участке обитания. В более сложно устроенных зимних норах имеется несколько гнездовых камер размером  $100 \times 80 \times 50$  см; вес сухой травы, составляющий гнездо, достигает 10—15 кг. В летних норах (выводковых) основной ход заканчивается гнездовой камерой на глубине около 1 м; вес гнезда — до 3 кг.

Спаривание начинается через 2—3 недели после пробуждения. Продолжительность беременности — 33—34 дня. В возрасте 19—24 дней молодые весят 50—90 г при длине тела до 125 мм. На поверхности появляются в возрасте около 40 дней; мать сосут до двухмесячного возраста. Сроки спячки колеблются от 5 до 8 месяцев (Müller-Usig, 1954). В Татрах (Kratochvil, 1960) просыпается в первой половине апреля, прокапываясь через 1.5—2-метровый слой снега. Отмечается способность раскапывать снег головой и лапами и добывать себе из-под него пищу.

Для этого вида, по наблюдениям над содержащимися в вольерах животными, впервые для рода *Marmota* установлена такая особенность поведения, как маркировка нор и границ участков обитания выделениями желез, находящихся на боках головы. Метки ставятся на камнях и стенках входной части норы, о которые зверьки трутся головой (Psenner, 1960).

Основными врагами является беркут, а из зверей лисы и волки. Мясо употребляется в пищу, шкурки заготавливаются.

#### 8. *Marmota caligata* Eschscholz (1829) — Седой сурок (рис. 97).

**Характеристика.** Длина тела до 575 мм, хвоста до 180 мм (в среднем около 30% длины тела). Шерсть длинная и грубая. В окраске верха преобладают серые (нередко пепельно-серые) тона: остевые волосы белые с небольшим черным кончиком. Буроватые тона более отчетливо выступают лишь в окраске задней части спины и брюха, а также у особей из южных частей ареала. Брюшная поверхность того же тона, что и спинная, граница между ними малозаметная, в том числе и на боковых отделах передней части туловища. Голова сверху, позади от линии, соединяющей середину глаз, черная или буровато-черная. Кроме того, имеется широкое темное кольцо кругом глаз, черное пятно на переносье и по пятну сразу за областью оснований вибрисс. Эти последние, как и передняя часть лба, белые, и «беломордость» выражена сильнее, чем у любого из евразийских сурков. В зимнем, более светлом, меху сильная примесь белых волос может образовывать подобие размытых белых полос, начинающихся от наружных краев белого лобного пятна и идущих назад к уху. В то же время светлая серая окраска спины вдается вперед в черную окраску шеи и затылка, и последняя принимает вид двух черных полос, идущих от ушей в направлении назад. Черное окаймление губ редуцировано и развито лишь в их угловых отделах. Уши черные с примесью белых волос. Кисти и стопы, а также пальцы сверху — черные, резко контрастирующие с серой окраской вышележащих отделов конечностей. Хвост черновато-бурый, незначительно и постепенно темнеющий к концу.

Кондиллобазальная длина черепа — 88.7—98.2—107.4 мм, длина верхних коренных — 21.0—22.4—24.4 мм (Howell, 1915). Осевого череп при

значительной изменчивости его очертаний и пропорций отдельных частей (в частности, слезной кости) обладает рядом характерных признаков. Так, он низкий в его среднем и заднем отделах и высокий в носовом. Этот последний значительно приподнят кверху, отчего верхняя линия

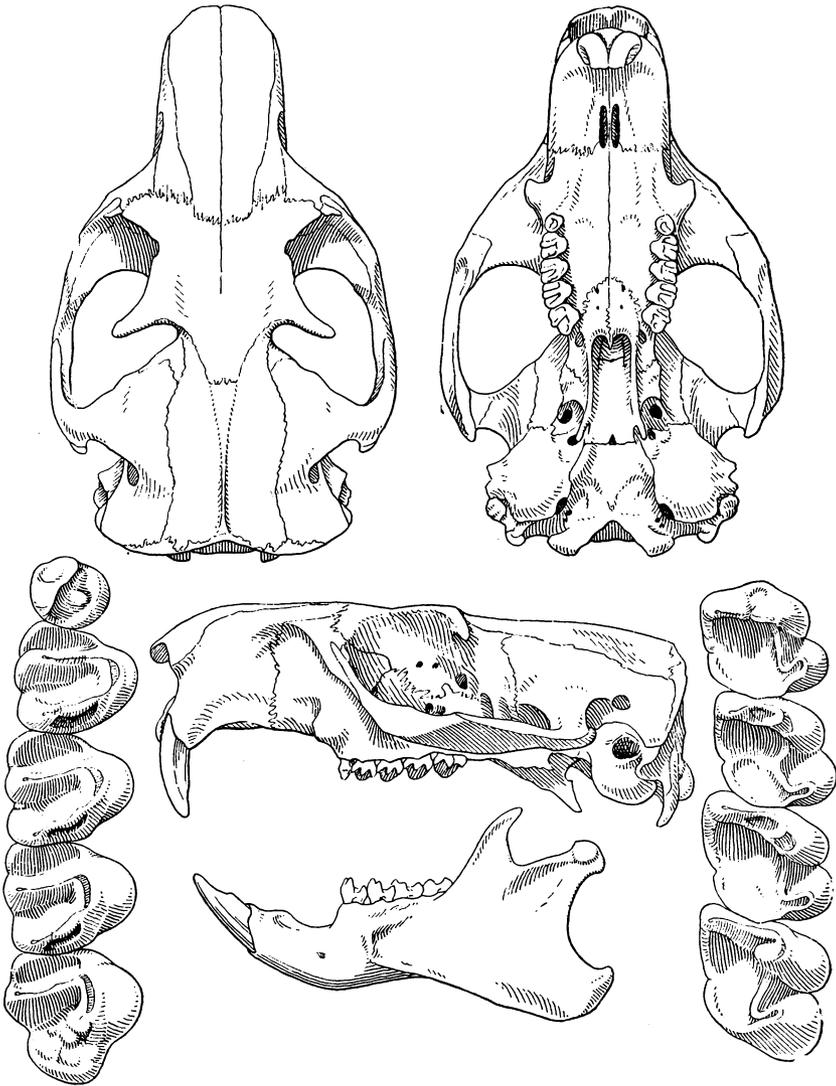


Рис. 97. Череп седого сурка (*Marmota caligata* Esch.),  $\times 0.8$ .

профиля образует не равномерный дугобразный изгиб, наиболее высокая часть которого приходится на область задних концов носовых костей, а выпрямленная, загибающаяся книзу лишь на протяжении передней четверти nasale, с плоскостью зубных рядов линия профиля образует острый угол около  $15^\circ$ , а наиболее высокая точка этой линии приходится на основание передней трети носовых костей. Лобный отдел еще более плоский, чем у *M. camtschatica*, так как основания надглазничных отрост-

ков и их края уплощены, а пространство между обеими ветвями стреловидного гребня более сужено, чем у палеарктических сурков, с легким, но отчетливым вдавлением. Носовые кости суживаются в направлении назад еще сильнее, чем у *M. menzbieri*, и наименьшая ширина их здесь заметно меньше ширины соседнего отростка межчелюстной кости на том же уровне. Кроме того, этому виду свойственны: 1) мелкие слуховые барабаны (сходство с *M. marmota*); 2) шов между носовыми и лобными костями на одном уровне с лобно-межчелюстным (сходство с *M. menzbieri*); 3) относительно узкое заглазничное сужение; 4) массивные, приближенные к альвеолярному краю  $P^3$  подглазничные отростки; 5) близко расположенное к краю массетерной площадки подбородочное отверстие (сходство с *M. himalayana* и *M. marmota*); 6) длинный  $P^4$  (сходство с *M. himalayana* и ископаемыми сурками «группы *bobac*»); 7) сильное развитие гипоконида  $P_4$  (сходство с *M. marmota*).

**Распространение.** Горные тундры и открытые ландшафты высокогорий умеренного пояса северо-западной и западной частей Сев. Америки, от Аляски и Канады до  $43^\circ$  с. ш. на юге (заходит на территорию штатов Монтана и Айдахо).

**История и систематическое положение.** Литературных данных о находках ископаемых остатков неизвестно. *M. caligata* — хорошо обособленный вид из «группы *marmota*», который, однако, нет основания отождествлять с европейским видом, как это делает Р. Рауш (Rausch, 1953). Признаки этой группы, выраженные в разной степени у ее европейских представителей, т. е., кроме *M. marmota*, у *M. menzbieri* и в меньшей степени у переходного к «группе *bobac*» камчатского сурка, у *M. caligata* весьма отчетливы. Из черепных признаков это в особенности малая высота черепа и высокое положение носового отдела; в строении зубов черты сходства с *M. himalayana* указывают на общую с ним примитивность американского вида. О родственных отношениях *M. caligata* (в узком смысле) и *M. camtschatica*, говорилось выше (стр. 402).

**Географическая изменчивость и подвиды.** Изменчивость признаков в пределах ареала, занимающего 30 с лишним градусов по долготе (наибольшая по протяженности в пределах рода), вероятно, хорошо выражена, однако общее ее направление не выяснено. По-видимому, по направлению к югу в окраске усиливаются бурые тона, достигающие наибольшего развития у юго-западных форм, в особенности у двух близких видов *M. olympus* Merr. и *M. vancouverensis* Swerth.; наличия клинального изменения размеров, судя по литературным источникам, не улавливается: наиболее крупная форма занимает центральную часть ареала, наиболее мелкие — северные и северо-западные, приокеанические районы.

Е. Холл и К. Кельсон (Hall a. Kelson, 1959) указывают 9 подвидов. Р. Рауш (Rausch, 1953) считает 2 вышеупомянутых вида также не более чем подвидами, что, по-видимому, нуждается в более доказательном обосновании. В то же время этот автор справедливо полагает, что самый северный из подвидов, *M. s. broweri* Hall et Gilmore, распространенный на севере Аляски, в системе хребта Барроу, заслуживает быть выделенным в самостоятельный вид. Действительно, 6 сурков этой формы, которые были осмотрены, благодаря любезному содействию д-ра Р. Гоффмана (университет штата Монтана), ближе к палеарктическим суркам, чем к *M. caligata*, но в то же время отличаются от *M. camtschatica* не меньше, чем евразийские сурки между собой. *M. s. broweri* — одноцветный, сероокрашенный (включая и брюхо) сурок, с мягким, сравнительно коротким мехом, относительно короткохвостый, без характерной для *M. caligata* «беломордости», с черноокрашенной верхней поверхностью головы.

Осевой череп — относительно высокий в его среднем и заднем отделах, а верхняя линия его профиля поднимается в направлении вперед не сильнее, чем, например, у *M. menzbieri*; Р. Рауш приводит также и ряд других признаков.

Наличие сурка «палеарктического типа» на севере Аляски, ареал которого, видимо, изолирован от ареала *M. caligata* долиной р. Юкон (на крайнем северо-западе Канады граница не выяснена), представляет значительный зоогеографический интерес. Надо думать, что американские териологи уделят этому вопросу необходимое внимание.

#### 9. *Marmota olympus* Merriam (1898) — Олимпийский сурок (рис. 98).<sup>1</sup>

**Характеристика.** Близок к *M. caligata*; размеры как у крупных форм этого вида. Отличается преобладанием коричневых тонов в окраске верха, замещающих черные, в том числе и в области дистальных отделов передних конечностей, а также, по-видимому, меньшей «беломордостью»: светлые участки на голове занимают меньшую площадь, в частности, граница их не заходит в направлении назад за передние углы глаз. Осевой череп более узкоскулый, чем у *M. caligata*, с относительно более широким лбом и рострумом. Ширина каждой из носовых костей в их самом узком месте равна или немного шире соседнего отростка межчелюстной на том же уровне (Howell, 1915). Детали строения зубов как у *M. caligata*.

**Распространение.** Ограничено альпийским поясом гор п-ова Олимп на северо-западе США (штат Вашингтон); ареал в настоящее время оторван от ареала *M. caligata*.

**История и систематическое положение.** Данных о нахождении ископаемых остатков неизвестно. Систематическое положение требует уточнения. Р. Рауш (Rausch, 1953), по-видимому, последний из американских териологов, публиковавший свои соображения на основании просмотра оригинальных материалов, полагает, что отличия *M. olympus* от *M. caligata* меньше, чем, например, у *M. c. broweri* от других подвидов седого сурка, и что олимпийского сурка вряд ли можно считать самостоятельным видом.

Подвиды не описаны.

#### 10. *Marmota vancouverensis* Swarth (1911) — Ванкуверский сурок.

**Характеристика.** Сурок из группы *caligata*; размеры как у крупных форм этого вида или как у *M. olympus*. Характеризуется темно-коричневой окраской как верха тела, так и его нижней поверхности. Боковые поверхности носа и подбородок белые; неправильной формы белая полоса или отдельные пятна могут быть также на груди и брюхе. Череп по относительной узкоскулости и мелким слуховым барабанам, по-видимому, сходен с черепом предыдущего вида. В качестве характерных особенностей указывается (Swarth, 1911; Howell, 1915) на узкие, заостренные на концах носовые кости, каждая из которых как и у *M. caligata* уже соседнего отростка межчелюстной кости на том же уровне. Детали строения зубов неизвестны.

**Распространение.** Ограничено высокогорьем хребтов о. Ванкувер (Британская Колумбия).

<sup>1</sup> Благодаря любезности д-ра Р. Гоффмана исследована одна шкура с черепом (изображен на рис. 98) взрослого животного из коллекции Зоологического музея университета штата Монтана, США.

**История и систематическое положение.** Данных о нахождении ископаемых остатков неизвестно. Все американские териологи единодушно сближают *M. vancouverensis* с *M. caligata*, указывая на то, что тенденция к побурению окраски, проявляющаяся у южных форм седого сурка, как бы достигает у этого вида наибольшей степени.

Подвиды не описаны.

11. *Marmota caudata* Geoffloy (1842—1843) — Длиннохвостый, или красный сурок (рис. 99 и 100; табл. 16, 17).

**Характеристика.** Длина тела до 570 мм, хвоста до 220 мм (в среднем около 40% длины тела). Шерсть длинная, грубоватая. Окраска верха охристо-рыжая, со значительными отклонениями в сторону более желтых или коричнево-красных тонов, не отличимая на верхней и нижней поверхности (лишь бока иногда несколько светлее), в разной степени испещренная черными или буро-черными окончаниями остевых волос. Темная окраска головы развита слабо и не имеет резкой границы сзади; потемнение под глазами всегда имеется. У зверьков в зимнем меху и у светлоокрашенных особей область основания вибрисс, переносье и передняя

Т а б

Промеры и индексы

Промеры и индексы	<i>M. baibacina</i> Kastsch.		<i>M. sibirica</i> Radde	
	n		n	
Альвеолярная длина зубного ряда (абс.) . . . . .	10	21.0—22.3—24.4	10	19.7—20.8—22.7
Индексы				
Длина $P_4$ по коронке . . . . .	10	22.5—24.0—26.2	10	21.1—23.2—25.0
Отношение задней коронарной ширины $P_4$ к его длине . . . . .	10	92.5—88.0—103.6	10	92.3—96.6—106.5
Отношение задней коронарной ширины $P_4$ к передней . . . . .	10	113.5—112.1—124.0	10	104.5—116.0—125.0
Отношение коронарной длины $M_1$ к его ширине . . . . .	10	82.7—89.0—95.6	10	83.4—89.4—95.9
То же для $M_2$ . . . . .	10	80.0—84.2—91.5	10	77.4—84.5—90.0
Длина $M_3$ по коронке . . . . .	10	27.0—27.7—30.2	10	26.4—29.1—30.5
Отношение ширины реза к его передне-заднему поперечнику . . . . .	10	55.5—63.4—68.1	10	60.4—66.4—74.5
Длина диастемы . . . . .	10	69.8—74.1—80.0	10	64.2—71.0—80.0
Высота резцового отдела на уровне подбородочного отверстия . . . . .	10	48.2—50.0—52.5	10	45.0—48.9—53.4
Наименьшее расстояние между подбородочным отверстием и краем задней вырезки челюсти . . . . .	10	195.5—211.3—232.5	10	193.0—199.6—208.3
То же до края массивной площадки . . . . .	10	46.2—51.2—62.7	10	47.7—53.5—59.8
Длина сочленовного отростка . . . . .	10	57.9—61.2—66.3	10	53.7—58.7—64.5
Отношение ширины основания сочленовного отростка к его длине . . . . .	10	95.4—103.7—114.0	10	96.0—106.9—113.7
Ширина основания венечного отростка . . . . .	10	28.4—34.6—40.9	10	32.5—35.2—38.4
Ширина основания углового отдела . . . . .	10	64.1—70.6—82.7	10	61.7—68.2—72.8

часть лба, сливаясь со светлой окраской нижних частей щек, образуют широкое светлое поле, отчего «беломордость» таких экземпляров хорошо выражена. Ухо темное; губы с бело-черным окаймлением, или оно редуцировано до темных участков по углам рта и на подбородке. Хвост окрашен сходно с верхом тела, иногда постепенно темнеет к концу.

Кондилобазальная длина черепа — 88.0—95.4—106.0 мм, длина верхнего ряда коренных — 21.2—22.2—23.0 мм, нижних — 21.0—21.3—22.5 мм. Осевой череп по очертаниям и относительной высоте сходен с черепом *M. camtschatica*, но относительно широколобый (как у *M. baibacina* и типичного подвида *M. bobac*). Заглазничный бугор едва обозначен, вздутие в передне-верхнем углу глазницы не слабее, чем у камчатского сурка. Надглазничные вырезки хорошо выражены. Верхние края надглазничных отростков слабо приподняты, концы их заметно опущены. Слезная кость сильно изменчива по форме, в виде слабо или умеренно вытянутого спереди назад прямоугольника; высота ее над слезным отверстием чаще всего меньше (иногда значительно) наименьшего расстояния между ним и предкрыловым. Слезное отверстие крупное, предкрыловое — мелкое, нередко щеловидной формы (сходство с *M. bobac*). Задний край

л и ц а 17

нижней челюсти сурков

<i>M. camtschatica</i> Pall.		<i>M. caudata</i> Geoffr.		<i>M. menzbieri</i> Kaschk.	
п		п		п	
10	18.0—19.8—21.0	10	21.0—21.3—22.5	5	19.0—19.6—20.0
10	22.3—23.1—24.4	10	24.4—25.1—26.2	5	18.9—21.7—23.4
10	83.5—89.3—97.7	10	91.0—96.7—105.6	5	89.0—104.2—128.0
10	87.0—112.2—123.0	10	96.5—111.8—122.0	5	108.0—119.7—145.0
10	82.5—94.5—100.0	10	80.0—88.6—100.0	5	78.0—91.5—100.0
10	82.5—92.6—105.0	10	75.0—84.8—91.0	5	82.7—85.6—89.8
10	22.9—25.8—28.4	10	23.8—25.5—27.6	5	25.0—26.3—27.6
10	66.0—68.5—73.3	10	65.4—74.5—90.0	5	64.5—69.1—72.4
10	71.8—75.4—83.0	10	63.0—75.0—85.2	5	64.0—67.3—70.3
10	43.7—48.7—54.8	10	47.0—50.5—57.1	5	45.2—49.4—53.7
10	200.0—212.8—223.0	10	200.6—213.8—235.0	5	199.0—203.0—205.0
10	51.2—58.9—65.3	10	50.5—55.5—64.2	5	50.0—55.7—58.0
10	62.4—68.3—74.5	10	60.0—64.2—69.1	5	58.0—62.2—68.4
10	83.0—89.0—95.5	10	86.6—91.8—100.0	5	88.1—95.1—102.0
10	30.8—32.8—36.0	10	28.8—32.5—35.7	5	27.4—30.1—32.3
10	71.8—73.4—75.5	10	61.2—72.4—83.7	5	63.0—68.6—79.0

слезной кости в верхнем ее отделе нередко не образует шва с передним краем орбитальных крыльев верхнечелюстных костей. Последние заметно редуцированы, у большинства особей имеют узкотреугольную форму (рис. 89), и обычно лишь очень незначительно возвышаются над верх-

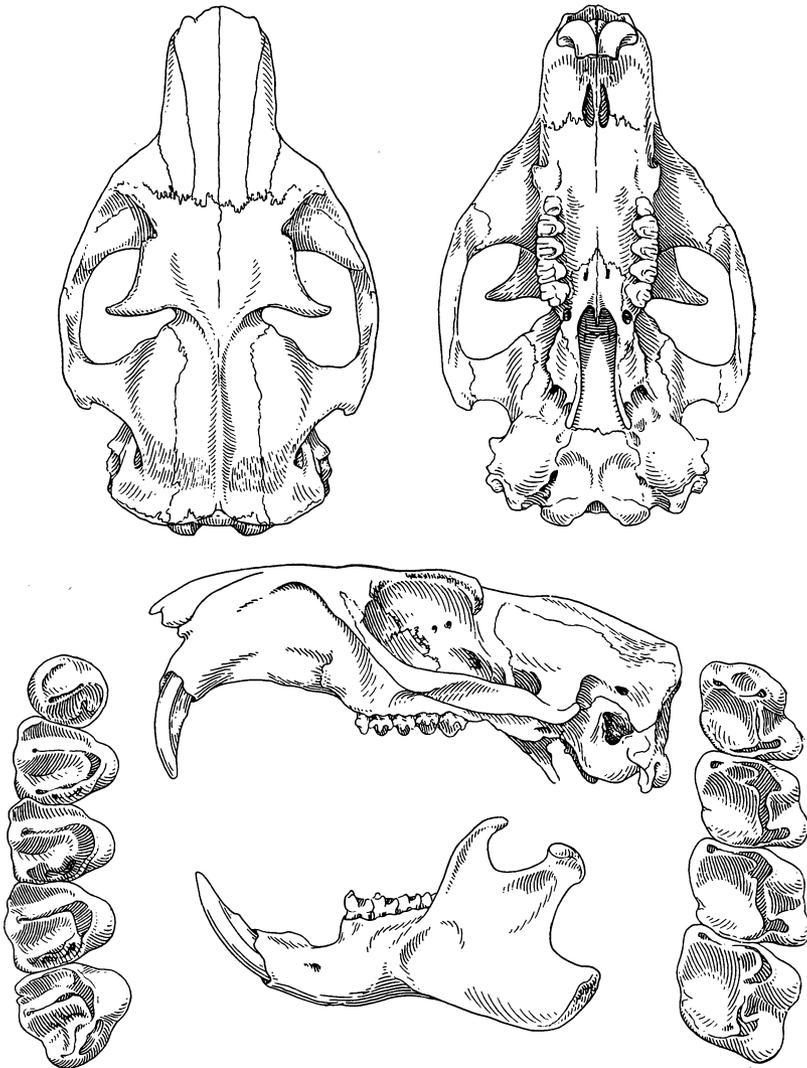


Рис. 98. Череп олимпийского сурка (*Marmota olympus* Merr.),  $\times 0.8$ , колл. Зоологического музея университета штата Монтана, США, № 5923, ♂.

ним краем слезной. Параокципитальные отростки длиннее, чем у других палеарктических видов, обычно выпрямленные; наибольшего развития среди палеарктических сурков достигают также базиокципитальные, тогда как мастоидные — сравнительно короткие, иногда с уплощенной вершиной (сходство с *M. marmota*). Слуховые барабаны относительно длинные и узкие (как у *M. camtschatica*), но вздутые сильнее, чем у других сурков Евразии. Наружные края носовых костей незначительно рас-

ходятся лишь в их передней трети (сходство с *M. bobac*). Резцовый отдел нижней челюсти относительно длинный (как у *M. camtschatica* и *M. baibacina*). Венечный отросток, как и у камчатского сурка вертикально поставленный и относительно узкий в основании, сравнительно слабо загнутый назад. Сочленовный — относительно длинный с узким основанием (длиннее и уже только у *M. camtschatica*), мало отклоненный от плоскости венечного. Основание углового отдела умеренной ширины.

Коренные зубы по степени их укороченности ближе всего к таковым у *M. sibirica*.  $P^3$  средней величины, со сравнительно тонким корнем (сходство с *M. camtschatica*).

$P^4$  по пропорциям сходен с тем же зубом у камчатского сурка; метаконоль на нем, как и на  $M^1-M^2$  развит также не слабее, чем у этого вида.  $P_4$  относительно длинный (как у ископаемых *M. bobac*), со сравнительно крупным гипоконидом, отчего задняя ширина зуба, как и у *M. sibirica*, составляет 96—97% его длины. Передняя пара бугров расставлена сравнительно широко, и отношение задней ширины зуба к передней находится за пределами наименьших значений этой величины у других евразийских сурков. Число корней  $P_4$  изменчиво; задний корень чаще один, укороченный, с заметным следом от страдания. Верхние резцы относительно мощные (сходство с *M. camtschatica*); нижние — относительно более широкие, чем у других палеарктических видов.

**Распространение.** Горные и высокогорные районы от северо-западной Индии, Афганистана и Пакистана до Среднеазиатских республик (преимущественно Киргизии и Таджикистана) включительно. В СССР населяет хребты Памиро-Алая, а также Западного и Центрального Тянь-Шаня. В Гиссарском хребте поселения начинают встречаться в районе Маргузорских озер и с небольшими перерывами идут на восток к Джергиталю. Значительная плотность отмечена в сае Каракуль, у перевалов Мура и Арху. Встречается в горах Байсунтау у перевала Бельауты, по р. Кзылнаур. В Зеравшанском хребте немногочислен и распространен прерывисто, как и в восточной части Туркестанского хребта (в западной части отсутствует). На северном склоне известно обитание в урочищах Джеты — Купрук, Маранг, Кык; на южном — в верховьях р. Зеравшан. В Кураминском хребте отсутствует. Обитает в Угамском, Искемском и в восточной половине Чаткальского хребтов; граница с областью распространения сурка Мензбира проходит здесь в верховьях притоков р. Кассан-Сай. Известен из Таласского Алатау на запад до р. Сайрам. По южным склонам Кирзигского Алатау встречается к северу и западу от г. Талас, по северному — на запад от ущелья Аксу.

Детали распространения в Тяньшанском районе Киргизии, где соприкасаются и частично взаимопроникают ареалы красного и



Рис. 99. Длиннохвостый, или красный сурок (*Marmota caudata* Geoffr.). Фото П. П. Стрелкова.

серого сурков, по уточненным Н. А. Кульковой (1961) данным, следующие.

Красный сурок населяет южные склоны хребтов Сусамыртау и Молдотау, Кавакские и Акчеташские горы на восток до р. Джергитала. В остальных горах вблизи оз. Сонкуль преобладает серый сурок, но местами есть и смешанные поселения обоих видов. К югу и юго-западу от р. Нарын непрерывные поселения красных сурков занимают небольшие горные хребты Акшийрак и Джамантау, к северо-востоку от Ферганского хребта. По южным склонам хребта Джамантау распространяются в северо-западную часть долины р. Арпы, а на восток доходят до р. Терек. Между рр. Алабуга и Терек живут как красный, так и серый сурки. К востоку от описанного района располагаются обособленные атбашинское и нарынское поселения красных сурков, отстоящие на 25—30 км друг от друга и на 70—100 км от сплошных поселений. Эти поселения красных сурков являются как бы островками в ареале серого сурка. Атбашинское поселение тянется по средней части северного склона Атбашинского хребта в районе поселков Талдысу и Актала. Второе обособленное поселение находится на Нарынском хребте между трактом и перевалом Уланды и охватывает горы Каратау и Аламышик. Протяженность его около 70 км, при ширине 4—5 км. Между трактом и р. Атбаши этот вид заселяет только южные склоны хребта, а далее к востоку и до перевала Уланды — южные и северные. Эти поселения красных сурков в ареале серых известны местному населению по крайней мере несколько десятков лет. На стыке Ферганского и Алайского хребтов распространен преимущественно красный сурок, хотя в районе перевала Торугарт и в верховьях р. Суек ареал серого сурка заходит на южные склоны Ферганского хребта, где далее живет уже только *M. caudata*.

Широко распространен по Алайскому и Заалайскому хребтам, в горах под Джиргиталем и в верховьях р. Муксу. Обычен в Алайской долине; сплошные поселения в ее восточной части уходят в КНР, в направлении с. Улугчат.

Хребты Каратегинский, Петра Первого, Вахшский, Хозретиши заселены сурками только в их северных частях, причем зверьки начинают встречаться примерно с высоты 1500 м над ур. м. Много красных сурков в западной части Дарвазского хребта, у перевала Хабу-Рабат, откуда они спускаются в Сагырдаштскую долину.

На Западном Памире распространение изучено плохо, характеризуется большой пятнистостью в связи с резкой пересеченностью рельефа, крутизной склонов и обилием скал. В глубоких долинах сурки отсутствуют.

На Восточном Памире сурков много, благодаря сглаженному рельефу. Заселены широкие долины рек, например, Аличура, Мургаба, Истыка, Оксу. Поселения сурков с высокой численностью имеются в котловинах озер Каракуль, Ранкуль, Зоркуль, Чокмактыкуль. Много зверьков и в ущельях окружающих гор.

В Синьцзяне (Кашгария) восточная граница ареала красного сурка охватывает верховья притоков Тарима. Характер распространения на западных склонах Сарыкольского хребта и в Западном Куньлуне не выяснен; по-видимому, распространение спорадично из-за пустынности ландшафта. В горах к югу от Керии обитает уже *M. himalayana*.

**История и систематическое положение.** Ископаемые остатки известны со среднего плейстоцена из стоянок эпохи мустье Аман-Кутан и Тешик-Таш соответственно в Зеравшанском и Гиссарском хребтах.

Родственные отношения не ясны; вид стоит особняком среди палеарктических сурков и несомненно сохранил значительное число примитивных признаков. В Старом Свете — это единственный длиннохвостый вид, грубошерстный почти в такой же степени, как и сурки «группы *marmota*», со значительным числом признаков строения черепа, свойст-

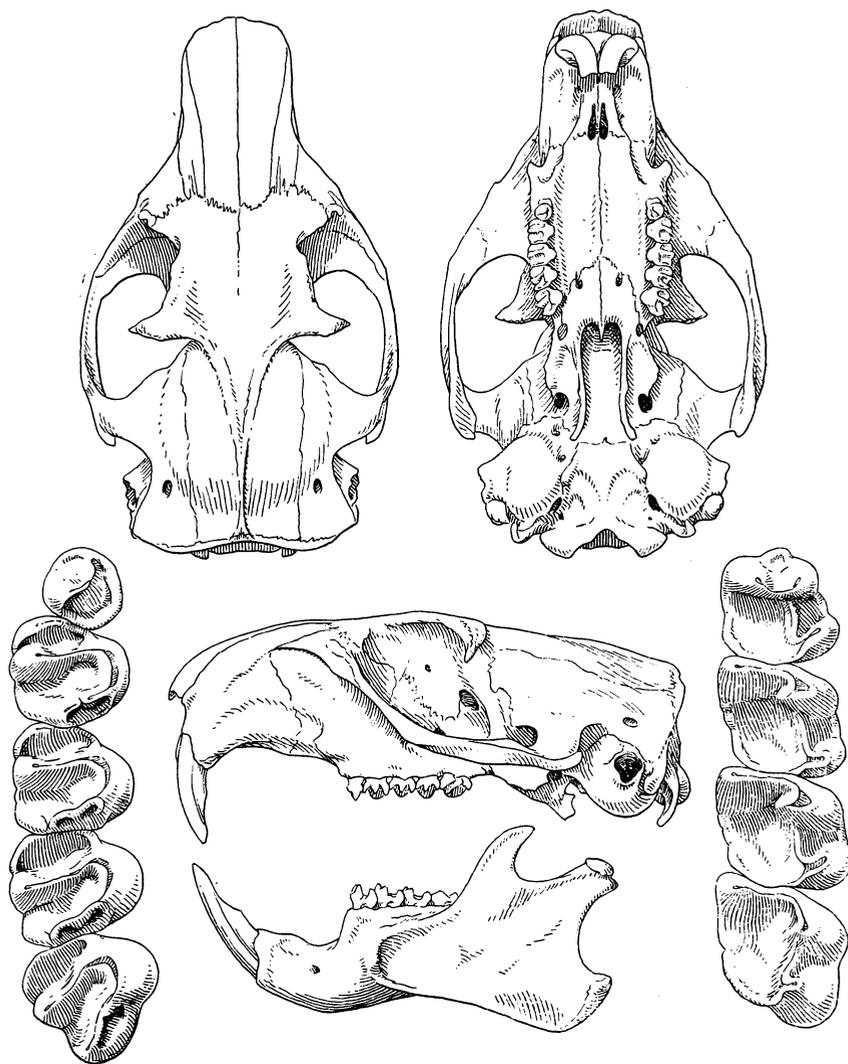


Рис. 100. Череп длиннохвостого, или красного сурка (*Marmota caudata* Geoffr.),  $\times 0.8$ .

венных современному *M. camtschatica*. Часть из них, по-видимому, возникла конвергентно, как приспособление к сходным условиям существования (например, относительно мощные резцы как приспособление к рытью твердого, каменистого грунта). Другие являются у обоих видов примитивными, каково, например, отчетливое развитие промежуточных бугров на задних гребнях верхних коренных. Во всяком случае сходства *M. caudata* с *M. menzbieri*, как это должно бы следовать из представлений

С. И. Огнева (1947, схема на стр. 328) не наблюдается. Вопрос о синонимии *M. caudata* к концу XVIII в. оказался довольно сильно запутанным. Он разбирался В. Блэнфордом (Blanford, 1875), Е. Бихнером (1888) и С. И. Огневым (1947). Не вполне ясным остается сейчас лишь вопрос о видовой самостоятельности и родственных отношениях *M. dichroa* Anderson (1875), описанного из Гиндукуша в окр. Кабула. Этот вид считают либо синонимом *M. baibacina*, полагая, таким образом, что в ареал последнего на территории Памиро-Алая вдается область распространения *M. caudata*, либо сближают или даже отождествляют с длиннохвостым сурком.

**Географическая изменчивость и подвиды.** Как указывал еще С. И. Огнев (1947), размеры, по-видимому, увеличиваются в направлении к югу, а в окраске возрастает примесь черных тонов из-за более значительной испещренности ее черными окончаниями остевых волос.

Существование двух современных подвидов можно считать вероятным и вероятно также наличие одного ископаемого.

1. *M. c. caudata* Geoffroy (1842—1843) — сравнительно крупная, темноокрашенная форма. Распространение: северная Индия.

2. *M. c. aurea* Blanford (1879) — сравнительно мелкая и светлоокрашенная форма; во многих популяциях светлый тип окраски преобладает. Распространение: горы Средней Азии и частью Южного Казахстана.

3. *M. caudata* subsp? (foss.) — остатки среднеплейстоценового возраста, возможно, принадлежат особому подвиду. К сожалению, несмотря на то, что с одной стоянки Аман-Кутан в Зеравшанском хребте, они уже известны не менее чем от 50 особей (вид стоит на втором месте по обилию среди млекопитающих и, по-видимому, служил охотничьей добычей мустьерцев), костный материал чрезвычайно фрагментарен и мало пригоден для морфометрической обработки. Пять обломков нижних челюстей либо без зубов, либо они повреждены; имеется лишь один фрагмент верхнечелюстной кости с неполным зубным рядом. При сходной с современным *M. caudata* величине, ископаемый, возможно, отличался более мелким  $M^3$  (23.5 против 24.8—25.0—26.1 у современного), а также относительно более широким верхним резцом и узким нижним. Как было установлено В. И. Бибиковой (1958), сопутствующая фауна млекопитающих не отличается от современной зеравшанского среднегорья.

**Местообитания и численность.** Основные поселения красного сурка в Алайской долине расположены в субальпийском и особенно альпийском поясах гор, на высоте 3200—3500 м, где он предпочитает низкотравные лугостепи и избегает сухой типцово-полевой и типцово-ковыльной степи, доминирующих в ее западной части (Коблов, 1941; Андрушко, 1954; Кизилов, 1959). Однако этот сурок хорошо себя чувствует и среди зарослей высокотравья (прангос, ферула и др.), среди камней, как например по р. Ихначсай, на западном склоне Пскемского хребта (Корелов, 1956), по опушкам орехового леса в Чаткальском, Ферганском хребтах и в разреженных зарослях арчи. На небольшой высоте, по данным М. Н. Корелова (1957), сурок живет на северных склонах Таласского Алатау (район заповедника Аксу-Джабаглы), в Товильдаре — бассейна р. Обихангоу (Виноградов и Иванов, 1945), на Чаткальском хребте (Петров, 1963). Весьма своеобразны местообитания красного сурка на Памире: низкотравные альпийские лужайки, среди камней или вблизи сазов, элементы высокогорной пустыни с терескеном, высокогорные степи с бедным изреженным травянистым покровом. Петрофильная растительность, вкрапленная здесь повсеместно, несколько обогащает

лищу сурков. Избегают сурки селиться в слабо закрепленных песках, как например в некоторых частях котловины оз. Каракуль и по сильно засоленным местам.

В долине Джаушангоз особенно охотно населяют широкие впадины с сухими опесчаненными почвами и довольно высокой злаковой растительностью, сменяющейся по понижениям мелкими бобовыми и осоками (Мекленбурцев, 1937).

На местах стыка ареала с другими сурками обычно живет ниже и, видимо, легче мирится с ранним выгоранием растительности. Большое разнообразие местообитаний красного сурка может быть истолковано как свидетельство несколько более высокой пластичности его по сравнению с другими видами.

В северной части ареала, а также в горном Таджикистане преобладает балочный и очаговый типы поселений, что связано с сильной расчлененностью рельефа и ксерофитным обликом растительности. Между поселениями обычны значительные разрывы, и фактически заселенная красным сурком площадь, видимо, не превышает 10% общей площади. Это определяет небольшой запас сурков, который нами оценивается примерно в 200—300 тыс.

В южной Киргизии, в частности в Алае и бассейне р. Тар, помимо широко распространенного балочного типа, в местах с выровненным рельефом встречается степной тип поселений. Общий запас сурков здесь, по нашим ориентировочным расчетам, приближается к 200 тыс. зверьков, основная часть которых размещена в горах, прилегающих к восточной части Алайской долины и юго-западной оконечности Ферганского хребта.

На Памире в соответствии с выровненным рельефом обычен степной тип поселений красного сурка, но не менее характерен и балочный. Фактически заселенная площадь составляет около 10 тыс. км<sup>2</sup> приблизительный запас — не менее 250 тыс. сурков.

**Норы.** Помимо защитных нор, отличающихся простотой устройства, имеются летние, зимние и постоянные, в которых семья сурков живет круглый год. Размеры сурчин и число лазов сильно варьируют. В плакорных условиях, например, на Памире и в Алайской долине поперечник сурчины нередко достигает 10 и даже 15 м и имеет много входных отверстий. На склонах гор сурчины меньшего размера (2—3 м), а число лазов в среднем около трех.

Полная раскопка всех нор на участке обитания семьи красного сурка позволила установить наличие только двух гнездовых нор, в которых жили зверьки весь активный период. Обычно на семейном участке бывает 1—2 постоянных норы и от 13 до 25 временных (защитных) нор простого устройства и лишенных гнездовых камер. При наличии 2 постоянных нор в определенные периоды года всегда предпочитается одна из них, и на ночь зверьки уходят именно в нее (Кайзер, 1939).

По данным Г. А. Кайзера (1939) и С. А. Берендяева (1956), смена нор в течение лета не обязательна. Во многих случаях часть членов семьи продолжает жить в зимней норе все лето. Здесь же обычно самка приносит молодых. Обращает на себя внимание сложность и многоярусность строения таких постоянно используемых нор. В них бывает несколько гнездовых камер, которые, по-видимому, используются зверьками в разное время. Обычно глубже всего, до 5.2 м, располагается зимняя камера, летние — на глубине 1.0—1.5 м. Размеры их примерно такие же, как у байбака, причем зимняя отличается большой высотой и объемом. Подстилка в гнездовых камерах состоит из растеребленных стеблей злаков или подземных частей корневищных растений. Вес ее наибольший

в зимовочных (до 8 кг). В летних камерах подстилки мало и нередко она бывает влажной. Длина земляных «пробок» в зимних норах обычно 1.5—2.0 м (Кайзер, 1939), но иногда и до 10 м. По непроверенным сведениям, в Алайской долине красные сурки иногда зимуют в незапробованных норах.

Г. А. Кайзер (1939) отмечает расширенность устья входных отверстий у большинства давно используемых нор, которое нередко достигает размера 60 × 80 см. В глубине норы сечение хода обычно уплощено и имеет форму эллипса с малым вертикальным поперечником (17—20 см) и большим горизонтальным (25—30 см). Стенки ходов в жилых норах гладкие, окатанные, дно утрамбованное.

Входы в норы соединены сетью тропинок. Тропинки выражены отчетливой между теми норами, которые посещаются зверьками постоянно. Наиболее заметны они во второй половине лета, когда кругом них поднимается трава. По сети тропинок хорошо прослеживаются пути перемещения сурков в отдельных семьях. В плакорных условиях тропинки обычно расходятся радиально в стороны от постоянной норы. На крутых склонах основная тропинка чаще всего соединяет систему нор, располагающихся одна над другой по склону, в направлении, поперечном дну балки.

**Питание.** Большой список поедаемых растений послужил Г. В. Благодаровой (1947) основой для ошибочного вывода о «неприхотливости к пище». Как у других видов, предпочитают сочные вегетирующие побеги разнообразных травянистых растений, отчетливо выражена сезонная смена кормов.

Ранней весной на обнажившихся от снега проталинах охотно поедаются эфемеры, зеленые побеги осок и злаков. По наблюдениям в Алайской долине, сурок тщательно выщипывает растущие листья из сухих дерновин. Существенное значение имеют в это время различные луки, листья лапчаток. Летом в питании возрастает доля разнотравья и особенно бобовых. Охотно поедаются молодые листья, побеги и цветы скабиозы, астры альпийской, щавеля, купальницы, герани, реже фломиса и полыни (Кайзер, 1939). Очень большое значение в питании красного сурка в Алае имеют кобрезия, осока (*Carex nitida*) и различные злаки (Андрушко, 1939; Виноградов и Иванов, 1945).

На Памире мы наблюдали хорошо населенные колонии сурков в местах с чрезвычайно изреженной и бедной по видовому составу растительностью. Пожалуй только терескен здесь может давать большое количество сочной зеленой массы (листья). Хотя непосредственных наблюдений за питанием сурков терескеном и нет, мы уверены, что это растение играет здесь существенную роль в пище сурков. В сходных условиях сурки охотно едят и созревшие ягоды низкорослой памирской эфедры (Мекленбургцев, 1937).

Питание растениями, служащими кормом скоту, и роющая деятельность дали повод рассматривать красного сурка как вредителя пастбищ (Андрушко, 1954). Однако нельзя забывать и полезной стороны его деятельности, а именно унавоживание почвы, увеличение комплексности растительности за счет специфической растительности на сурчинах, стимуляцию отавности, что недавно убедительно показал В. В. Кучерук (1960).

Поедание красными сурками культурных растений не имеет хозяйственного значения, так как в местах их поселения обычно не бывает посевов. Сведения о вреде посевам противоречивы. Так, Р. Н. Мекленбургцев (1937) по наблюдениям на Памире указывает на безразличие сурков к всходам ячменя. Наоборот, Г. А. Кайзер (1939) описал случай

полного уничтожения посевов ячменя и люцерны на опытном поле в урочище Арчабулак (Алайская долина) в результате вытаптывания и поедания их сурками. Правда, это наблюдалось в засушливый год, когда растительность кругом быстро выгорала.

О значении животных кормов и потреблении воды красными сурками ничего неизвестно.

**Размножение.** Спаривание происходит в зимних норах, как правило, до первого появления зверьков на поверхности. В восточной части Алайской долины у добытых в течение первых трех дней после выхода самок эмбрионы чаще всего имели длину 11—20 мм (Кизилов, 1961). То же отмечено и для Памира. Можно предполагать, что в местах с менее продолжительной спячкой, например, в Таласком Алатау, Чаткальском и Нарынском хребтах красные сурки спариваются после выхода из зимних нор.

Путем сопоставления дат массовой беременности и щенения установлена продолжительность беременности около 35 дней.

Фенологические сроки беременности различаются в разных частях ареала и в разных высотных поясах. В поселениях на Нарынском хребте щенение самок происходит в апреле, а в начале мая на поверхности уже появляются сурчата (Тристан, 1960). В Алае и на Памире массовое щенение самок происходит только в середине мая. Больших различий сроков размножения и массового появления на поверхности молодняка у красного сурка по наблюдениям за ряд лет в Алайской долине не установлено. Массовое щенение самок здесь регистрируется в середине мая, а в середине июня у большинства нор появляются молодые (Кайзер, 1939; Благодарова, 1947; Кизилов, 1961).

Число эмбрионов у красного сурка в Алайской долине колеблется от 1 до 9, обычно 3—5 и в среднем 4.5 (Кизилов, 1961). Степень участия самок в размножении отличается по годам. По наблюдениям В. А. Кизилова (1961), в 1957 г. принесли потомство 42% самок, в 1958 — 52% и в 1959 — 55%. Яловость самок оказывается более высокой в годы с низкой упитанностью зверьков при пробуждении. Количество эмбрионов в эти годы было почти одинаковым, соответственно 4.6, 4.6, 4.4.

Интенсивность размножения красного сурка резко колеблется в различных ландшафтах. В сухой степи размножалось 31—40% самок, а среди субальпийского луга 55—58%. Причины этих различий размножения не установлены.

Фактический приплод сильно уменьшается из-за широко распространенной у красного сурка резорбции эмбрионов. Величина ее также не одинакова в различные годы и в разных местообитаниях. В неблагоприятных условиях полное рассасывание всех эмбрионов происходит у 16.7% беременных самок, а всего резорбируется до одной трети эмбрионов (Кизилов, 1961). Утробная гибель у красного сурка — важный регулятор величины приплода.

Таким образом, интенсивность размножения красного сурка в основном определяется упитанностью зверьков ко времени пробуждения от спячки, влияющей на процент беременности самок, и погодными условиями весны, которые сказываются на размерах эмбриональной смертности.

Новорожденные сурчата, добытые при раскопке выводковой норы в первые дни после их рождения, имели вес от 39 до 43 г, при длине тела 140—160 мм. Выходят они на поверхность через 30—35 дней после рождения. Первые дни они почти не едят травы и в течение 10 дней после появления в их желудках еще обнаруживается молоко матери.

Темп роста сурчат с возрастом уменьшается. В период спячки увеличения размеров почти не происходит, а вес зверьков даже падает за счет расходования жировых запасов. С пробуждением от спячки рост сурчат годовиков продолжается (табл. 18).

Т а б л и ц а 18

Рост сурчат в течение первого года жизни. Средние данные по измерениям 20 зверьков в каждой группе (Алай, но: Кизилову, 1961)

	30—35 дней при первом выходе)	40—45 дней (при переходе на зеленый корм)	Около 4 мес. (перед залеганием в спячку)	Около 11 мес. (после спячки)	Около 1-го года (через 1 мес. после спячки)
Вес (кг) . . . . .	0.3	0.44	1.42	1.35	1.37
Длина тела (см) . . .	19.0	24.5	35.0	35.5	37.5
Длина хвоста (см) . .	9	14.5	17.5	17.5	18.0
Длина ступни (см) . .	4.7	6.5	6.7	7.3	7.9

Данные Г. А. Кайзера (1939) и А. М. Андрушко (1954) о весе сурчат красного сурка перед залеганием в спячку, согласно которым молодняк успевает достигнуть в августе веса в среднем до 2—2.2 кг, сильно отличаются от вышеприведенных. Трудно объяснить столь большое различие особенностями условий в годы наблюдений, тем более, что сроки размножения и залегания сурков в эти годы заметно не отличались. Скорее всего обоими упомянутыми авторами в число сурчат были включены оставшие в развитии годовалые зверьки, которых бывает трудно отличить от сеголетков перед залеганием в спячку. В связи с этим следует указать, что на Памире в апреле-мае 1962 г. годовалые, перезимовавшие сурчата весили 0.9—1.7, в среднем 1 кг.

О величине смертности молодняка достаточно убедительные материалы отсутствуют. Г. А. Кайзер (1939) сопоставил долю сурчат в популяции и получил следующие цифры: в июне — 40, в июле — 30, в августе — 23%. Эти данные косвенно свидетельствуют о значительной гибели сеголетков ко времени залегания, тем более, что активность сурчат в этот период падает не столь резко, как взрослых. Обычная встреча в выводках 2—4 молодых (чаще 3) также говорит о заметном уменьшении их числа к концу лета. По визуальным учетам числа молодых, проведенным В. А. Кизиловым (1961), к этому времени в выводках остается в среднем 2.3 молодых зверька, что обосновывает его вывод о гибели примерно половины родившихся сурчат в течение первого лета. Наиболее резко уменьшается число молодых в первые дни после выхода на поверхность, когда любопытные и неосторожные зверьки легко становятся добычей своих врагов. Общий отход молодняка у красного сурка выражается следующими цифрами: эмбриональная смертность 1.5—15%, смертность сурчат до выхода из нор — 13%, смертность в период после выхода и до залегания — 36%. Все приведенные расчеты не учитывают сезонных и возрастных изменений активности этих животных, что ограничивает достоверность выводов.

Путем учета молодняка на постоянных маршрутах В. А. Кизиловым было установлено дальнейшее уменьшение их числа весной следующего года. Там, где в августе было учтено 39 сурчат, в начале июня следующего года подсчитано всего 30, т. е. во время спячки и весной погибло еще 20% молодых зверьков.

Гибель годовиков во вторую половину летнего сезона так же, как и гибель двухлеток, нам кажется не должна быть высокой. Вероятно, новое увеличение смертности у них происходит ко времени полового созревания и связанного с ним расселения.

Соотношение полов у красного сурка в 1937 г., по Г. А. Кайзеру (1939), составляло 1:0,9, причем среди сурчат заметно преобладали самки, среди взрослых — самцы, а в группе неполовозрелых было примерно равное количество тех и других.

По данным этого же исследователя, осуществившего полный вылов зверьков на контрольной площадке, среди пойманных оказалось 19 взрослых и неполовозрелых животных и 10 сурчат. В 1957—1959 гг., на основании данных вольного вылова В. А. Кизилова (1961) указывает, что взрослые составляют примерно половину состава населения, другая часть представлена сурчатами, годовиками и двухлетками. Доля зверьков этих трех возрастных групп в популяциях изменчива и колебалась в упомянутые выше годы в широких пределах (сурчата — 9—31%, годовики — 7—19%, двухлетки — 6—17%). Причины различной доли неполовозрелых сурков того или иного возраста заключаются в изменениях величины приплода по годам и различиях в гибели молодняка. По материалам В. А. Кизиловой (1961) видно, что небольшой приплод 1957 г. проявил себя в небольшой доле годовалых в популяции 1958 г. и двухлеток — в 1959 г.

На Памире (Ранкулъ) в некоторые годы, как например в 1962 г., в популяции почти отсутствовали годовалые сурки. Их доля, по неопубликованным данным Г. П. Усачева, весной составила меньше 3%. В целом для популяции красного сурка, как впрочем и других видов, характерно большое количество (около половины) взрослых особей, перезимовавших не менее трех раз; среди взрослых обычно много особей старше десяти лет.

**Образ жизни.** Как и другим видам, красному сурку свойственны одновременность залегания и пробуждения зверьков в различных семьях, некоторая сдвинутость сроков спячки по годам и ландшафтные их различия.

Продолжительность спячки 6—7,5 месяцев. Сроки ее окончания сдвинуты на ранневесенние месяцы в среднегорье — конец февраля, начало марта. В Алайской долине и на Памире залегают в спячку примерно в одно время — в середине или конце сентября, пробуждаются на Памире в апреле или даже в мае (Мекленбурцев, 1937). Непосредственной связи продолжительности спячки и высоты обитания сурков у разных видов установить не удается. Так, на Памире, на высоте 4000—4500 м над ур. м. спячка *M. caudata* даже короче, чем у степного сурка в Целинном крае или у черношапочного в горах Якутии. При содержании в неволе зверьки засыпали в конце октября, т. е. почти на полтора месяца позже, чем в природе, а продолжительность спячки была более короткой.

Появившиеся после спячки на поверхности красные сурки в первые дни малоактивны, они преимущественно лежат на сурчинах, обогреваясь уже теплыми лучами солнца. В горах Алая в это время еще много снега, и лишь на солнцепеках имеются проталины. С каждым днем постепенно увеличивается продолжительность пребывания зверьков на поверхности, они становятся подвижными и далеко удаляются от своих зимних нор. В мае активность сурков достигает максимума: меченые (покрашенные урзолом) зверьки проводят на поверхности в несколько приемов около 9 час. в день (данные В. А. Кизиловой). Примерно такой же высокой сохраняется активность в июне. Основное время расходуется на пастьбу,

подолгу зверьки не отдыхают. После появления на поверхности сурчат часто можно видеть взрослых, занятых расчисткой нор на семейном участке. В июле и августе сокращается продолжительность пребывания вне нор; зверьки чаще отдыхают на сурчинах, меньше пасутся. Заметно уменьшение активности в полуденные часы, когда сильно пригревает солнце.

Дневное снижение активности лучше выражено в популяциях, обитающих в нижней части ущелий и на самой долине. У верхней высотной границы распространения сурка, где холодно и весь период наземной активности короче, зверьки наиболее активны в середине дня. Можно предполагать, что у нижнего высотного предела распространения в летние месяцы имеется особенно четкий перерыв дневной активности сурков.

Различие суточного ритма популяций красного сурка, обитающих в отличающихся условиях ландшафта, а также, видимо, увеличение среднесуточной продолжительности питания в высокогорье, где длиннее спячка, представляют, несомненно, общебиологический интерес. За счет увеличения количества потребляемого корма при его высокой питательности в высокогорье сурки получают возможность в более короткий срок накопить достаточное количество жира. Сокращенный период наземной активности красного сурка в высокогорье компенсируется увеличением продолжительности дневной активности в летние месяцы.

Общие закономерности изменений упитанности красных сурков, выясненные на достаточно большом материале, аналогичны тем, которые описаны для других видов.

После выхода сурков из спячки старые запасы жира расходуются в течение примерно двух месяцев, причем особенно интенсивно в первые 2—3 недели, когда недостаточно зеленого корма, а энергетические расходы очень велики. Самые низкие показатели наличия полостного жира у красного сурка наблюдаются в конце мая—середине июня. Подкожный жир расходуеться раньше, чем полостной, поэтому так же, как и у других видов, самая низкая общая упитанность (отношение веса тела к его длине) наблюдается уже в мае, когда в полости тела еще сохраняется 30—70 г прошлогоднего жира. С конца июня начинается его накопление сначала в подкожной клетчатке, а потом у почек и в сальнике. Оно идет постепенно, но со второй половины июля и в августе зверьки жиреют очень быстро.

К концу августа взрослые сурки накапливают в среднем 1 кг жира, т. е. около 20—28%. Ко времени появления на поверхности весной у сурков еще сохраняется примерно  $\frac{1}{3}$  осенних запасов, преимущественно в виде полостного жира.

На Памире наблюдаются те же сезонные закономерности расходования и накопления жира. Ранней весной, в течение первого месяца после появления, взрослые сурки имели 90—400 г (в среднем около 250 г) полостного жира. К концу мая—началу июня он полностью расходуеться (Усачев и др., 1961).

У сурков разного пола и возраста ход изменения упитанности различен. Наиболее сходны кривые упитанности у самцов и яловых самок. Размножающиеся самки весной расходуют остатки прошлогоднего жира медленнее, чем остальные взрослые сурки. Отличается у них также и темп жиронакопления в июле и августе. Начиная накопление жира позже, они ко времени залегания в спячку по упитанности не только не отстают от других групп взрослых сурков, но и опережают их.

Годовики менее упитаны перед второй спячкой, чем взрослые сурки. У них ниже общий уровень упитанности и более продолжителен период

отсутствия запасов жира (около 2 месяцев, в то время, как у взрослых — около 1), это следствие их продолжающегося роста и высокой подвижности.

Сеголетки начинают жиреть позже сурков других возрастных групп, так как летом они интенсивно растут. Перед залеганием сурчата имеют меньшие запасы жира, что и определяет их слабую упитанность в первую половину следующего сезона, когда они становятся уже годовиками.

Большое значение для понимания экологической неравноценности популяций имеют различия упитанности красных сурков, обитающих в различных частях ландшафта. В 1958 г. наиболее высокие показатели упитанности отмечены В. А. Кизиловым и Н. И. Семеновой (1961) у сурков в лугостепи, более низкими они в это время были в сухой злаковой степи и у зверьков, населявших разнотравный субальпийский луг. Вполне отчетливы также годовые различия в упитанности. В 1957 г. показатель полостного жира у взрослых сурков перед залеганием в спячку колебался в пределах 7.4—11.0, а в 1958 г. он был более низким — 6.3—9.2. Также отличалась и упитанность зверьков ранней весной, вскоре после выхода из спячки. Так, например, в апреле 1957 г. этот показатель составил 4.0—5.2, а в это же время на следующий год он был в полтора раза выше: 6.3—8.2. Сопоставляя эти данные, следует сделать вывод о неблагоприятности лета 1956 г. для нажировки сурков.

Поведение красных сурков различного пола и возраста не имеет существенных отличий по сравнению с таковым других видов. Наиболее отличаются сезонные особенности — активность у размножающихся самок, а именно происходит снижение ее на поздних стадиях беременности и во время лактации. Наоборот, в конце лета размножавшиеся самки и сурчата более активны, чем другие группы.

Сезонное изменение наземной активности красных сурков наглядно иллюстрируется данными В. А. Кизиловой (1961) о проценте попадания сурков в поставленные у их нор и хорошо замаскированные капканы. В июне он составил около 20, в июле — 17, в первой половине августа — 15 и во второй его половине — только 10%.

Как и у других видов сурков, на площадке наблюдений никогда не удается обнаружить всех ее обитателей. Наибольшее число сурков на поверхности в период высокой активности составляет 70—80% от числа обитающих здесь животных. Непродолжительная непогода (снег, дождь, туман, сильный ветер) снижает активность, причем более заметно в сезоны общего ее понижения и в ландшафтах с достаточно длительным летом. Наоборот, в высокогорье, например, у перевала Акбайтал (Заалайский хребет) сурки наблюдались на кормежке, несмотря на сильный снегопад и ветер. Длительная непогода, весенние бураны, приводят к отсиживанию сурков в норах в течение нескольких дней. Некоторые исследователи, как например Г. А. Кайзер (1939), допускают даже возможность вторичного засыпания красных сурков в таких условиях. Последнее нам кажется маловероятным, так как известно резкое уменьшение веса и упитанности после продолжительного отсиживания весной в норах. Если бы зверьки впадали в спячку, потеря веса не была бы столь большой.

Позы во время кормежки, манера передвижения, поведение при опасности и играх, подергивание хвостом и другие черты его почти не отличимы у красного сурка и байбака. Значительно разнится громкий крик (другие голосовые сигналы сходны), напоминающий крик перелетающей желны или верещание хорька, он весьма своеобразен. Интервалы между звуками отличаются своей продолжительностью в разных частях ареала.

Например, на Памире, в районе оз. Зоркуль, зверьки кричат односложно, с большими интервалами между звуками, так что «трели» не получается.

Следует заметить, что отличия памирских красных сурков от алайских не ограничиваются криком. Они заметно меньше размером, светлее по окраске и, вероятно, имеют несколько отличную экологию.

В тех частях ареала, где красный сурок селится среди камней, в разреженном лесу и зарослях арчи, зверьки легко взбираются на крупные камни, хорошо прыгают, залезают на наклоненные стволы деревьев и другие возвышения с целью отдыха и наблюдения.

Способность красных сурков к перемещениям специально не изучалась. Большой частью они ограничиваются территорией семейных участков и в условиях комплексных лугостепей Алайской долины не превышают 100—200 м.

Путем систематических наблюдений за 5 семьями в июне—сентябре Г. А. Кайзер (1939) установил размеры семейных участков. Площадь их колебалась от 1.9 до 2.75 га; на каждого зверька приходилось около  $\frac{1}{3}$  га. В основном семейные участки не налегали друг на друга, и почти половина площади склона не использовалась сурками совсем.

Деятельность сурков по расчистке нор незначительна (Кайзер, 1939). При наблюдениях за несколькими семьями красных сурков в течение мая, июня и первой половины июля было установлено всего 14 случаев расчистки нор (дважды сурки копали новую нору, в 4 случаях выбрасывали подстилку старых гнезд). По нашим наблюдениям в Алайской долине, летом большая часть лазов в норы имеет свежие следы расчистки.

Подвижность красных сурков меняется по сезонам. В Алайской долине весной и поздним летом преобладают внутрисемейные перемещения, связанные с переселением из зимних нор в летние и наоборот. В мае подвижность зверьков наиболее высока. Преобладают межсемейные перегруппировки — собственно расселение, в результате которого формируются новые семьи. В. А. Кизиловым отмечены факты перемещения меченых сурков на 800 м. С мая и по август в 3—5 раз сокращается частота попадания перемещающихся зверьков в капканы, выставленные у нежилых нор (май — 5.0—9.0%, август — 1.1—3.2%). Подвижность выше в поселениях балочного типа, чем в степных. Нежилые норы чаще посещают взрослые самцы и годовалые зверьки. Увеличение частоты и дальности перемещений оцененных самок и сурчат происходит в июле и августе.

**Враги, паразиты и эпидемиологическое значение.** Среди птиц существенна роль местами довольно многочисленного беркута, который может сильно уменьшить размеры выводков. Легко справляется даже со старыми зверьками ягнятник, и у его гнезд находили остатки сурков (Мекленбурцев, 1937).

Наиболее серьезным врагом являются пастушьи собаки. Обилие безнадзорных собак в местах отгонного скотоводства наносит огромный, ни с чем не сравнимый урон этому виду. Роль волков невелика, так как в большинстве мест обитания красного сурка они немногочисленны. О встрече волка, поедавшего сурка, и находках шерсти этих грызунов в их помете сообщает М. П. Розанов (1935). Медведей даже в глухих местах Алая и Памира стало настолько мало, что заметного влияния на численность красных сурков они не оказывают.

Эктопаразиты представлены блохами, клещами и вшами — *Neohaemotopinus palaeartus* Ols. Специфической, наиболее многочисленной и широко распространенной блохой является *Ceratophyllus lebedewi* Wagn. В меньшем числе, но постоянно обнаруживаются *Oropsylla silantiewi*

Wagn. и *Rhadinopsylla li ventricosa* Ioff et Tifl. (последняя преимущественно в гнездах сурков). Местами довольно многочисленны в шерсти и *Pulex irritans* L.

Иксодовые клещи на красных сурках в высокогорье отсутствуют, и только местами в небольшом числе встречается *Ixodes crenulatus* Koch. Для более теплых мест указываются представители родов *Hyalomma* и *Dermacentor*. В Гиссаре и на Памире на красном сурке паразитируют личинки кожного овода.

Эпизоотия чумы на красных сурках была выявлена в 1948 г. в восточной части Алайской долины — в ущельях южного склона Алайского хребта (урочища Шорт и Айляма). При ежегодном обследовании этих и сопредельных мест наличие зараженных чумой сурков регистрировалось в 1951, 1952, 1957 и 1961 гг. (Классовский и др., 1958). За пределами указанных урочищ чумные сурки до сих пор не обнаруживались, но далее на восток уже в Синцзяньской провинции КНР (с. Улугчат) очаг чумы существует.

Считают, что Алайский участок чумы представляет собой окраину очага чумы, расположенного южнее, в пределах Памира, верховьев рр. Тарима и Инда (Бибиков, Дмитриук и др., 1961). Однако пока чумная эпизоотия на Памире не подтверждена бактериологически, хотя общий облик обследованных здесь мест дает основание для дальнейших поисков.

**Хозяйственное значение.** По сравнению с другими видами сурков мех более груб и редковолос, что снижает его пушные качества. Основным промысловым районом является Алайская долина и прилегающие к ней горы. В Таджикистане заготавливается не более 10 тыс. шкурок ежегодно. Большие запасы красного сурка на Памире по существу совсем не используются.

## 12. *Marmota flaviventris* Audubon et Bachman (1841) — Желтобрюхий сурок (рис. 101).

**Характеристика.** Длина тела до 520 мм, хвоста — до 180 мм (в среднем около 30% длины тела). Шерсть длинная и грубоватая. В окраске как верха тела, так и его нижней поверхности, преобладают довольно яркие красновато-коричневые тона; хорошо развито серебристое испещрение от белых предвершинных участков коричневых остевых волос. На боках, нижней поверхности и конечностях это испещрение может быть желтоватым. Граница окраски верха и низа тела не выражена; красноватые тона отчетливей всего на передних поверхностях конечностей; лапы сверху буровато-коричневые, испещренные белыми или желтоватыми волосами. Голова сверху черная. Светломордость (светлые участки на голове могут быть как белыми, так и желтоватыми) выражена либо не слабее, чем у седого сурка, в особенности у зверьков в зимнем меху, либо светлые участки ограничены областью основания вибрисс и переносьем. Однако в обоих случаях (за исключением меланистических особей) светлыми являются также подбородок и широкая околоротовая кайма. Щеки темные; области под глазом, между глазом и ухом и впереди глаз, до основания вибрисс — черные или темно-бурые, у особей в зимнем меху и у светлоокрашенных подвидов сильно испещренные белыми или желтоватыми волосами. Уши с внутренней стороны бурые, иногда довольно яркие, по их верхнему краю — с черными волосами. Хвост одноцветный, снизу темнее, чем сверху.

Кондилобазальная длина черепа — 73.0—84.6—95.7 мм, длина верхних коренных — 14.9—19.1—21.7 мм (Howell, 1915). Осевой череп

сходен с черепом *M. caligata* по значительной высоте его переднего отдела, характеру верхней линии профиля, форме лобного отдела и строению надглазничных отростков, слабости стреловидного гребня и другим признакам. Отличается от этого вида: 1) меньшей величиной; 2) относительно более узким лбом; 3) более коротким и широким носовым отделом; 4) приблизительно равной шириной носовых костей и соседних

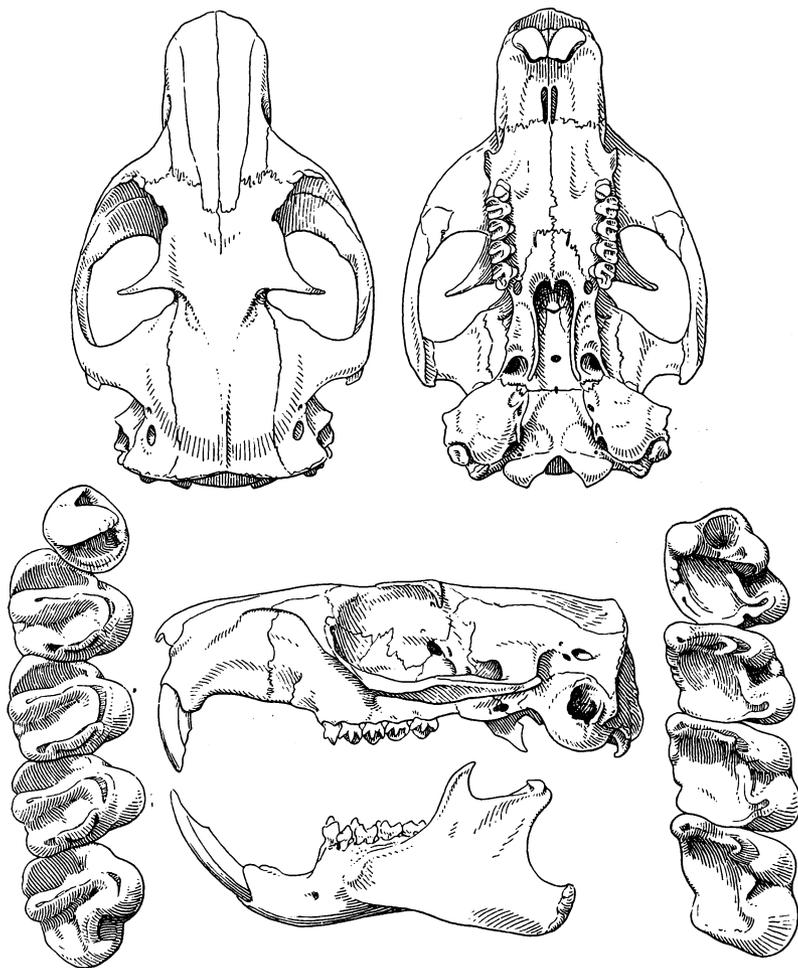


Рис. 101. Череп желтобрюхого сурка (*Marmota flaviventris* Aud. et Bachm.),  $\times 0.8$ .

с ними носовых отростков межчелюстных. В нижней челюсти отмечаются — укороченный резцовый отдел и, по-видимому, относительно слабее развитый гипоконид  $P_4$ .

**Распространение.** Низкогорные районы и среднегорье запада Сев. Америки, преимущественно территории Соединенных Штатов, откуда заходит в юго-западную Канаду (южная часть Британской Колумбии): приблизительно до  $35^\circ$  с. ш. к югу и  $105^\circ$  в. д. к востоку.

**История и систематическое положение.** Предковой формой, возможно, является *M. arizonae* Нау из нижнего плейстоцена Аризоны. Ископаемые остатки современного вида известны из позднего плейстоцена (Висконсин-

ское время) значительно южнее границ современной области распространения, в пределах штатов Аризоны и Нью Мехико (Stearns, 1942; Hibbard, 1958), что свидетельствует о значительных ландшафтных сдвигах в период последнего похолодания.

Видовая самостоятельность *M. flaviventris* не вызывает сомнений, как и его более тесные родственные связи с *M. monax*, чем с *M. caligata*.

**Географическая изменчивость и подвиды.** Общий характер изменчивости, складывающейся из вертикальной и горизонтальной изменчивости размеров, степени развития белых участков на морде и ряда других признаков, имеет сложный характер и требует специального выяснения.

Е. Холл и К. Кельсон (Hall a. Kelson, 1959) приводят 11 подвидов.

### 13. *Marmota monax* L. (1758) — Лесной сурок.

**Характеристика.** Длина тела до 520 мм, хвоста до 150 мм (в среднем около 23% длины тела). От всех других сурков отличается сравнительно длинными ушами. Шерсть длинная и грубая. Окраска верха темная, шоколадно-коричневая, нижней поверхности — с довольно яркими красноватыми тонами; они отчетливо выступают также на передних поверхностях конечностей. Как и у *M. flaviventris*, у лесного сурка хорошо развито светлое (белое или желтоватое) испещрение верха. Лапы сверху темно-бурые, иногда с примесью более светлых волос. Голова сверху темно-бурая. Передний конец морды белый: конец носа, область прикрепления вибрисс и широкое пространство кругом рта и на подбородке сливаются в одно светлое поле. Щеки и область под глазами коричневые с густой светлой штриховатостью. Ушные раковины покрыты светлыми волосами внутри и темными на наружной поверхности. Хвост одноцветный, от темно-коричневого до черного.

Кондилобазальная длина черепа — 75.0—80.3—102.5 мм, длина верхних коренных — 14.5—19.3—21.9 мм (Howell, 1915). Для осевого черепа характерно сочетание следующих особенностей строения: 1) полого расходящиеся в направлении назад скуловые дуги с узкой массетерной площадкой; 2) высокие в их переднем отделе скуловые кости, у расположенной здесь треугольной площадки имеется хорошо выраженный угол, обращенный вершиной вниз; 3) слабые теменные гребни, образующие низкий сагиттальный лишь в задней трети мозговой коробки; 4) короткие, притупленные, крючкообразно загнутые внутрь параокципитальные отростки; 5) слегка изогнутые в направлении вперед надглазничные отростки; 6) неправильно трехгранная форма верхней части корневого отдела  $P^3$ ; 7) слабообразованная площадка парастилиа  $P^4$ , по величине и форме мало отличающаяся от таковой  $M^1$ — $M^2$ .

**Распространение.** Открытые биотопы лесной зоны Сев. Америки от юго-восточной Аляски до Атлантического побережья.

**История и систематическое положение.** Ископаемые остатки известны с позднего плейстоцена (Висконсинское время) с территории современного ареала. Хорошо обособленный вид, сохранивший наряду с примитивными признаками внешнего строения (крупное наружное ухо) и ряд особенностей, свидетельствующих о своеобразии развития жевательной мускулатуры (слабая внутренняя доля *m. masseter*, слабый *m. temporalis*), а также указывающих на небольшие, глубоко посаженные глаза. Связь *M. monax* с лесной зоной свидетельствует о своеобразном направлении радиации среди предков современных *Marmota* — приспособлении к жизни среди открытых биотопов лесного ландшафта. То же наблюдается и среди представителей трибы *Citellini*. Однако такое направление

не получило широкого развития, и в Старом Свете соответствующие группы среди сурков либо не были вовсе представлены, либо вымерли, не оставив потомков в современной фауне.

**Географическая изменчивость и подвиды.** Судя по литературным данным, размеры возрастают по направлению к югу, а красные тона в окраске светлеют и тускнеют. Череп южных форм менее массивен, чем у северных, сагиттальный гребень развит сильнее (Howell, 1915).

Р. Холл и К. Кельсон (Hall a. Kelson, 1959) приводят 9 подвидов. Г. Симпсон (Simpson, 1949) описал также один ископаемый — *M. m. hessi* Simps. (поздний плейстоцен штата Миссури), отличавшийся от ныне живущего более крупными размерами.

### Триба CYNOMYINI I. Gromov, nom. nov. — ЛУГОВЫЕ СОБАЧКИ

**Характеристика.** Зверьки, достигающие величины крупного суслика: веса в 1400 г, кондилобазальной длины черепа в 63 мм и длины верхних коренных 17.3 мм. Окраска верха однотонная, светлых, «пустынных» тонов. Приспособления к норovому образу жизни и рытью с помощью конечностей выражены не слабее, чем у сурков, а некоторые показатели этих приспособлений в строении скелета, как например наименьшая в пределах подсемейства длина прилежащей к большой берцовой части малой берцовой кости, наибольшая высота плечевой в области дельтовидной бугристости, наибольшая глубина лопаточной ямки, а также ряд признаков в строении тазовой кости, указывают даже на более глубокую специализацию в этом направлении (Bryant, 1945). Соотношение длины четвертого и третьего пальцев как у *Marmotini*: первый палец имеется, развит сильнее, чем у сурков и сусликов. Метатарзальная мозоль одна. Наружное ухо короткое и широкое, умеренно опушенное. Хвост короткий, редко более  $\frac{1}{4}$  длины туловища, хорошо опушенный. Защечные мешки невелики и достигают лишь уровня заднего края глаза; парные зарезцовые углубления твердого неба имеются.

Верхняя линия профиля осевого черепа (рис. 102) умеренно и равномерно выпуклая. Задне-нижний край скуловых дуг расположен против середины  $M^1$ . Пропорции межглазничного пространства как у *Citellini*. Надглазничные отростки менее массивны, чем у сурков, относительно более длинные и несколько сильнее опущены вниз; края их не сильнее, чем у этих последних возвышаются над поверхностью межглазничного пространства, имеющей лишь едва выраженное вдавление. Строение заглазничного сужения, подглазничного канала и затылочной площадки как у *Marmotini*; последняя обнаруживает иногда признаки промежуточного строения между таковой у сурков и сусликов. Поверхность верхнечелюстной кости, выходящая в глазницу, образует хорошо развитую, несколько покатую наружу, альвеолярную площадку только над корнями  $P^4-M^2$ . Нижняя лопасть углового отдела нижней челюсти сильно развита и загнута внутрь.

Коренные зубы по степени гипсодонтности превосходят таковую у других представителей подсемейства, однако сохранили ряд примитивных черт строения. Протокон умеренно сжат в передне-заднем направлении. Разница в высоте передних и задних бугров нижних коренных, в особенности внутренней пары не меньше, чем у *Marmotini* и *Citellini*. Углубление талонида узкое и глубокое.  $P^3$  имеется. Ряды верхних коренных заметно расходятся в направлении вперед, и ширина твердого неба между внутренними краями альвеол  $M^3$  не превышает, как правило, 60% той же ширины на уровне  $P^4$ . Очертания коренных сходны с таковыми у высоко-

коронковых *Citellini*, но протокон менее сжат в передне-заднем направлении. Резцы массивные, относительно высокие, и ширина зуба составляет менее половины его передне-заднего поперечника. Нижние резцы длинные, задний конец их лишь немного не доходит до линии, соединяющей внутренние углы обеих вырезок, располагаясь ближе к верхней.

$P^3$  крупный, одновершинный, в форме овала, длинный диаметр которого расположен под обращенным вершиной наружу острым углом к зуб-

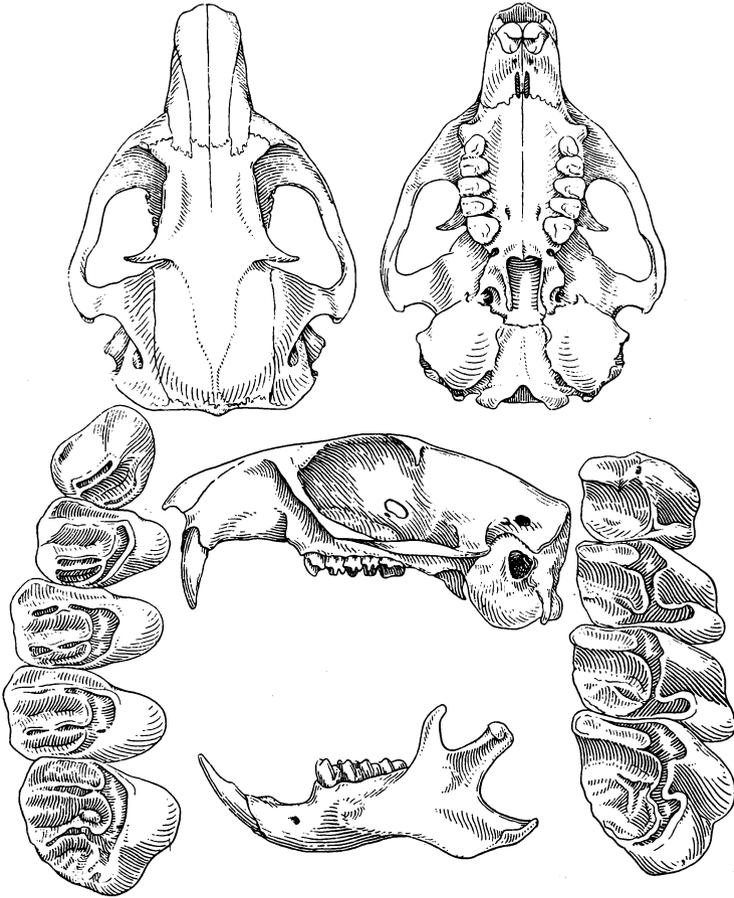


Рис. 102. Череп луговой собачки (*Cynomys leucurus* Merr.),  
×1.3.

пому ряду; наибольший его поперечник превышает 70% ширины  $P^4$ ; его передний и задний венчики хорошо развиты.  $P^4$  приблизительно равен  $M^1$ . Площадка парастилия в ее внутренней части не редуцирована и обособлена от протокона. Метаконуль едва намечен на хорошо развитом гребне метастилия; гребень парастилия высокий, оба они слабо сходятся к протокону и приблизительно параллельны.  $M^3$  с тремя наружными корнями, значительно длиннее  $M^2$ ; в отличие от всех других *Marmotinae* гребень метастилия на нем не ниже гребня парастилия, а между ними имеется отходящий от наружного края зуба неполный дополнительный гребешок.  $P_4$  равен или несколько меньше (короче или уже)  $M_1$ , тех же пропорций; гипоконид его редуцирован до размеров небольшой складочки, никогда

не выступающей за уровень протокониды  $M_1$ , и передняя ширина зуба обычно несколько превышает заднюю; пара- и протокониды располагаются на одном уровне, последний заметно крупнее первого. Протоконулид отсутствует на коренных, иногда намечается на  $P_4$ . Площадка тригониды на всех зубах полностью отделена от таковой талониды. На дне последней, в отличие от всех современных форм *Marmotinae*, имеется скульптура из мелких бугорков и гребешков.

**Распространение и зональная приуроченность.** Эндемичная для Нового Света триба, представители которой населяют пустынно-степные ландшафты равнин и предгорий центральных частей юга Сев. Америки; изолированное местонахождение одного из видов в сев. Мексике свидетельствует о значительных изменениях южной границы ее распространения в плейстоцене.

**История и систематический состав.** Остатки единственного современного рода ранее плейстоцена пока не найдены. Сочетание примитивных признаков с признаками высокой специализации в основном направлении эволюции наземных белчиц, как гипсодонтизм и приспособленность к норovому образу жизни, заставляет предполагать, что значительная часть истории развития трибы остается еще неизвестной, в том числе и вероятные родственные отношения с представителями обеих других триб.

#### 1. Род CYNOMYS Rafinesque, 1817

**Характеристика.** Приведена в описании трибы. Кроме того, могут быть указаны следующие признаки. Верхние резцы сравнительно узкие, с уплощенной боковой поверхностью; продольные бороздки на их передней поверхности отсутствуют или имеется одна слабо выраженная; гребни массивной площадки нижней челюсти, в особенности верхний из них, выражены слабо, передний отдел площадки выпуклый.

**Распространение и зональная приуроченность.** Совпадают с таковыми трибы.

**Систематический состав и история.** История рода пока документирована лишь в пределах Сев. Америки, начиная с плейстоцена (Green, 1963). Описанные с различной степенью убедительности ископаемые послеплиоценовые виды (см. список стр. 59) принадлежат уже, как кажется, обоим современным под родам: *Synomys* и *Leucocrossuromys*.

В отечественной териологической литературе после одной из работ К. А. Сатунина (1909), располагавшего для своих заключений недостаточным сравнительным материалом, долгое время придерживались взгляда, согласно которому желтый суслик (*Citellus (Colobotis) fulvus* Licht.) родственен *Synomys*. Несмотря на то что С. И. Огнев (1947) убедительно доказал несостоятельность этих утверждений, взгляд этот находил своих последователей и до 60-х годов текущего столетия, причем авторы находили даже возможным делать на этом основании далеко идущие историко-фаунистические заключения (Бажанов, 1948б; Пидопличко, 1951). Между тем, как это подтверждают теперь и палеонтологические данные по истории трибы, мы имеем здесь дело с одним из примеров эколого-фаунистической конвергенции, которой так богаты фауны Старого и Нового Света.

#### 1. Подрод CYNOMYS Rafinesque, 1817

**Характеристика.** Сравнительно крупные и относительно длиннохвостые зверьки: хвост в среднем более  $\frac{1}{5}$  длины тела, с оторочкой из черных волос. Передний отдел скуловых дуг утолщенный, на его наружной

поверхности имеется хорошо развитая треугольной формы площадка, обращенная вершиной вниз. Зубной ряд относительно крупный, коренные слабо сжаты в передне-заднем направлении.

**Распространение и зональная приуроченность.** Степи и полупустыни восточной части ареала рода.

**История и систематический состав.** *C. meadensis* Hibb. из древнеплейстоценовых отложений Канзаса обнаруживает больше сходства с представителями этого подрода, чем следующего. Другой ископаемый вид — *C. niobrarius* Hay из среднего плейстоцена Небраски сочетает признаки обоих. То же отмечает и М. Грин (Green, 1960) для плейстоценовой *C. spizpiza* Green. Таким образом возможно, что, как и у сусликов рода *Citellus*, у луговых собачек подродовая дифференциация произошла сравнительно поздно. Известно два современных вида (Hollister, 1916).

## 2. Подрод LEUCOCROSSUROMYS Hollister, 1916

**Характеристика.** Сравнительно мелкие и короткохвостые зверьки: хвост в среднем менее  $\frac{1}{5}$  длины тела, белый, без оторочки из черных волос. Передний отдел скуловых дуг не утолщенный, треугольная площадка на его наружной поверхности слабо развита и не образует отчетливо выраженного направленного вниз угла. Коренные сравнительно мелкие, сжатые в передне-заднем направлении.

**Распространение и зональная приуроченность.** Предгорные и низкогорные степи западной части ареала рода.

**История и систематический состав.** Мелкий позднплейстоценовый вид *C. vetus* Hibbard (1942) имеет ряд признаков, сближающих его с представителями этого подрода. Известно три современных вида (Hollister, 1916).

## АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- «А»**, *Paracitellus*, sp. 51, 54, 159  
*abulus*, *Citellus parryi* 188  
 «*alaskanicus*», группа 210  
*alaskanicus alaskanicus*, *Citellus* 210  
 — *Citellus* 162, 198, 200, 206, **208**, 209\*, 210, 245, 246  
 — — *alaskanicus* 210  
*alaskanicus-dilutus*, *Citellus* 210  
*alaskanicus obscurus*, *Citellus* 210  
*alaskanicus-siccus*, *Citellus* 210  
*aldanensis*, *Citellus parryi* 54  
 — — *undulatus* 164, 195  
*altaicus*, *Spermophilus* 304  
*Ammospermophilus* 11, 18, 20—22, 28, 34, 38, 44, 52, 68—70, 117, 140—142, 151, 152, 153  
 — (?) *junturensis* 53, 59  
 — *lateralis* 19\*  
*angusticeps*, *Protospermophilus* 50, 58  
*annulatus*, *Otospermophilus* 146  
*anomalus*, *Sciurus* 33  
*Arctomyia* 66  
*Arctomyiinae* 66  
*Arctomyoides* 51, 52, 64, 68, 70, 118, 328, **329**  
*Arctomyoides arctomyoides* 58  
*arctomyoides*, *Arctomyoides* 58  
*Arctomyoides vetus* 328  
*Arctomys* 66  
*argonautus*, *Otospermophilus* 59  
*argyropuloi*, *Citellus major* 293  
*arizonae*, *Marmota* 57, 59, 450  
*armatus*, *Citellus* 206, **207**  
*arrodens*, *Marmota* 57, 59  
*artemisiae*, *Citellus towsendii* 211  
*arzniensis*, *Citellus* 54  
 — — *xanthoprymnus* 61, **239**  
*atheles*, *Tamias* 50, 58, 125  
*aurea*, *Marmota caudata* 440  
*averini* = *guttatus*, *Citellus suslicus* 216
- «В»**, *Paracitellus*, sp. 54, 159  
*baibacina baibacina*, *Marmota* 361  
 — *centralis*, *Marmota* 361  
 — *kastschenkoi*, *Marmota* 361  
 — *Marmota* 15, 16, 44, 58, 71, 84, 89, 335, 336, 340, 342, 344, **356**, 357, 358\*, 359\*, 360, 388, 390\*, 402, 416, 417, 434, 435, 440  
*baibacina*, *Marmota baibacina* 361  
 — *ognevi*, *Marmota* 361
- balcanicus*, *Citellus citellus* 235  
*barbouri*, *Paenemarmota* 59, 144, 145\*  
*beecheyi captus*, *Otospermophilus* 59  
 — *Otospermophilus* 52, 82, 89, 150  
*beldingii*, *Citellus* 200, 206, **207**  
 — *creber*, *Citellus* 207  
 — *oregonus*, *Citellus* 207  
*bensoni*, «*Citellus*» 52  
 — *Otospermophilus* 59  
*birulai*, *Citellus* 303, 305  
 — — *superciliosus* 55, 61, 299, 305, **308**, 310, 311\*, 314, 315  
*birulai* = *superciliosus*, *Citellus* 292  
 «*bobac*», группа 58, 253, 332, 335, 336, 342, 344, 388, 402, 416, 418, 427, 428, 432  
 «*bobac-baibacina-sibirica*», группа 43, 58, 332  
*bobac bobac*, *Marmota* 333, **340**, 342, 343, 345, 356  
 — *Marmota* 27\*, 31\*, 35\*, 44, 58, 80, 332, 335, 336, **337**, 338\*, 339\*, 340, 342, 344, 358—360, 388, 390\*, 402, 416, 427, 428, 435—437  
 — — *bobac* 333, **340**, 342, 343, 345, 356  
 — *paleoplanicola*, *Marmota* 55, 333, 355, **342**, 343—345  
 — *paleorossica*, *Marmota* 55, 333, **341\***, 342—345  
 — *aff. paleorossica*, *Marmota* 343, 345\*  
 — *schaganensis*, *Marmota* 335, 340, **341**, 342  
 — *subsp.?*, *Marmota* 334, 356, 357  
*bohemi*, *Citellus musicus* 252  
*boristhenicus*, *Citellus suslicus* 216  
*brauneri*, *Citellus pygmaeus* 264  
*brevicauda*, *Citellus* 263, 319  
 — — *erythrogenys* 260, 319, 322  
*brevirostris*, *Citellus undulatus* 54, 164, 166, 167  
*broweri*, *Marmota caligata* 402, 432, 433  
 — — «*caligata*» 58  
*brunnescens*, *Citellus erythrogenys* 292, 293, 319  
*brunneus*, *Citellus* 211  
*bungei* = *cliffoni*, *Marmota camtschatica* 404  
*bungci*, *Marmota camtschatica* 404  
*buxtonii* = *leucostictus*, *Citellus parryi* 186  
*bryanti*, *Miospermophilus* 58, 141  
*caligata broweri*, *Marmota* 402, 432, 433  
 «*caligata*» *broweri*, *Marmota* 58

<sup>1</sup> Страницы с описаниями выделены жирным; страницы с рисунками отмечены звездочками.

- caligata*, *Marmota* 332, 402, 416, 417, 429,  
 430, 431\*, 432—434, 450, 451  
*caliginosus*, *Marmota sibirica* 391  
*Callosciurini* 125  
*Callosciurus* 17, 135  
*Callospermophilus*, подрод 18, 50, 53, 68—  
 70, 117, 140, 146, 150, 151  
 — *conf.*, подрод 59  
*Campasciurina* 66  
*camtschatica bungei*, *Marmota* 404  
 — *bungei* = *cliftoni*, *Marmota* 404  
 — *camtschatica*, *Marmota* 403  
 — *doppelmayeri*, *Marmota* 404  
 — *Marmota* 16, 21\*, 34, 71, 332, 387, 390\*,  
 400, 401, 402, 403\*, 416, 418, 428, 431,  
 432, 435—437, 439  
 — — *camtschatica* 403  
 — *vaskovskii*, *Marmota* 55, 404, 405\*  
*canus*, *Citellus towsendii* 211  
*captus*, *Otospermophilus beecheyi* 59  
*carruthersi*, *Citellus* 263  
 — — *erythrogegnys* 319, 320  
*caudata aurea*, *Marmota* 440  
 — *caudata*, *Marmota* 440  
 — *Marmota* 71, 84, 331, 344, 390\*, 401, 402,  
 427, 429, 434, 435, 437\*, 438\*, 439, 440  
 — — *subsp.?* 440  
 — — *caudata* 440  
*centralis*, *Marmota baibacina* 361  
*Citellini* 12, 14—18, 20, 21\*, 23, 24, 25\*,  
 28—30, 33, 34, 36, 38, 40, 42, 44, 49, 51,  
 54—56, 59, 60, 63, 65, 69, 70, 118, 120,  
 121, 140, 141, 145, 149, 152, 154, 155,  
 158\*, 160, 196, 211, 326\*, 451—453  
 «*citelloides*», группа 308  
*citelloides*, *Citellus* 54, 61, 219, 220, 221,  
 223\*, 224—229, 231  
 — — *conf.* 224, 266  
 «*citelloides-severskensis*», группа 215, 231  
*Citellus* 11, 15, 16, 18, 30, 33, 34, 36, 38, 40,  
 44, 45, 47\*, 48, 50—52, 55, 66—70, 119,  
 142, 148, 149, 153, 154, 157, 159, 160,  
 161, 169, 201, 206, 210, 211, 298, 304—  
 306, 332, 455  
 — подрод 20, 40, 43, 49, 50, 54, 56, 57,  
 60—62, 64, 65, 67—70, 161, 164, 173, 177,  
 181, 196, 197, 198, 200—202, 207—212,  
 219—221, 225, 226, 232, 237, 239, 242,  
 246, 249, 250, 252, 255, 262, 276, 278  
 — — *conf.* 55, 162  
 — *s. str.* 157, 206, 262  
 — *sp.* 56, 253  
 «*citellus*», группа 209, 245  
*Citellus alaschanicus* 162, 198, 200, 206, 208,  
 209\*, 210, 245, 246  
 — — *alaschanicus* 210  
 — *alaschanicus* = *dilutus* 210  
 — *alaschanicus obscurus* 210  
 — *alaschanicus* = *siccus* 210  
 — *armatus* 206, 207  
*Citellus arzniensis* 54  
*citellus balcanicus*, *Citellus* 235  
*Citellus beldingii* 200, 206, 207  
 — — *creber* 207  
 — — *oregonus* 207  
 «*Citellus*» *bensoni* 52  
*Citellus birulai* 303, 305  
 — *brevicauda* 263, 319  
 — *brunneus* 211  
 — *carruthersi* 263  
 — *citelloides* 54, 61, 219, 220, 221, 223\*,  
 224—229, 231  
 — *conf. citelloides* 224, 266  
 — *citellus* 19\*, 61, 63, 73, 198, 207, 209,  
 213, 219, 222—226, 230, 232, 233\*, 235,  
 239, 245, 246, 256, 258, 304  
 — *conf. citellus* 256  
*citellus*, *Citellus*, *conf.* 256  
*Citellus citellus balcanicus* 235  
 — — *citellus* 235  
*citellus citellus*, *Citellus* 235  
*citellus*, *Citellus citellus* 235  
*Citellus citellus gradojevici* 235  
 — — *isticus* 235  
 — — *karemani* 235  
 — — *lascarevi* 235  
 — — *martinoi* 235  
 — *cochisei* 56, 59, 196  
 — *columbianus* 56, 161, 196, 197, 206, 210  
 — — *ruficaudus* 197  
 «*Citellus*» *cragini* 60, 155  
*Citellus dauricus* 16, 19\*, 73, 206, 212, 222,  
 233—235, 242, 244, 246, 248\*, 258, 260,  
 262  
 — — *dauricus* 246  
 — — *mongolicus* 246  
 — — *ramosus* 246  
 «*Citellus*» *dotti* 52  
*Citellus erythrogegnoides* 60, 304  
 — *erythrogegnys* 43, 61, 278, 280, 281, 290,  
 292, 293, 297, 298, 301—304, 315, 317\*,  
 318, 319  
 — — *brevicauda* 260, 319, 322  
 — — *brunnescens* 292, 293, 319  
 — — *carruthersi* 319, 320  
 — — *erythrogegnys* 316\*, 319  
 — — *iliensis* 319  
 — — *intermedius* 319  
 — — *palaeosibiricus* 320, 321\*  
 — — *pallidicauda* 55, 319, 320\*  
 — — *selevini* 319  
 — — *ungae* 319  
 — *fulvus* 16, 18, 27\*, 28, 31\*, 33, 35\*, 43,  
 44, 61, 63, 73, 75, 88, 155, 263, 278, 279\*,  
 281, 285\*, 290—292, 297, 298, 301—305,  
 315—318, 454  
 — — *fulvus* 282  
 — — *hypoleucos* 283  
 — — *minor* 55, 61, 283\*  
 — — *nigrimontanus* 282, 283, 284  
 — — *orlovi* 281, 282, 283  
 — — *oxianus* 282, 283, 304  
 «*Citellus*» *gidleyi* 52  
*Citellus glacialis* 54, 60, 174, 186, 193\*,  
 194, 195\*  
*citellus gradojevici*, *Citellus* 235  
*Citellus howelli* 151  
 «*Citellus*» *howelli* 53  
*Citellus idahoensis* 211  
 — *intermedius* 319  
*citellus isticus*, *Citellus* 235  
 — *karemani*, *Citellus* 235  
 — *lascarevi*, *Citellus* 235  
*Citellus major* 16, 28, 33, 37\*, 61, 63, 73.

- 263, 278, 280, 281, 290, 291\*, 292—294,  
297, 301—305, 307, 314—319
- Citellus conf. major* 177
- major subsp.? 294
- — *argyropuloi* 293
- — *fossilis* 305
- — *heptneri* 278, 293, 294, 302—304, 319
- — major 293
- «*Citellus major ungae*» 304
- citellus martinou*, *Citellus* 235
- Citellus matachicensis* 53
- «*Citellus*» *matachicensis* 53, 149
- Citellus maximus* 281, 282
- *mckayensis* 56, 59
- «*Citellus*» *meadensis* 60, 154
- Citellus mollis* 155
- «*Citellus mongolicus*» 245
- Citellus musicoides* 55, 61, 255, 256, 257\*,  
261, 265
- *musicus* 44, 61, 201, 215, 222, 230, 233,  
234, 249, 252, 253, 255, 258, 260, 261, 263,  
344
- — *bohemi* 252
- — *musicus* 252
- — *sviridenkoi* 54, 61, 252, 253, 256, 257\*
- *nogaici* 54, 56, 57, 175, 178, 179\*, 180—  
184
- conf. *nogaici* 182
- *parryi* 42, 60, 66, 68, 161—164, 166, 167,  
169, 174, 180, 184, 185\*, 187\*, 189\*, 193,  
196, 197
- — *ablusus* 188
- — *aldanensis* 54
- — *coriacorum* 187
- — *janensis* 186
- — *kennicotti* 188
- — *kodiacensis* 187
- — *leucostictus* 186, 194
- — *leucostictus* = *buxtoni* 186
- — *lyratus* 187
- — *nebulicola* 187
- — *osgoodi* 188
- Citellus parryi parryi* 188, 194
- — *plesius* 188
- — *steinegeri* 187
- «*Citellus*» *pattersoni* 53
- Citellus polonicus* 175, 182, 183\*, 185\*
- *ponticus* 54, 56, 57, 182, 183, 184
- *primigenius* 54, 56, 173\*, 175, 178—181,  
183, 184, 305
- «*Citellus*» *primitivus* 147
- Citellus pygmaeus* 27\*, 31\*, 35\*, 43, 44, 61,  
63, 73, 85, 89, 198, 212, 213, 216, 222,  
224, 230, 233, 237, 249, 250, 252, 253, 255,  
257, 259\*, 260, 261\*, 262, 264—267, 278
- — subsp.? 266
- — *braunesi* 264
- — *herbicola* 263
- — *jigulensis* 55, 61, 265, 266, 267\*
- — *kalabuchovi* 264
- — *mugosaricus* 263
- — *nikolskii* 263
- — *palaeocaspicus* 55, 61, 231, 255, 256,  
257\*, 264, 265
- — conf. *palaeocaspicus* 264
- — *pallidus* 263
- — *planicola* 264
- — *satunini* 264
- — *septentrionalis* 264, 265
- *quatalensis* 143
- *relictus* 15, 28, 61, 145, 161, 196, 197,  
198, 199\*, 200\*, 201\*, 207—210, 262, 417
- — subsp.? 202, 203\*
- — *rallii* 200, 202, 203, 210
- — *relictus* 200, 202
- «*Citellus*» *rexroadensis* 53, 154
- Citellus richardsonii* 66, 157, 198, 206, 207
- — *elegans* 206
- — *nevadensis* 206
- Citellus ridgway* 151
- «*Citellus*» *ridgway* 50
- Citellus rufescens* 304, 305
- conf. *rufescens* 177
- *severskensis* 54, 61, 221, 224, 225, 226,  
229\*, 230, 232, 256, 265, 292
- conf. *severskensis* 221, 230, 231, 265,  
298
- *superciliosus* 278, 281, 292—294, 297,  
298\*, 299, 301—307, 308\*, 309\*
- — subsp.? 315
- — *birulai* 55, 61, 299, 305, 308, 310, 311\*,  
314, 315
- *superciliosus* = *birulai* 292
- *superciliosus fulvoides* 55, 61, 307, 310,  
312\*, 313\*, 314, 315
- — aff. *fulvoides* 300
- — *superciliosus* 55, 299, 307, 314
- *suslicus* 19\*, 63, 74, 210, 212, 213\*, 214\*,  
215, 219, 222, 224—226, 228, 230—232,  
234, 235, 245, 258—260
- — *boristhenicus* 216
- — *guttatus* = *averini* 216
- — *ognevi* 216
- — *suslicus* 216
- — *volyensis* 216
- «*Citellus*» *taylori* 60
- Citellus tephurus* 151
- *tologoius* 54, 57, 242, 243\*
- *tomanensis* 54, 245
- *towsendii* 210, 211
- — *artemisiasae* 211
- — *canus* 211
- — *idahoensis* 211
- — *mollis* 211
- — *vigilis* 211
- Citellus tuitus* 60, 196
- «*Citellus*» *tuitus* 154
- Citellus undulatus* 16, 24, 27\*, 31\*, 35\*, 42,  
75, 88, 161, 162, 163\*, 164, 165, 174, 176,  
177, 179, 180, 182, 184, 185\*, 186, 196,  
200, 207
- — *aldanensis* 164, 195\*
- — *brevirostris* 54, 164, 166, 167
- — *eversmanni* 166, 167, 196
- — *intercedents* 166
- — *jacutensis* 166, 167
- — *menzbieri* 166, 183, 184
- — *stramineus* 166, 201, 209
- — *undulatus* 166
- *waschingtoni* 211
- *xanthoprymnus* 61, 207, 212, 222, 232—  
235, 237, 238\*, 239\*, 245, 258, 262
- — *arzniensis* 61, 239
- — *xanthoprymnus* 239

- cliftoni = bungei, *Marmota camtschatica* 404
- cochisei, *Citellus* 56, 59, 196
- Colobotis, подрод 14—16, 18, 20, 22, 40, 42—45, 55, 56, 61, 64\*, 66—68, 70, 119, 120, 160, 161, 197, 198, 211, 232, 257—262, 276, 277\*, 278, 290, 297, 299, 300—302, 305, 315
- — aff. 55, 257
- columbianus, *Citellus* 56, 161, 196, 197, 206, 210
- ruficaudus, *Citellus* 197
- complicidents, *Marmota* 55, 336
- coriacorum, *Citellus parryi* 187
- cragini, «*Citellus*» 60, 155
- *Ictidomys* (?) 59
- creber, *Citellus beldingii* 207
- Csakovomys, подрод 54, 64\*, 70, 116, 124, 135, 136, 137, 138\*
- sciurinus 137
- Cynomyni 18, 21, 22, 24, 25\*, 32—34, 38, 40, 52, 55, 57, 59, 62, 70, 119, 120, 121, 156, 157, 452
- Cynomys 11, 14, 38, 45, 47\*, 64\*, 69, 70, 119, 144, 454
- подрод 55, 62, 70, 119, 454
- — conf. 59
- leucurus 453\*
- ludovicianus 27\*, 31\*, 35\*, 62
- meadensis 59
- niobrarius 59
- spizpiza 59
- vetus 59, 62, 455
- dauricus dauricus, *Citellus* 246
- dauricus, *Citellus* 16, 19\*, 73, 206, 212, 222, 233—235, 242, 244, 246, 248\*, 258, 260, 262
- — dauricus 246
- «dauricus-mongolicus», группа 61
- dauricus mongolicus, *Citellus* 246
- ramosus, *Citellus* 246
- davidianus, *Sciurotamias* 136\*, 138\*
- dichroa, *Marmota* 440
- dilutus = alaschanicus, *Citellus* 210
- doppelmayeri, *Marmota camtschatica* 404
- dotti, «*Citellus*» 52
- *Otospermophilus* 59
- elegans, *Citellus richardsonii* 206
- eminens, *Paracitellus* 51, 54, 159
- erythroenoides, *Citellus* 60, 304
- «erythroenys», группа 263
- erythroenys brevicauda, *Citellus* 260, 319, 322
- brunescens, *Citellus* 292, 293, 319
- carruthersi, *Citellus* 319, 320
- *Citellus* 43, 61, 278, 280, 281, 290, 292, 293, 297, 298, 301—304, 315, 317\*, 318, 319
- — erythroenys 316\*, 319
- erythroenys, *Citellus* 316\*, 319
- iliensis, *Citellus* 319
- intermedius, *Citellus* 319
- palaeosibiricus, *Citellus* 55, 320, 321\*
- pallidicauda, *Citellus* 319, 320\*
- selevini, *Citellus* 319
- ungae, *Citellus* 319
- eversmanni, *Citellus undulatus* 166, 167, 196
- Eutamias, подрод 15, 36, 40, 50, 54, 58, 66, 70, 116, 125, 126, 134, 152
- sibiricus 37\*, 73, 74, 79
- «flaviventris», группа 58
- flaviventris, *Marmota* 57, 145, 449, 450\*, 451
- fossilis, *Citellus major* 305
- franklini, *Ictidomys* 55
- fricki, *Otospermophilus* 55, 59, 147\*, 148, 149, 151
- fulvoides, *Citellus superciliosus* 55, 61, 300, 307, 310, 312\*, 313\*, 314, 315
- — — aff. 300
- «fulvus», группа 278
- fulvus, *Citellus fulvus* 282
- fulvus, *Citellus* 282
- hypoleucos, *Citellus* 283
- nigrimontanus, *Citellus* 282, 283, 284
- fulvus minor, *Citellus* 55, 61, 283\*
- orlovi, *Citellus* 281, 282, 283
- oxianus, *Citellus* 282, 283, 304
- gidleyi, *Citellus* 52
- *Otospermophilus* 59
- glacialis, *Citellus* 54, 60, 174, 186, 193\*, 194, 195\*
- Glaucomys 69
- gradojevici, *Citellus citellus* 235
- guttatus = averini, *Citellus suslicus* 216
- Haplodontes 66
- heptneri, *Citellus major* 278, 293, 294, 302—304, 319
- herbicola, *Citellus pygmaeus* 263
- hessi, *Marmota monax* 58, 59, 452
- himalayana himalayana, *Marmota* 337
- *Marmota* 58, 332, 333, 336, 338, 340, 344, 357, 360, 388, 402, 417, 428, 432, 439
- — himalayana 337
- robusta, *Marmota* 336, 337
- howelli, *Citellus* 151
- «*Citellus*» 53
- *Otospermophilus* 59
- hypoleucos, *Citellus fulvus* 283
- Ictidomys 14, 15, 22, 38, 52, 53, 60, 70, 117, 118, 138—141, 153, 155, 157, 161
- подрод 70, 118, 154
- — conf. 59, 155\*
- (?) cragini 59
- franklini 55
- meadensis 59
- mexicanus 19\*, 53, 60, 154
- perotensis 155
- rexroadensis 155\*
- spilosoma 60, 155
- taylori 59
- tridecemlineatus 17, 19\*, 154
- idahoensis, *Citellus* 211
- «iliensis», natio 319
- iliensis, *Citellus erythroenys* 319
- intercedens, *Citellus undulatus* 166
- intermedius, *Citellus* 319
- — erythroenys 319

- Ischyromyidae 49  
 Ischyromyoidea 44, 45, 49, 64, 121, 331  
 isticus, Citellus citellus 235  
  
 jacutensis, Citellus undulatus 166, 167  
 — Tamias sibiricus 128  
 janensis, Citellus parryi 186  
 jigulensis, Citellus pygmaeus 55, 61, 265,  
 266, 267\*  
 junturensis, Ammospermophilus (?) 53, 59  
  
 kalabuchovi, Citellus pygmaeus 264  
 karemani, Citellus citellus 235  
 kastschenkoi, Marmota baibacina 361  
 kellogi, Protospermophilus 58  
 kennicottii, Citellus parryi 188  
 kodiacensis, Citellus parryi 187  
  
 laevidens, Tamias 59  
 lascarevi, Citellus citellus 235  
 lateralis, Ammospermophilus 19\*  
 — Otospermophilus 18, 19\*, 53, 151  
 latirostris, Marmota marmota 429  
 leptodactylus, Spermophilopsis 15, 37\*  
 Leucocrossuromys, подрод 62, 70, 119, 454,  
 455  
 — — conf. 59  
 leucostictus = buxtoni, Citellus parryi 186  
 leucostictus, Citellus parryi 186, 194  
 leucurus, Cynomys 453\*  
 lineatus, Tamias sibiricus 128  
 longipes, Marmota 57, 344  
 — ? Marmota 55  
 ludovicianus, Cynomys 27\*, 31\*, 35\*, 62  
 lyratus, Citellus parryi 187  
  
 macrorhinchus, Palaeartomys 328  
 major argiropuloi, Citellus 293  
 — Citellus 16, 28, 33, 37\*, 61, 63, 73, 263,  
 278, 280, 281, 290, 291\*, 292—294, 297,  
 301—305, 307, 314—319  
 — — conf. 177  
 — subsp.?, Citellus 294  
 — Citellus major 293  
 — fossilis, Citellus 305  
 — heptneri, Citellus 278, 293, 294, 302—  
 304, 319  
 «major» ungae, Citellus 294  
 malheurensis, Protospermophilus 50, 58  
 manchurica, Marmota 390  
 Marmota 11, 14, 15, 40, 45, 47\*, 50, 52, 55—  
 57, 64\*, 65, 68, 70, 118, 144, 328, 329, 330,  
 331, 332, 375, 381, 408, 451  
 — подрод 429  
 «marmota», группа 332, 342, 402, 417, 432,  
 439  
 Marmota arizonae 57, 59, 450  
 — arrodens 57, 59  
 — baibacina 15, 16, 44, 58, 71, 84, 89, 335,  
 336, 340, 342, 344, 356, 357, 358\*, 359\*,  
 360, 388, 390\*, 402, 416, 417, 434, 435,  
 437, 440  
 — — baibacina 361  
 — — centralis 361  
 — — kastschenkoi 361  
 — — ognevi 361  
 — bobac 27\*, 31\*, 35\*, 44, 58, 80, 332, 335,  
 336, 337, 338\*, 339\*, 340, 342, 344, 356, 357,  
 358\*, 359\*, 360, 388, 390\*, 402, 416, 417, 428, 429,  
 432, 433, 434, 435, 437  
 — — subsp.? 334, 356, 357  
 — — bobac 333, 340, 342, 343, 345, 356  
 — — paleoplanicola 55, 333, 335, 342, 343—  
 345  
 — — paleorossica 55, 341\*, 342—345  
 — — aff. paleorossica 343, 345\*  
 — — conf. paleorossica 333  
 — — schaganensis 335, 340, 341, 342  
 — — caligata 332, 402, 416, 417, 429, 430,  
 431\*, 432—434, 450, 451  
 — — breweri 402, 432, 433  
 — «caligata» breweri 58  
 — camtschatica 16, 21\*, 34, 71, 332, 387,  
 390\*, 400, 401, 402, 403\*, 416, 418, 428,  
 431, 432, 435—437, 439  
 — — bungei 404  
 — — bungei = cliftoni 404  
 — — camtschatica 403  
 — — doppelmayeri 404  
 — — vaskovskii 55, 404, 405\*  
 — caudata 71, 84, 331, 344, 390\*, 401, 402,  
 427, 429, 434, 435, 437\*, 438\*, 439, 440,  
 445  
 — — subsp.? 440  
 — — aurea 440  
 Marmota caudata caudata 440  
 — complicidents 55, 336  
 — dichroa 440  
 — flaviventris 57, 145, 449, 450\*, 451  
 — himalayana 58, 332, 333, 336, 338, 340,  
 344, 357, 360, 388, 402, 417, 428, 432, 439  
 — — himalayana 337  
 — — robusta 336, 337  
 marmota latirostris, Marmota 429  
 Marmota longipes 57, 344  
 ? Marmota longipes 55  
 Marmota manchurica 54, 390  
 marmota, Marmota 58, 72, 331, 335, 344,  
 416, 417, 426, 427\*, 428, 432, 436  
 Marmota marmota 58, 72, 331, 335, 344, 416,  
 417, 426, 427\*, 428, 432, 436  
 — — latirostris 429  
 — — marmota 429  
 marmota, Marmota marmota 429  
 — marmota, Marmota 429  
 Marmota marmota primigenia 55, 429\*  
 marmota, Marmota primigenia 55, 429\*  
 Marmota menzbieri 332, 390\*, 401, 402, 415,  
 416\*, 417\*, 428, 432, 433, 435, 439  
 — — menzbieri 418  
 — — zachidovi 418  
 — mexicana 57  
 — minor 57, 59, 331  
 — monax 42, 57, 329, 451  
 — — hessi 58, 59, 452  
 — nevadensis 57  
 «Marmota» nevadensis 331  
 Marmota olympus 432, 433, 436\*  
 — oregonensis 59  
 marmota primigenia, Marmota 55, 429\*  
 Marmota robusta 336  
 Marmota sibirica 37\*, 71, 83, 335, 343, 344,  
 358, 360, 361, 387, 388\*, 389\*, 390\*, 400—  
 402, 415, 416, 434, 437

- Marmota sibirica caliginosus* 391  
 — — *sibirica* 391  
 — *tomanensis* 57  
 — *vancouverensis* 432, 433, 434  
 — *vetus* 57, 59, 143, 331  
*Marmotina* 69  
*Marmotinae* 11, 13—16, 18, 20—26, 28—  
 30, 32—34, 36, 38, 39, 41\*, 44—46, 47\*,  
 48, 51, 54, 58, 62, 64—67, 69—71, 73, 81,  
 90, 116, 120, 125, 198, 453, 454  
*Marmotini* 12, 15, 16, 18, 20, 21\*, 22, 24, 28,  
 32—34, 38—40, 42, 44, 51, 54, 55, 57—  
 59, 65, 67, 69, 70, 118, 120, 121, 139,  
 143—145, 325, 326\*, 327\*, 328, 452  
*Marmotops* 331  
*martinoi*, *Citellus citellus* 235  
*matachicensis*, *Citellus* 53  
 — «*Citellus*» 53, 149  
 — *Otospermophilus* 59, 149\*  
*matthewi*, *Otospermophilus* 59  
*maximus*, *Citellus* 281, 282  
*mckayensis*, *Citellus* 56, 59  
*meadensis*, «*Citellus*» 60, 154  
 — *Cynomys* 59, 62, 455  
 — *Ictidomys* 59  
*menzbieri*, *Citellus undulatus* 166, 183, 184  
 — *Marmota* 332, 390\*, 401, 402, 415, 416\*,  
 417\*, 428, 432, 433, 435, 439  
 — — *menzbieri* 418  
 — *menzbieri*, *Marmota* 418  
 — *zachidovi*, *Marmota* 418  
*mexicana*, *Marmota* 57  
*mexicanus*, *Ictidomys* 19\*, 53, 60, 154  
*minor*, *Citellus fulvus* 55, 61, 283\*  
 — *Marmota* 57, 59, 331  
*Miospermophilus* 49, 50, 64, 70, 141, 142  
 — *bryanti* 58, 141  
 — *wyomingensis* 58, 141  
*mollis*, *Citellus* 155  
 — — *towsendii* 211  
*monax hessi*, *Marmota* 58, 59, 452  
 — *Marmota* 42, 57, 329, 331, 415  
 «*mongolicus*, *Citellus*» 245  
*mongolicus*, *Citellus dauricus* 246  
*montanus*, *Palaearctomys* 58, 328, 329\*  
*mugosaricus*, *Citellus pygmaeus* 263  
 «*musicoides*», *рыпна* 253  
*musicoides*, *Citellus* 55, 61, 255, 256, 257\*,  
 261, 265  
*musicus bohemi*, *Citellus* 252  
 — *Citellus* 44, 61, 201, 215, 222, 230, 233,  
 234, 249, 252, 253, 255, 258, 260, 261, 263  
 — — *musicus* 252  
 — *musicus*, *Citellus* 252  
 — *sviridenkoi*, *Citellus* 54, 61, 252, 253, 256,  
 257\*  
*nasutus*, *Tamias* 59  
*nebulicola*, *Citellus parryi* 187  
*Neotamias*, подрод 68, 125  
*nevadensis*, *Citellus richardsonii* 206  
 — *Marmota* 57  
 — «*Marmota*» 331  
*nigrimontanus*, *Citellus fulvus* 282, 283,  
 284  
*nikolskii*, *Citellus pygmaeus* 263  
*niobrarius*, *Cynomys* 59, 62, 455  
*nogaici*, *Citellus* 54, 56, 57, 175, 178, 179\*,  
 180—184  
 — — *conf.* 182  
*Notocitellus* 67, 68, 140  
*ognevi*, *Marmota baibacina* 361  
*oregonensis*, *Protospermophilus* 58, 143  
*oregonus*, *Citellus beldingii* 207  
*orientalis*, *Tamias sibiricus* 128  
*orlovi*, *Citellus fulvus* 281, 282, 283  
*orlovi*, *Tamias* 52, 126  
 — — (?) 54  
*osgoodi*, *Citellus parryi* 188  
*Otospermophilini* 11, 12, 14, 15, 17, 18, 20,  
 22—24, 25\*, 28, 33, 34, 36, 38, 40, 43,  
 49, 50, 52, 55, 58—61, 63—65, 69, 70, 89,  
 116, 121, 124, 138, 140, 142, 143, 154, 156,  
 157, 160  
*Otospermophilus* 11, 14, 18, 23, 38, 47\*,  
 50—52, 54, 55, 60, 70, 117, 138, 140, 141,  
 143, 145, 148, 153, 154  
 — подрод 53, 59, 66, 68—70, 141, 146—148,  
 150, 151, 152  
 — — *conf.* 59  
 — *annulatus* 146  
 — *argonautus* 59  
 — *beecheyi* 52, 82, 89, 150  
 — — *captus* 59  
 — *benisoni* 59  
 — *dotti* 59  
 — *fricki* 55, 59, 147\*, 148, 149, 151  
 — *gidleyi* 59  
 — *howelli* 59  
 — *lateralis* 18, 19\*, 53, 151  
 — *matachicensis* 59, 149\*  
 — *matthewi* 59  
 — (?) *pattersoni* 59  
*Otospermophilus primitivus* 50, 58  
 — *rexroadensis* 59  
 — *schotwelli* 52, 59, 150  
 — *tephrus* 50, 58  
 — *variegatus* 52, 148, 150  
 — *wilsoni* 52, 59, 150  
*oxianus*, *Citellus fulvus* 282, 283, 304  
*Paenemarmota* 55—57, 60, 64\*, 65, 70, 116,  
 144, 145, 331  
 — *barbouri* 59, 144, 145\*  
*palaeocaspicus*, *Citellus pygmaeus* 55, 61,  
 231, 255, 256, 257\*, 264, 265  
 — — — *conf.* 264  
*palaeosibiricus*, *Citellus erythrogegens* 55,  
 320, 321\*  
*paleoplanicola*, *Marmota bobac* 55, 333, 335,  
 342, 343—345  
*paleorossica*, *Marmota bobac* 55, 333, 341\*,  
 342—345  
 — — — *aff.* 343, 345\*  
*pallidicauda*, *Citellus erythrogegens* 319,  
 320\*  
*pallidus*, *Citellus pygmaeus* 263  
*Palaearctomys* 51, 52, 64\*, 68, 70, 118, 144,  
 328, 329\*, 330  
 — *macrorhynchus* 328  
 — *montanus* 58, 328, 329\*

- Paracitellus 51, 64\*, 70, 119, 157, 160  
 — sp. «А» 51, 54, 159  
 — sp. «В» 54, 159  
 — emimens 51, 54, 159  
 Paramyidae 23, 44, 49, 52, 160, 328  
 Paramyinae 64  
 «parryi», группа 162  
 parryi ablusus, Citellus 188  
 — aldanensis, Citellus 54  
 — Citellus 42, 60, 66, 68, 161, 162, 164, 166, 167, 169, 174, 180, 184, 185\*, 187\*, 189\*, 193, 196, 197  
 — — parryi 188, 194  
 — coriacorum, Citellus 187  
 — janensis, Citellus 186  
 — kennicotti, Citellus 188  
 — kodiacensis, Citellus 187  
 — leucostictus, Citellus 186, 194  
 — leucostictus = buxtoni, Citellus 186  
 — lyratus, Citellus 187  
 — nebulicola, Citellus 187  
 — osgoodi, Citellus 188  
 — parryi, Citellus 188, 194  
 parryi plesius, Citellus 188  
 — steinigeri, Citellus 187  
 pattersoni, «Citellus» 52  
 — Otospermophilus (?) 59  
 perotensis, Ictidomys 155  
 planicola, Citellus pygmaeus 264  
 Plesiarctomys 52, 160  
 plesius, Citellus parryi 188  
 Pliocitellus, подрод 55, 59, 64, 70, 117, 146, 147\*, 148, 149, 151  
 Pliocitelloides, подрод 53, 59, 64, 70, 117, 140, 146, 148, 149\*  
 Poliocitellus, подрод 14, 18, 55, 60, 67, 69, 70, 117, 140, 154, 155  
 polonicus, Citellus 54, 57, 175, 182, 183\*, 184, 185\*  
 ponticus, Citellus 56  
 praecox, Sciurotamias (?) 54  
 «primigenius», группа 235  
 primigenius, Citellus 54, 56, 173\*, 175, 178—181, 183, 184, 305  
 «primigenius—nogaici», группа 225, 242, 257, 261  
 primitivus, «Citellus» 147  
 — Otospermophilus 50, 58  
 Protospermophilus 50, 51, 57, 64\*, 69, 70, 117, 140, 142, 143, 148, 151, 152, 157, 160, 328, 331  
 — подрод 143  
 — angusticeps 50, 58  
 — kellogi 58  
 — malheurensis 50, 58  
 — oregonensis 58, 143  
 — quatalensis 59, 143\*  
 — vortmanni 58, 143  
 «pygmaeus», группа 61, 202, 214, 222, 230, 255, 257\*, 266  
 pygmaeus brauneri, Citellus 264  
 — Citellus 27\*, 31\*, 35\*, 43, 44, 61, 63, 73, 85, 89, 198, 212, 213, 216, 222, 224, 230, 233, 237, 249, 250, 252, 253, 255, 257, 259\*, 260, 261\*, 262, 264—267, 278  
 — Citellus subsp.? 266  
 — herbicola, Citellus 263  
 — jigulensis, Citellus 55, 61, 265, 266, 267\*  
 — kalabuchovi, Citellus 264  
 — mugosaricus, Citellus 263  
 — nikolskii, Citellus 263  
 — palaeocaspicus, Citellus 55, 61, 255, 256, 257\*, 264, 265  
 — conf. palaeocaspicus, Citellus 264  
 — pallidus, Citellus 263  
 — planicola, Citellus 264  
 — satunini, Citellus 264  
 — septentrionalis, Citellus 264, 265  
 «pygmaeus и suslicus», группа 257, 265  
 quatalensis, Citellus 143  
 — Protospermophilus 59, 143\*  
 rallii, Citellus relictus 200, 202, 203, 210  
 ramosus, Citellus dauricus 246  
 relictus, Citellus 15, 28, 61, 145, 161, 196, 197, 198, 199\*, 200\*, 201\*, 207—210, 262, 417  
 — — subsp.? 202, 203\*  
 — Citellus relictus 200, 202  
 — rallii, Citellus 200, 202, 203, 210  
 — relictus, Citellus 200, 202  
 rexroadensis, «Citellus» 53, 154  
 — Ictidomys 155\*  
 — Otospermophilus 59  
 «richardsonii», группа 162, 198  
 richardsonii, Citellus 66, 157, 198, 206, 207  
 — elegans, Citellus 206  
 — nevadensis, Citellus 206  
 ridgwayi, Citellus 151  
 — «Citellus» 50  
 — Sciurus 140  
 robusta, Marmota 336  
 — — himalayana 336, 337  
 rufescens, Citellus 304, 305  
 — — conf. 177  
 — Spermophilus 304  
 ruficaudus, Citellus columbianus 197  
 Rupestes, подрод 18, 40, 43, 70, 116, 124, 135, 137  
 satunini, Citellus pygmaeus 264  
 schaganensis, Marmota bobac 335, 340, 341, 342  
 schotwelli, Otospermophilus 52, 59, 150  
 sciurus, Csakvaromys 137  
 — Sciurotamias 54, 138\*  
 Sciuridae 18, 49, 63—70, 137, 142, 143  
 Sciurinae 11, 13, 15, 17, 18, 20—22, 24, 25, 28—30, 32, 34, 36, 38, 49, 65, 67, 70, 120, 124, 125, 135  
 Sciurini 64  
 Sciuroomorpha 44, 65  
 Sciurotamias 11, 14, 18, 40, 43, 57, 64\*, 70, 116, 124, 135, 137, 138\*  
 — подрод 40, 70, 135  
 — davidianus 136\*, 138\*  
 — (?) praecox 54  
 — sciurinus 54, 138\*  
 Sciurus 15, 16, 22, 32, 33, 36, 50, 51, 66, 67, 69, 137, 142, 330  
 — anomalus 33  
 — ridgwayi 140  
 — tephros 140

- vulgaris 27\*, 31\*, 35\*, 37\*, 345  
 selevini, Citellus erythrogegens 319  
 septentrionalis, Citellus pygmaeus 264, 265  
 «severskensis», рынна 230  
 severskensis, Citellus 54, 61, 221, 224, 225,  
 226, 229\*, 230, 232, 256, 265, 292  
 — — conf. 221, 230, 231, 265, 298  
 sibirica caliginosus, Marmota 391  
 — Marmota 37\*, 71, 83, 335, 343, 344, 358,  
 360, 361, 387, 388\*, 389\*, 390\*, 400—402,  
 415, 416, 434, 437  
 — sibirica 391  
 sibiricus, Eutamias 37\*, 73, 74, 79  
 — jacutensis, Tamias 128  
 — lineatus, Tamias 128  
 — orientalis, Tamias 128  
 — sibiricus, Tamias 128  
 — striatus, Tamias 128  
 — Tamias 19\*, 27\*, 31\*, 35\*, 126, 127\*, 131\*  
 — — sibiricus 128  
 siccus = alaschanicus, Citellus 210  
 Spermophilina 69  
 Spermophilopsis 44  
 — leptodactylus 15, 37\*  
 Spermophilus altaicus 304  
 — rufescens 304  
 spilosoma, Ictidomys 60, 155  
 spizziza, Cynomys 57, 59, 455  
 steinegeri, Citellus parryi 187  
 stramineus, Citellus undulatus 166, 201,  
 209  
 striatus, Tamias 42  
 — — sibiricus 128  
 superciliosus birulai, Citellus 55, 61, 299,  
 305, 308, 310, 311\*, 314, 315  
 superciliosus = birulai, Citellus 292  
 superciliosus, Citellus 278, 281, 292—294,  
 297, 298\*, 299, 301—307, 308\*, 309\*  
 — — subsp. 315  
 — — superciliosus 55, 299, 307, 314  
 superciliosus fulvoides, Citellus 55, 300,  
 312\*, 313\*  
 — aff. fulvoides, Citellus 300  
 «superciliosus—major», рынна 278  
 superciliosus superciliosus, Citellus 307,  
 314  
 suslicus boristhenicus, Citellus 216  
 — Citellus 19\*, 63, 74, 210, 212, 213\*, 214\*,  
 215, 219, 222, 224—226, 228, 230—232,  
 258—260  
 — — suslicus 216  
 — guttatus = averini, Citellus 216  
 — ognevi, Citellus 216  
 — suslicus, Citellus 216  
 — volynensis, Citellus 216  
 sviridenkoi, Citellus musicus 54, 61, 252,  
 253, 256, 257\*
- sibiricus 19\*, 27\*, 31\*, 35\*, 126, 127\*,  
 131\*  
 — — jacutensis 128  
 — — lineatus 128  
 — — orientalis 128  
 — — sibiricus 128  
 — — striatus 128  
 — striatus 42  
 — wimani 54, 126  
 Tamiasciurus 69  
 Tamiini 11, 13—15, 20, 21\*, 22—24, 28—30,  
 32—34, 36, 38, 40, 42, 43, 50, 52, 54,  
 57—59, 64, 65, 69, 70, 116, 121, 123\*, 124,  
 135, 137, 138, 140—142, 149, 156, 325  
 taylori, «Citellus» 60  
 — Ictidomys 59  
 tephros, Citellus 151  
 — Sciurus 140  
 — Otospermophilus 50, 58  
 tologoicus, Citellus 54, 242  
 tomanensis, Citellus 54, 245  
 — Marmota 57  
 towsendii artemisiae, Citellus 211  
 — canus, Citellus 211  
 — Citellus 210, 211  
 — idahoensis, Citellus 211  
 — mollis, Citellus 211  
 — vigilis, Citellus 211  
 tridecemlineatus, Ictidomys 17, 19\*, 154  
 tuitus, Citellus 59, 60, 196  
 — «Citellus» 154
- undulatus aldanensis, Citellus 164, 195  
 — brevirostris, Citellus 54, 164, 166, 167  
 — Citellus 16, 24, 27\*, 31\*, 35\*, 42, 75, 88,  
 161, 162, 163\*, 164, 165, 174, 176, 177,  
 179, 180, 182, 184, 185\*, 186, 196, 200,  
 207  
 — — undulatus 166  
 — eversmanni, Citellus 166, 167, 196  
 — intercedents, Citellus 166  
 — jacutensis, Citellus 166, 167  
 — menzbieri, Citellus 166, 183, 184  
 «undulatus—primigenius», рынна 183  
 undulatus stramineus, Citellus 166, 201,  
 209  
 — undulatus, Citellus 166  
 ungae, Citellus erythrogegens 319  
 «ungae, Citellus major» 308  
 Urocitellus, подрод 11, 15, 16, 20, 23, 24,  
 28, 32, 40, 42, 45, 49, 53, 54, 56, 57, 59,  
 60, 64—68, 70, 119, 154, 160, 161, 162,  
 164, 169, 174, 175, 177, 182—184, 185\*,  
 193, 195\*, 196, 197, 199, 200, 206, 207,  
 209, 242, 246, 304  
 — — aff. 198  
 — — conf. 54, 173, 175, 187
- vancouverensis, Marmota 432, 433, 434  
 variegatus, Otospermophilus 52, 148, 150  
 vaskovskii, Marmota camtschatica 55, 404,  
 405\*  
 vetus, Arctomyoides 328  
 — Cynomys 59, 62, 455  
 — Marmota 57, 59, 143, 331  
 vigilis, Citellus towsendii 211  
 volynensis, Citellus suslicus 216
- Tamias 11, 17, 32, 34, 40, 47\*, 50, 54, 64\*,  
 66, 68, 70, 114, 121, 124, 135, 138—141  
 — подрод 68, 70, 125, 134  
 — atheles 50, 58, 125  
 — laevidens 59  
 — nasutus 59  
 — orlovi 52, 126  
 — (?) orlovi 54

- vortmanni, Protospermophilus 58, 143  
 vulgaris, Sciurus 27\*, 31\*, 35\*, 37\*, 345  
 waschingtoni, Citellus 211  
 wilsoni, Otospermophilus 52, 59, 150  
 wimani, Tamias 54, 126  
 wyomingensis, Miospermophilus 58, 141
- Citellus 61, 201, 207, 212, 222, 232—235.  
     237, 238\*, 239\*, 245, 258, 262  
 — — xanthoprymnus 239  
 — xanthoprymnus, Citellus 239  
 Xerinae 11, 15, 18, 38, 44, 70  
 Xerospermophilus 18, 20, 22, 38, 44, 68—70.  
     117, 139, 142, 148, 151, 152
- xanthoprymnus arzniensis, Citellus 61, 239    zachidovi, Marmota menzbieri 418
-

## АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ

- Американские суслики, или земляные белки** 20, 22, 23, 33, 47\*, 50, 58, 59, 60, 61, 70, 82, 89, 121, 138, 149
- Беличьи** 62, 68
- Белка обыкновенная** 15, 27\*, 29, 31\*, 33, 35\*, 37\*, 38
- белка пальмовая** 17
- персидская 15, 38
- центральноамериканская, кольцевая-земляная 146
- бурундук** 14, 15, 16, 20, 22, 33, 36, 38, 39, 68, 73, 74, 79—81, 91, 120, 129, 130, 132—134, 153
- азиатский 19\*, 27\*, 31\*, 35\*, 37\*, 42, 57, 126, 127\*, 131\*
- древесный китайский 136\*
- североамериканский большой 42
- бурундуки** 22, 23, 28, 30, 34, 47\*, 48, 54, 58, 59, 61, 67, 70, 121
- китайские белкообразные 135, 138
- Луговые собачки** 14, 17, 27\*, 29, 31\*, 34, 35\*, 36, 47\*, 55, 56, 59, 62, 63, 65, 67, 69, 70, 121, 156, 452, 453\*, 455
- Наземные беличьи** 36, 38, 39, 40, 41\*, 42, 43, 47\*, 48, 56, 62—64, 120, 121, 123\*, 158\*, 454
- настоящие суслики** 54, 59, 62, 70, 121, 155, 197, 326\*
- Сурки** 15, 16, 20, 29, 30, 32—34, 36, 39, 42, 43, 47\*, 49, 54—58, 63, 68, 70, 72, 73, 88, 121, 156, 325, 326\*, 364, 393, 420, 452
- сурок альпийский** 42, 58, 72, 331, 400, 426, 427\*, 429
- — позднеплейстоценовый 429\*
- ванкуверский 433
- гималайский 332, 336, 340, 348
- горный западнокавказский 343, 344, 345
- длиннохвостый, или красный 16, 32, 33, 43, 71, 331, 390\*, 393, 434, 437\*, 438\*, 439—449
- желтобрюхий 449, 450\*
- камчатский позднеплейстоценовый 405\*
- — черношапочный 15, 16, 21\*, 30, 32, 38, 58, 71, 190, 351, 362, 390\*, 400, 402, 403\*, 405—415, 435, 437, 445
- «лемминговых фаун» 344, 345\*
- сурок лесной 42, 43, 331, 451
- Мензбира 43, 351, 390\*, 400, 406, 415, 416\*, 417\*, 418, 419\*, 420—426
- монгольский, или тарбаган 15, 16, 33, 37\*, 38, 71, 82—84, 89, 247, 354, 360, 367, 387, 388\*, 389\*, 390\*, 391—400
- олимпийский 433, 436\*
- седой 430, 431\*
- серый, или алтайский (горноазиатский) 15, 16, 30, 32, 34, 38, 71, 72, 84, 89, 335, 340, 351, 354, 356, 358\*, 359\*, 360—362, 363\*, 365—384, 386, 387, 390\*, 393, 438, 439
- степной, или байбак 27\*, 31\*, 35\*, 58, 72, 80, 90, 337, 338\*, 339\*, 340, 345—357, 367, 390\*, 392, 393, 445, 447
- степной позднеплейстоценовый 341\*
- суслик азиатский длиннохвостый, или Эверсмана** 28, 30, 31\*, 33, 35\*, 36, 39, 42, 67, 73, 75, 88, 90, 162, 163\*, 165\*, 169, 366
- айдахский крапчатый 211
- алашанский 162, 208, 209\*, 246
- американский длиннохвостый 184, 188, 189\*, 190, 192
- Бельдинга 207
- большой, или рыжеватый 15, 33, 36, 37\*, 38, 73, 75, 263, 281, 290, 291\*, 295
- вашингтонский крапчатый 211
- венгерский позднеплейстоценовый 219, 223\*
- вилланский длиннохвостый 173\*
- горный кавказский 249, 251\*, 253—255
- европейский 19\*, 73, 215, 219, 232, 233\*, 234—238, 258
- желтый, или суслик песчаник 27\*, 28, 30, 31\*, 33, 35\*, 36, 38, 44, 73, 75, 88, 263, 278, 279\*, 281, 282, 283\*, 285\*, 288, 289, 292, 454
- забайкальский, или даурский 19\*, 88, 232, 233, 235, 243, 244, 247, 248\*, 249, 399
- золотистый американский 19\*
- индигирский длиннохвостый 193
- колумбийский длиннохвостый 196, 197
- крапчатый 19\*, 33, 36, 38, 42, 73, 74, 212, 213\*, 214\*, 218, 219, 224, 229, 230—232, 237, 258, 260
- краснощекий 43, 90, 260, 292, 315, 316\*, 318
- малоазиатский 215, 233, 234, 237, 238\*, 239\*, 240, 246

- суслик малый 27\*, 31\*, 33, 35\*, 43, 63, 73,  
 74, 75, 78, 81, 82, 85—90, 120, 215, 233, 247,  
 250, 253—256, 257, 259, 260, 261\*, 262,  
 263, 268—276, 286, 323, 324, 325  
 — — древнекаспийский 265  
 — — жигулевский 266  
 — мексиканский 19\*  
 — ногайский длиннохвостый 178, 182  
 — позднелейстоценовый большой 297,  
 298\*, 299, 308\*, 309\*  
 — — — Бирули 311\*  
 — польский длиннохвостый 182  
 — пустынный американский 19\*  
 — Ричардсона 206  
 — среднерусский позднелейстоценовый  
 225, 229\*  
 — Товсенда 210  
 — тологойский 242, 243\*  
 — тонкопалый 15, 36, 37\*, 38, 39  
 — тринадцатиполосый 19\*  
 — Тяньшанский, или реликтовый 15, 16,  
 29, 30, 33, 36, 38, 39, 198, 199\*, 200\*,  
 201\*, 203\*, 206, 209  
 — Ютасский 207  
 суслики 14, 15, 16, 30, 32, 33, 36, 39, 42,  
 43, 47\*, 49, 54, 56, 60, 61—63, 65, 67,  
 69, 73, 74, 75, 88, 89, 90  
 суслики длиннохвостые 160  
 — пустынно-степные 276

## О Г Л А В Л Е Н И Е

	Стр.
Предисловие . . . . .	3
Систематический указатель . . . . .	9
 Введение . . . . .	 11
Некоторые особенности образа жизни наземных беличьих . . . . .	11
Краткий сравнительно-морфологический очерк (внешнее строение, скелет) . . . . .	14
Краткий очерк географического распространения наземных беличьих . . . . .	39
Положение в системе и эволюция . . . . .	44
Краткая история классификации и современная система . . . . .	65
Практическое значение наземных беличьих, обитающих в Советском Союзе . . . . .	71
Литература . . . . .	91
 Систематическая часть . . . . .	 116
Подсемейство Marmotinae . . . . .	120
Триба Tamini . . . . .	121
Род Tamias . . . . .	124
Подрод Eutamias . . . . .	125
Подрод Tamias . . . . .	134
Род Sciurotamias . . . . .	135
Подрод Sciurotamias . . . . .	135
Подрод Rupestes . . . . .	137
† Подрод Csakvaromys . . . . .	137
Триба Otospermophilini . . . . .	138
† Род Miospermophilus . . . . .	141
† Род Protospermophilus . . . . .	142
† Род Paenemarmota . . . . .	144
Род Otospermophilus . . . . .	145
† Подрод Pliocitellus . . . . .	147
† Подрод Pliocitelloides . . . . .	148
Подрод Otospermophilus . . . . .	150
Подрод Callospermophilus . . . . .	150
Род Xerospermophilus . . . . .	151
Род Ammospermophilus . . . . .	152
Род Ictidomys . . . . .	153
Подрод Ictidomys . . . . .	154
Подрод Poliocitellus . . . . .	155
Триба Citellini . . . . .	155
† Род Paracitellus . . . . .	157
Род Citellus . . . . .	160
Подрод Uroditellus . . . . .	160
Подрод Citellus . . . . .	197
Подрод Colobotis . . . . .	276
Триба Marmotini . . . . .	325
† Род Palaearctomys . . . . .	328
† Род Arctomyoides . . . . .	329
Род Marmota . . . . .	330
Триба Synomyini . . . . .	452
Род Synomys . . . . .	454
Подрод Synomys . . . . .	454
Подрод Leucocrossomys . . . . .	455
Алфавитный указатель латинских названий . . . . .	456
Алфавитный указатель русских названий . . . . .	465

*Игорь Михайлович Громов,  
Дмитрий Иванович Бибиков, Николай Иванович Калабухов,  
Марина Николаевна Мейер*

**Наземные беличьи**

**Фауна СССР, Млекопитающие, т. III, в. 2**

*Утверждено к печати Зоологическим институтом  
Академии наук СССР*

Технический редактор *А. В. Смирнова*

Корректор *О. И. Иващенко*

Сдано в набор 23/VI 1965 г. Подписано к печати 30/XI 1965 г. РИСО АН СССР № 3—109 В. Формат бумаги 70×108<sup>1/16</sup>. Бум. л. 14<sup>9/16</sup>. Печ. л. 29<sup>1/4</sup>=40.95 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 41.07. Изд. № 2506. Тип. зак. № 346. М-29971. Тираж 1600.

*Цена 3 р. 07 к.*

Ленинградское отделение издательства «Наука»  
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

---

1-я тип. издательства «Наука», Ленинград, В-34,  
9 линия, д. 12