

**МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РФ
ФГБОУ ВО ИРКУТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ имени А. А. Ежевского**

На правах рукописи



ГОНЧАРОВ ДЕНИС ОЛЕГОВИЧ

**ЭКОЛОГИЯ ДЛИННОХВОСТОГО СУСЛИКА *SPERMOPHILUS
UNDULATUS* (PALLAS 1778) В ВЕРХНЕМ ПРИАНГАРЬЕ**

1.5.15. Экология (биологические науки)

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
профессор В. О. Саловаров

Иркутск – 2023

Оглавление

Введение.....	4
Глава 1 Обзор литературы.....	8
Глава 2 Материал и методика.....	21
2.1 Район и время проведения исследований.....	21
2.2 Технические средства, используемые при наблюдениях и проведении экспериментов	23
2.3 Оценка распространения и численности в Верхнем Приангарье	23
2.2 Изучение поведения.....	24
2.3 Изучение фенологических аспектов поведения	24
2.4 Изучение акустической сигнализации.....	25
2.5 Изучение строения нор.....	26
2.6 Особенности местообитаний	28
2.7 Статистическая обработка полученных данных.....	28
2.8 Влияние факторов среды.....	29
2.9 Термины и допущения.....	30
Глава 3 Физико-географическая характеристика района работ.....	31
3.1 Рельеф.....	31
3.2 Гидрография	33
3.3 Почвы	34
3.4 Климат	36
3.5 Животный мир.....	40
3.6 Растительность	43
Глава 4 Структура населения <i>S. undulatus</i> в Верхнем Приангарье.....	48
4.1 Особенности распространения	48
4.1.1 История распространения на территории Иркутской области	48
4.2 Сезонная динамика плотности населения <i>S. undulatus</i>	55
4.3 Плотность населения	58
4.4. Связь плотности населения с площадью, занимаемой поселениями	61
Глава 5 Черты биологии <i>S. undulatus</i> в Верхнем Приангарье	67

5.1 Сезонная активность.....	67
5.2 Суточная активность	87
5.3 Репродуктивное поведение	93
5.4 Акустическая сигнализация.....	105
5.5 Строение и размеры нор.....	111
5.6. Характеристика местообитаний	133
5.7 Факторы среды	137
Выводы.....	150
Список литературы	152
Приложение А	181

Введение

Актуальность исследования. Длиннохвостый суслик *Spermophilus undulatus* (Pallas, 1778) традиционно считался вредителем сельского хозяйства. К настоящему времени установлено, что суслики являются ключевыми элементами степных и лесостепных экосистем, играющими важную роль в устойчивом функционировании этих биоценозов, что требует определенного внимания к охране этой группы животных (Power, Tilman, Estes, 1996; Kotliar, 2000). Для Верхнего Приангарья *S. undulatus*, занимая особое положение в трофических связях и выполняя средообразующие функции, без сомнения, является связующим видом (Межова, Фрисман, 1984; Бадмаев, 2007; Холин, 2013; Гончаров, Неустроева, 2017), который составляет основу рациона хищных животных, в том числе и редких, таких как: *Mustela eversmanii* (Lesson, 1827), *Aquila heliaca* (Savigny, 1809), *A. nipalensis* (Hodgson, 1833), *A. clanga* (Pallas, 1811), *Falco cherrug* (Gray, 1834) (Фефелов, 1997; Рябцев, 1997, 2015, 2016; Смирнов, Минаков, 2005). Излюбленные станции *S. undulatus* повсеместно схожи (пастбища, обочины автодорог, заливные луга, возделываемые поля), что свидетельствует о постоянном контакте вида с человеком и его сферами деятельности. Понимание изменений экологии и поведения *S. undulatus* под воздействием человеческой деятельности позволяет решать природоохранные и фундаментальные биологические задачи.

Вид является хозяином кровососущих членистоногих, переносчиков возбудителя чумы в ряде очагов Центральной Азии (Крюков, 1984; Вержуцкий, 1999), что, соответственно, требует особого внимания к изменениям его численности и территориального распределения. Актуальной в случае эпизоотий может оказаться информация о сезонной и суточной активности *S. undulatus*, обитающего на территории Верхнего Приангарья.

В СССР вид относили к промысловым. Наивысший уровень добычи всех видов сусликов на территории РСФСР наблюдался в 50-х, 60-х годах

прошлого столетия, когда заготавливали до 370 тыс. шкурок в год (Дежкин и др., 1978). Следует указать, что суслик остаётся и в настоящее время резервным объектом охоты.

Понимание причин динамики численности, пространственного распределения и смещения фенофаз в жизненном цикле *S. undulatus* остается актуальным для решения фундаментальных и практических экологических задач.

Цель работы – выявить основные характеристики экологии *S. undulatus* в условиях Верхнего Приангарья.

В процессе выполнения работы решались следующие **задачи**:

1. Охарактеризовать пространственные особенности распределения *S. undulatus* на территории исследования;
2. Оценить динамику численности *S. undulatus* за последнее столетие;
3. Описать фенологию, суточную активность, устройство убежищ, акустические сигналы *S. undulatus*;
4. Выявить ведущие факторы среды, определяющие основные особенности биологии вида в Верхнем Приангарье.

Положения, выносимые на защиту:

1. Численность *S. undulatus* в Верхнем Приангарье на протяжении последнего столетия незначительно варьировала, в целом оставалась стабильной. К началу 20-х гг XXI в. отмечена тенденция к ее очередному росту, не выходящая за пределы многолетних колебаний.

2. К определяющим факторам сезонной динамики численности относятся погодные условия и интенсивность антропогенной нагрузки в местах обитания *S. undulatus*. Наибольшее влияние на численность оказывают глубина снежного покрова, влагообеспеченность, температура, ведение пастбищного скотоводства, а на территориальное размещение – распашка и антропогенная трансформация земель.

Научная новизна работы. Впервые для Верхнего Приангарья исследованы циклы сезонной и суточной активности в естественных условиях обитания *S. undulatus* и дана ретроспективная оценка численности, описаны причины ее динамики. Дополнены и статистически подтверждены данные о влиянии биотических и абиотических факторов на жизнедеятельность отдельных особей и семей *S. undulatus*. Получены первые данные о формах акустической сигнализации *S. undulatus* Верхнего Приангарья.

Практическая значимость. Материалы диссертации используют в учебном процессе в Иркутском государственном аграрном университете им. А.А. Ежевского при проведении занятий по биологии зверей, экологии животных и на учебно-полевых практиках. Полученные данные могут быть полезны для исследований, проводимых ФКУЗ Иркутского научно-исследовательского противочумного института Роспотребнадзора в рамках контроля состояния популяций *S. undulatus*, как переносчика возбудителей особо опасных инфекций. Результаты исследований дают дополнительные возможности при разработке и внедрении мероприятий по оценке состояния, сохранения и управления степными экосистемами, при прогнозировании реагирования фауны на глобальные и локальные изменения климата и ландшафтов.

Личный вклад. При решении задач научного исследования, автор, следуя разработанной программе и, соблюдая методологию его проведения, самостоятельно выполнил работы по сбору полевого материала, камеральной и статистической обработке данных. В ходе написания диссертации осуществлён анализ собранного материала, по результатам которого проведено обобщение данных исследований, обозначены научные положения, выявлены основные закономерности и сделаны выводы. Результаты опубликованы в научных трудах с участием автора до 90 %.

Апробация работы. Основные результаты исследований представлены на международных, региональных и вузовских конференциях: международной научно-практической конференции «Климат, экология,

сельское хозяйство Евразии» (Иркутск, 2016); региональной научно-практической конференции молодых ученых (Иркутск, 2016); всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Проблемы и перспективы устойчивого развития агропромышленного комплекса» (Иркутск, 2020); международной научно-практической конференции, посвященной 60-летию учебно-опытного охотничьего хозяйства «Голоустное» имени О.В. Жарова в рамках X международной научно-практической конференции «Климат, экология, сельское хозяйство Евразии» (Иркутск, 2021); международной научно-практической конференция «Наука и образование: опыт, проблемы, перспективы развития» (Красноярск, 2021); международной научно-практической конференции, посвященной году науки и технологий Российской Федерации, 100-летию Республики Коми, (Сыктывкар, 2021); международной научно-практической конференции, посвященной сохранению разнообразия животных и охотничьему хозяйству России (Москва, 2021).

Публикации. Основные положения диссертации опубликованы в 17 работах, входящих в перечень РИНЦ, в том числе 8 статей в журналах в ведущих рецензируемых научных журналах из списка ВАК, из которых одна статья индексируется Web of Science.

Структура и объем работы. Диссертационная работа состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы, одного приложения. Список цитируемой литературы включает 250 источников, из которых 17 на иностранных языках. Диссертационная работа изложена на 183 страницах машинописного текста, содержит 40 рисунков, 27 таблиц.

Благодарности. Автор благодарен научному руководителю д.б.н., профессору В.О. Саловарову, а также специалистам за полезные замечания и комментарии к работе: к.б.н. Д.В. Кузнецовой, д.б.н. Д.Б. Вержуцкому, к.б.н. А.В. Холину, к.б.н. И.В. Аникиенко, к.б.н. Г.В. Чудновской, к.б.н. О.П. Виньковской, А.А. Лузан.

Глава 1. Обзор литературы

Изучение рода сусликов *Spermophilus* F. Cuvier, 1825 (= *Citellus* Oken, 1816) ведется достаточно продолжительное время. Первое описание о длиннохвостом суслике (*Mus Citellus varietates undulata*) сделал П.С. Паллас (Pallas, 1778), но до сих пор этот род требует пересмотра классификации (Pavlinov, Lissovsky, 2012). В советское время систематическим положением длиннохвостого суслика занимались В.Г. Гептнер (1936), С.И. Огнев (1947), которые в первой половине двадцатого века относили его к роду *Citellus* Oken, 1816. Позже, сопоставив все известные на тот момент научные труды своих коллег, И.М. Громов (1965) составил свою систему рода сусликов, в которой он также утверждал, что в качестве основного родового названия длиннохвостого суслика нужно считать *Citellus* Oken, 1816, а видового – *Citellus undulatus* Pall. (1778).

Ранее зарубежными зоологами была пересмотрена систематика многих видов, и было рекомендовано изменить родовое название *Citellus* Oken, 1816 на *Spermophilus* F. Cuvier, 1825 (Hershovitz, 1949). В 1956 г. название *Citellus undulatus* Pall. (1778) было принято в Международном кодексе по зоологической номенклатуре (Helgen, 2009). Таксономическую принадлежность не раз обсуждали за рубежом, в том числе с использованием молекулярных методов, и название этого рода оставили неизменным Wilson et al.; Helgen, 2009). Однако в России до 2000-х гг. в научной литературе употреблялось и старое родовое название *Citellus* Oken, 1816 (Громов и др.; Соколов, 1977; Попков, 1985; Громов, Ербаева, 1995; Динец, Ротшильд, 1998; Литвинов, 2000). После выхода книги «Систематика млекопитающих СССР» (Павлинов, Россолимо, 1998) отечественные ученые постепенно стали применять родовое название *Spermophilus*, которое с начала 2000-х гг. прочно закрепилось и используется до настоящего времени (Павлинов, 2002; Кораблев и др., 2003; Минаков и др., 2005; Вержуцкий, 2005; Машкин, 2007; Бадмаев, 2007). Несмотря на очередной пересмотр систематического

положения длиннохвостого суслика и отнесения его к роду *Urocitellus* Obolensky, 1927 (Павлинов, 2012), российские исследователи продолжают использовать общепринятое мировое видовое название – *Spermophilus undulatus* Pallas 1778, отраженное также в книге «Mammal Species of the World» (Wilson et al., 2012; Комарова и др., 2014; Гончаров и др., 2016). М.В. Цвирка и В.П. Кораблев (2012) имеют свежие работы по генетической изменчивости вида, результаты которых говорят о том, что *S. undulatus* находится в процессе видообразования.

Современный ареал длиннохвостого суслика в России, основанный на последних данных, изложен в трудах И.Я. Павлинова (2012) и В.И. Машкина (2007). Они объединили данные других авторов по Прибайкальско-Монгольскому региону, по территориям от Красноярска до Юго-Восточного Забайкалья, по местам Приамурья, что находятся западнее Буреи. В работы также включены сведения по распространению северных изолятов в Якутии (Pavlinov, Lissovsky 2012).

По детальному пространственному распределению *S. undulatus* на территории Сибири имеются публикации: Б.С. Юдина (1979), описывающего ареал этого вида на Алтае; И.А. Минакова (2005), описавшего юг Хакасии и юг Красноярского края на предмет распространения *S. undulatus*; Н.И. Литвинова (2000) и О.Н. Межовой (1984) с работами по Иркутской области; Ю.Г. Швецова (1977), представившего распределение поселений по Байкальской котловине; Б.Б. Бадмаева (2007) – по Западному Забайкалью. Свежие работы по данному направлению принадлежат А.В. Холину, Д.Б. Вержуцкому, В.В. Попову, А.В. Чабовскому. Они достаточно подробно охарактеризовали распространение *S. undulatus* в Юго-Западной Тыве и Предбайкалье (Холин, Вержуцкий, 2012; Чабовский и др., 2014; Холин и др., 2020). Во всех вышеперечисленных исследованиях сделано заключение о мозаичности распределения сусликов по занимаемой территории.

При описании местообитаний длиннохвостого суслика С.И. Огнев (1947) выделяет следующие группы стадий: степи, пашни, луга, лощины,

песчаные валы, опушки, окраины болот, вырубки. Несколько позже, обобщенную характеристику станций приводит И.М. Громов (1965), уточняя и детализируя список, приведенный С.И. Огневым (1947). И.В. Бояркин (1984) выделил характерные станции длиннохвостого суслика у подножия хребта Танну-Ола: злаково-полынные степи, злаково-полынно-караганниковые степи, каменистые степи, полынно-лапчатковые степи. В.Е. Флинт (1977) в Баргойских степях Бурятии отметил, что наиболее мощные поселения приходятся на шлейфы хребтов, речные долины, и участки вдоль дорог. Р.Т. Мантурова (1977) в западных частях Заганского хребта и Тугнуйской котловины выделила следующие станции суслика: житняково-ковыльные степные ассоциации, разнотравно-злаковые, типчаковые, поля с сельскохозяйственными культурами. В.Н. Винокуров (1982) причисляет к местообитаниям длиннохвостого суслика в Якутии лесную зону. Б.Б. Бадмаев (2007) для Западного Забайкалья выделяет приуроченность поселений суслика к бассейнам крупных рек, пологим формам рельефа, террасам, бортикам эрозионных канав и оврагов с временными водотоками, также он отмечает тяготение зверьков к лугово-степным биотопам с большими запасами кормовых растений. И.А. Минаков (2005), проводивший исследования в Красноярском крае и Хакасии, разделяет фитоценозы поселений длиннохвостого суслика на ковыльно-разнотравные и панцерно-тимьяновые, типчаково-тонконоговые, пырейно-костеро-вые, люцерно-подорожниковые, а также семь вариантов луговых растительных сообществ. При описании местообитаний длиннохвостого суслика на Алтае было показано, что выбор мест поселений сусликов может быть определен скорее защитой от хищников и условиями для роющей деятельности, чем наличием пищи и структурой фитоценоза (Rícanková, Fric, Chlachula et al., 2006).

Для Байкальской Сибири подробных характеристик в научных статьях нами не обнаружено. Публикации Д.Б. Вержуцкого и А.В. Холина (2011, 2012) в большей степени характеризуют распространение суслика по Прибайкалью в рамках его типичных местообитаний без подробного описания таковых.

В 1977 г. В.Е. Флинт (1977), при характеристике пространственной организации длиннохвостого суслика в горной степи, отнес популяции к инсулярному типу. И.А. Шилов и С.А. Шилова (1979, 1982, 2004) долгие годы занимались чертами пространственно-этологической структуры популяции длиннохвостого суслика, динамикой его социальных взаимоотношений на протяжении сезона. Ими показана строгая иерархическая система в поселениях, четко формирующаяся после выхода молодежи на поверхность. В северо-южной части Техаса и южно-центральной части Оклахомы наблюдения вели за индивидуальным поведением тринадцатиполосого суслика *Spermophilus tridecemlineatus* (Mitchill, 1821), в результате чего выявили, что вид мало социален, и его поведение меняется в течении года (Wistrand, 1974). I.J. Mclean при изучении поведения беренгийского суслика *Spermophilus parryii* (Richardson, 1825) установил наличие взаимовыгодных связей среди самок в защите молодых особей как от хищников, так и от самцов (McLean, 1982).

В Сибири активным изучением популяций суслика с начала 80-х гг. занимались В.А. Ткаченко, Г.Б. Зонов, Д.Б. Вержуцкий, В.В. Попов. В.А. Ткаченко (1985) определил в структуре популяции *S. undulatus* в Юго-Западной Туве «ядро» и «периферию». Исследователь охарактеризовал «ядро» как комплекс поселений с относительно постоянной плотностью взрослых зверьков, с большой их интенсивностью размножения, распространенный на наиболее благоприятных станциях. «Периферия» представляется совокупностью поселений, в основном молодых зверьков, в менее благоприятных станциях для вида. Численность в данной структуре может колебаться в зависимости от года в пределах от 0 до 20 зверьков на гектар, а миграция выражена в большей степени, по сравнению с «ядром» (Ткаченко, 1985).

Г.Б. Зонов (1988) с коллегами к концу 80-х гг. детально охарактеризовал главные функциональные внутривидовые группировки длиннохвостого суслика – «ядра» популяции и «периферийные» группировки.

В «периферийных» группировках авторами выделены свои «ядра», занимающие участки площадью от 2 до 20 га, которые носят сезонный характер и состоят, в основном, из агрегации самок. Их роль – обеспечить более высокий репродуктивный успех при депрессиях численности. После расселения молодых особей, данные агрегации распадаются. В 1990 г. вышеупомянутая группа исследователей развернуто обрисовала формирование во внутривидовой организации длиннохвостого суслика агрегаций близкородственных самок, которая происходит в сезон брачного периода и служит для стабилизации популяционных процессов. Выживаемость и рождаемость молодняка сусликов в таких репродуктивных группировках заметно выше (Вержуцкий и др., 1990). Подобное исследование проводили D.A. Voag, J.O. Murie (1981), J.W. King (1989) с самками колумбийского суслика *Urocitellus columbianus* Ord, 1815, выяснив, что размножающиеся самки гнездятся равномерно рядом со своим родовым участком.

В 1998 г. Д.Б. Вержуцким (1999) описана структура поселений длиннохвостого суслика в Юго-Западной Туве, он разделил ее на пространственную и функциональную. Наименьшей группировкой в пространственной популяции суслика является парцелла – это элементарные поселения с численностью особей от 1 до 12 особей и плотностью нор от 30 до 120 на 0,1 га существуют 2-3 года. Следующие по величине группировки, «дем» – это поселения, состоящие из 30–80 особей на площади 2-5 га, в независимости от высотного пояса и удаления от наиболее стабильных поселений, могут существовать до 5-6 лет. Самую крупную группировку называют «мерус», состоит из 3-10 «демов» и насчитывает в среднем 100-300 особей до выхода молодняка, занимает площадь в 20-30 га, ее существование наиболее стабильно и может длиться 10-12 лет. «Ядра» популяции относят к функциональной структуре поселений – это не что иное, как слияние рядом расположенных «мерусов». Площадь таких «ядер» – до нескольких сотен гектаров, они еще более стабильны и обладают довольно высокой плотностью

населения. Популяция в Юго-Западной Туве представляет собой совокупность от 1 до 5 таких ядер (Вержуцкий, 1999).

Последующие работы вышеупомянутые авторы посвящали также пространственно-функциональной структуре популяций *S. undulatus* в условиях энзоотичной территории Тувинского очага (Вержуцкий, Зонов, Попов 1990; Вержуцкий, 2004; Холин, Вержуцкий, 2009; Холин и др., 2020).

Из последних крупных обобщений по теме пространственной структуры популяции в Южной Сибири можно выделить труд В.А. Ткаченко (2010), в котором определена схема популяционного деления, выделены группы и комплексы популяций сусликов в Республике Тыва (Ткаченко, 2010). А также диссертационную работу А.В. Холина (2013), одним из результатов которой стали выводы о том, что пространственная организация населения длиннохвостого суслика в Предбайкалье чаще представлена парцеллярными группировками и демами, мерусы единичны, а элементарные поселения длиннохвостого суслика в Предбайкалье характеризуются значительно меньшей площадью.

Оценка численности длиннохвостого суслика плотно пересекается с изучением структуры популяции. Однако, если структуру популяции длиннохвостого суслика в Сибири подробно стали изучать только с конца 70-х гг., то сведения о методах учета численности и самой численности стали появляться раньше. В 1935 г. М.Д. Зверев и И.Г. Краснов (1935) описали новый способ учета суслика – площадочный. Использование данного метода на практике подтвердило его высокую эффективность.

В 1936 г. М.Д. Зверев (1936) привёл сведения о плотности заселения длиннохвостым сусликом территории Сибири по районам, из исследованных 1651256 га заселёнными были определены 581214 га. Н.Т. Быков и А.В. Коротаяева (1949) отмечали в Северо-Западной Монголии до 1000 особей на км², также исследователи указывают, что численность и плотность зависит от занимаемых стадий. Ю.Г. Швецов и А.А. Московский (1958) сообщали данные о численности длиннохвостого суслика в Юго-Западном Забайкалье,

по их данным наибольшая плотность зверька за 1956–1958 гг. отмечена в долинах реки Селенги, от 4–5 до 10–12 особей на га, в долине Чикоя и его притока – 3–4 зверька на га, вне долин рек плотность составляла 6–7 сусликов на га. М.П. Тарасов (1958) указывал на максимальную плотность длиннохвостого суслика в 15–20 особей на га в пределах южной границы ареала и также подчёркивали корреляцию показателей площади и особенностей занимаемых станций. И.П. Бром (1968) в 1964 г. на базе совхоза «Целинный» в Иркутской области определял среднюю плотность зверьков в 10 особей на га, а максимальную – 32 зверька на га. В.В. Шкилев (1968) приводил данные о плотности суслика в очагах чумы Южного Хангая за 1956 г., максимальная плотность составляла 48,5 особей на га на стойбищах, в других местах колебалась от 12 до 36 зверьков на га. В.В. Кириллов и В.А. Кириличева (1969), при проведении дезинфекции нор суслика в 1966 г. в Горном Алтае и Туве, сообщали о плотности на остепненных участках до 40–45 особей на га. Г.И. Васильев, И.Ф. Жовтый (1974), при наблюдении за условиями перезимовки длиннохвостого суслика в окрестностях посёлка Жемчуг Республики Бурятия, отмечали максимальную плотность 50–55 особей на га в период 1969–1972 гг. Н.И. Литвинов (2000) оценивал плотность длиннохвостого суслика на острове Ольхон в 1960 г. в 36–40 особей на га. Б.Б. Бадмаев (2007) в своей монографии также подробно представил данные о численности длиннохвостого суслика в Западном Забайкалье. В 2012 г. И.А. Минаков, М.Н. Смирнов (2012) привели показатели численности *S. undulatus* в Красноярском крае и Хакасии. Выяснили, что средняя плотность населения на пригодных для обитания мест зверьков от 0,3 до 0,6 особей/га, в ограниченных участках плотность достигала 10 и даже 35 особей/га. Установлены суммарные ресурсы вида в Красноярском крае – около 3 млн, в Хакасии – около 1 млн особей (Минаков, Смирнов, Никитенко, 2005). Относительно Приангарья и Бурятии А.В. Холин и Д.Б. Вержуцкий (2020) в 2020 г. отметили незначительное заселение подходящих для *S. undulatus* территорий. Зверьки в основном обживают сельскохозяйственные угодья и

реликтовые степи, плотность поселений в различных районах Предбайкалья может варьировать от <1 до >10 особей/га.

Суслики являются животными достаточно неприхотливыми в выборе пищи. К.А. Казанский (1932), проводивший исследования в Кабанском районе Республики Бурятия, Нукутском районе Иркутской области, отмечал их всеядность. Основой пищи служили различные степные и луговые растения, культурные растения (хлебные злаки, картофель, огурцы, морковь, репа, турнепс и т.д.), а также животная пища. Также К.А. Казанский выделял единичные случаи нахождения в норах запасов на зиму и случаи «вынужденной спячки» в летний период из-за недостатка кормов. А.С. Фетисов (1936), в результате исследований сусликов, обитающих в Западном Забайкалье, в частности в Баргойских степях, пришел к выводам, что основу питания грызунов составляют растительные корма, а животные корма употребляются в ограниченном количестве. Кроме того, он отмечает, что суслики употребляют в пищу некоторые виды растений, являющиеся ядовитыми для домашних животных, к таковым относятся представители семейств лютиковые (*Ranunculaceae*), губоцветные (*Lamiaceae*), вьюнковые (*Convolvulaceae*). Кормовая база зверьков складывается, в основном, из тех видов растений, которые находятся в месте его обитания.

М.П. Тарасов (1958) определил для *S. undulatus*, обитающего на южной части ареала, следующие группы кормов: зелёные, семена, корни и сухие стебли, насекомые (жуки и саранчовые). П.А. Обухов (1969) с 1966 по 1968 гг. отмечает зависимость кормовой базы от местообитаний сусликов и сроков вегетации растений. Так, весной животные поедают в основном подземные части и прикорневые почки, летом – траву, бутоны, цветки, семена, животную пищу, процент которой снижается к осени. В осеннее время в рационе надземные и подземные части растений преобладают над животной пищей.

В.Н. Винокуров и А.К. Архименко (1982) отметили сезонную изменчивость питания длиннохвостого суслика в Якутии – в апреле зверьки питались побегами прошлогодней полыни и корнями злаковых. Позднее

суслики охотно поедали свежую зелень, в это время в желудках добытых животных находили пырей, мятлики, лапчатки. В начале летнего периода желудки сусликов чаще наполнены злаковыми, цветками прострела и одуванчика, а защёчные мешки вегетативными частями злаковых, полыней, тысячелистника, осок, щавелей, одуванчиков, ягодами смородины. В это время поедается и животная пища: кобылки, жуки и их личинки, бабочки и их гусеницы, птенцы, мышевидные грызуны. К концу лета все больше в рационе преобладают семена, помимо этого встречаются плоды, грибы, доля животных кормов снижается. Осенью интенсивно поедается якутская полынь.

В Западном Забайкалье также отмечены сезонные изменения в соотношении растительных и животных кормов, а также в кормовых предпочтениях зверька в связи с широтным и высотным распределением. Согласно исследованиям М.Д. Зверева (1936), К. Плятер-Плохоцкого (1934), М.Н. Смирнова, И.А. Минакова (2011), в рацион длиннохвостого суслика входят виды растений таких семейств, как бобовые (*Fabaceae*), злаковые (*Poaceae*), сложноцветные (*Asteraceae*), луковые (*Alliaceae*), розоцветные (*Rosaceae*), подорожниковые (*Plantagiaceae*), лютиковые (*Ranunculaceae*), осоковые (*Cyperaceae*), крестоцветные (*Brassicaceae*) и губоцветные (*Lamiaceae*). Животные корма представлены различными жуками, саранчовыми, реже двукрылыми, мышинными, отмечен каннибализм

Сезонная изменчивость ярко выражена. Весной зверьки употребляют подземные части растений и животные корма, летом и осенью преобладают растительные корма. Размеры широтного распространения вида указывают на большие адаптивные возможности вида к кормовым объектам (Бадмаев, 2007).

Изучением объектов питания *S. undulatus* в Красноярском крае и Хакасии занимались И.А. Минаков и М.Н. Смирнов (2005). Суслики, обитающие близ озера Фыркал, с конца апреля до начала июня (до массовой вегетации трав), наряду с молодыми побегами, изредка выкапывали и поедали корни растений, в рационе встречались остатки насекомых (жесткокрылых и саранчовых). К середине летнего периода доля животных кормов возрастала.

В районе озера Итколь авторами был выявлен видовой состав растений, входящих в рацион местных сусликов. В июне-августе на этом же месте в желудках отловленных взрослых сусликов преобладали только растительные корма, а у молодых особей – животный корм. Полевые наблюдения на острове Татышев показали, что основу летнего питания сусликов составляли растения 52 видов из 20 семейств. Наибольшая доля в питании была представлена злаковыми (*Poaceae*) – 19,2 %, бобовыми (*Fabaceae*) – 15,4 %, розоцветными (*Rosaceae*) – 11,5 %, лютиковыми (*Ranunculaceae*) – 7,7 %, сложноцветными (*Asteraceae*) – 5,8 %. Авторами также определена последовательность в поедании отдельных частей растений – листья, семена, цветы, корни, стебли. При высокой антропогенной нагрузке авторы отмечают за сусликами способность подбирать объедки овощей, фруктов, булочных и мясных изделий.

Биологию размножения *S. undulatus* для Кабанского района республики Бурятия и Аларского района Иркутской области описывал К.А. Казанский (1932) в 1932 г. После трех лет наблюдений за зверьком, автор отмечает, что начало гона приходится на первые числа апреля, практически сразу после выхода зверьков из спячки, однако процесс массового спаривания происходит в первой декаде мая. Период беременности в колониях растянут из-за неравномерного выхода зверьков из спячки. Чаще встречались самки с 4-7 зародышами, беременность длится 28-30 дней. Самки кормят детёнышей молоком всегда в норе на протяжении 10-12 дней, через три недели суслики становятся самостоятельными и начинают расселяться. К.А. Плятер-Плохоцкий (1934) в 1934 г. описывал характерные формы поведения для якутского *S. undulatus* в брачный период следующим образом – самцы тёрлись боком о самку, ходили вокруг нее на вытянутых лапах, хвост при этом распушен. М.Д. Зверев (1935, 1936) выяснил, что длиннохвостые суслики, по сравнению с другими видами, активны в среднем на месяц дольше, поэтому большинство сеголетков успевают развиться до репродуктивного статуса.

М.П. Тарасов (1958) приводил сведения о размножении длиннохвостого суслика, обитающего на южной границе ареала. Автор определил сроки гона, плодовитость, зависимость репродуктивного статуса зверьков от их размеров, сроки беременности и выхода из нор молодых зверьков. В.Н. Винокуров и А.К. Архименко (1982) провели исследования фенологии размножения якутского длиннохвостого суслика в сравнении с другими популяциями, указав сроки гона, беременности, рождения молодых.

Б.Б. Бадмаев (2007), помимо основных аспектов размножения *S. undulatus*, в своей работе рассказывает о сезонных изменениях генеративных органов самцов, подробно описывает маркировочное поведение и взаимоотношение особей в брачный период, детально рассматривает рождение и развитие детёнышей.

В рамках работы противочумной службы выполнено изучение экологии длиннохвостого суслика, применимое к познанию инфекционных заболеваний. Довольно активно в научно-исследовательском направлении работала Читинская бактериологическая лаборатория Министерства внутренних дел. Целый ряд исследований проводил ее руководитель И.С. Дудченко (1909, 1910, 1914, 1915). Особое внимание он посвятил анализу чумных вспышек в Забайкалье, им сделан совершенно обоснованный вывод о том, что возбудитель чумы переносится блохами, которые паразитируют на тарбаганах, а передача чумы при бубонной форме в большинстве случаев осуществляется посредством сосущих кровь блох, вшей, в результате чего первоочередной должна быть борьба с блохами (Блохина, 2012). В 1927 г. в Забайкалье профессор А.М. Скородумов, проведя обследование суслика на предмет его способности быть переносчиком чумы, подтвердил их неустойчивость к заболеванию бубонной чумы от паразитов (Сибирский, 1927). В 1949 г. Н.Т. Быков и А.В. Коротаева (1949) изложили результаты работ по восприимчивости длиннохвостого суслика к чумной инфекции и его эпизоотии. А.Ф. Пинигин (1954) доказал высокую восприимчивость длиннохвостого суслика к бруцеллезной инфекции овечьего типа. О.Ф.

Паулер и В.Е. Мамаев (1954) наблюдали за температурой сусличьего гнезда с целью изучения среды обитания блох, и выяснили, что центр жилого гнезда наиболее благоприятен для развития блох. Э.И. Клец (1957) доказал, что, находясь в спячке, суслики малочувствительны к заражению, для зверьков характерны сезонные изменения восприимчивости. Плохие кормовые условия и слабая упитанность негативно влияют на прогрессию заболеваний. Н.В. Олькова (1959) обсуждала цитологические данные об экспериментальной чумной инфекции у длиннохвостого суслика и выяснила, что при остром течении чумного процесса происходит быстрое обсеменение всего организма животного, однако, если животное упитано, сопротивление организма выше. Н.В. Олькова совместно с Л.А. Смирновой (1959) показали, что восприимчивость к чуме понижается от весны к осени. Н.В. Никипелов (1960) в 1960 г. отмечал длиннохвостого суслика в качестве переносчика кровососущих членистоногих – возбудителей чумы в Монгольской Народной Республике. В тот же год изучением блох *S. undulatus* в юго-восточной части Монгольского Алтая занимались М.П. Тарасов и М.Г. Петухов (1960), они выяснили, что к концу гона у самцов индекс обилия блох выше, чем у самок. В 1967 г. И.П. Бром (1967) сообщал об опыте истребления различными способами длиннохвостых сусликов в Иркутской области, наилучшим методом признано распределение отравленной приманки во все норы поселения. В.В. Кириллов и Л.А. Кириличева (1969) в 1969 г. предлагали дополнительный способ борьбы с блохами длиннохвостого суслика при помощи дуста, наилучший эффект от применения этого препарата достигался через 2 года.

В настоящее время исследования *S. undulatus* проводят, в основном, в природных очагах распространения чумы – в Республике Тыва и Алтайском крае. Специалисты противочумных институтов продолжают изучать грызунов, в том числе и сусликов. Так, в 90-х гг. Д.Б. Вержуцкий, Г.Б. Зонов и В.В. Попов (1988, 1990, 1999, 2005) публиковали исследования об эпизоотологическом значении накопления блох у длиннохвостого суслика в

Тувинском очаге чумы и эпизоотологической роли популяционной организации населения блох длиннохвостого суслика в Тувинском природном очаге чумы. В 2014 г. вышла монография по Горно-Алтайскому природному очагу чумы, где *S. undulatus* представлен в качестве второстепенного носителя чумы (Балахонов, Корзун и др., 2014). В монографии по Тувинскому природному очагу чумы, приводят информацию о найденных эпизоотических проявлениях чумы в популяциях сусликов на юге Тувы (Холин, 2019). В результате обследования эпизоотологического обследования труднодоступных участков Горно-Алтайского высокогорного природного очага чумы в 2019 г. наблюдали расширение эпизоотической территории, а полученные свежие данные говорят о возможном формировании мезоочага (Чипанин и др., 2019). При описании роли млекопитающих в поддержании эпизоотического процесса в Тувинском природном очаге чумы от длиннохвостого суслика получено больше всего штаммов чумного микроба – 90,7 % от всей выборки, что также говорит о его статусе основного носителя чумы на этой территории (Холин, Вержуцкий, 2022).

Глава 2. Материал и методика

2.1. Район и время проведения исследований

В основу диссертационной работы положены материалы многолетних наблюдений автора, полученные в период с 2013 по 2021 гг., а также данные, собранные в Верхнем Приангарье, при участие сотрудников и студентов Иркутского государственного аграрного университета им. А.А. Ежевского и Чешского земледельческого университета.

Для изучения пространственного распределения *S. undulatus* обследовано 144 географических точек. Исследуемые участки приурочены к Иркутскому, Ангарскому, Усольскому, Эхирит-Булагатскому, Боханскому, Качугскому, Черемховскому, Аларскому, Заларинскому, Балаганскому, Осинскому, Зиминскому, Куйтунскому, Тулунскому и Братскому районам Иркутской области (рис. 1, 3).

Общая продолжительность наблюдений составила 64 месяца. Общая протяжённость маршрутов насчитывает более 6000 км, из них пеших маршрутов – около 1500 км.

Постоянные работы велись на двух стационарах, расположенных в Ангарском и Зиминском районах, удалённых на 200 км друг от друга (рис. 1). Обе площадки имеют равнинный характер с небольшими перепадами высот, участки представлены ксерофитными и мезофитными лугами. Большая часть территории, заселённая сусликами, расположена на пойменных аллювиальных почвах (Гончаров, Исайкина, 2016).

Стационар «Зиминский» находится на северо-западе Приангарской лесостепи. Северная и северо-восточная части участка окружены городом Зима, по юго-восточной границе расположено село Покровка и протекает река Ока с протоками, на северо-западе участок окаймлён деревней Кустова и озером Розенберг, на юго-западе – селом Самара и рекой Зима. Площадь участка составляет 35 км².



Рисунок 1 – Карта-схема района работ в Верхнем Приангарье:
1 – стационар «Зиминский»; 2 – «Мегетский»

Модельный участок в Ангарском районе расположен в окрестности посёлка Мегет. Северо-восточную и юго-восточную части участка огибает река Ангара и её притоки, на юго-западе участка находится посёлок Ударник, на северо-западе – деревня Зуй. Площадь данного участка составляет 21 км².

На указанных стационарах проведены работы по изучению норной деятельности *S. undulatus*, обследована 41 нора. Также на стационарах

исследовали суточную и сезонную активность, фенологию, брачное поведение и изменения межгодовой численности популяций, общий объем работ составил 970 часов.

2.2. Технические средства, используемые при наблюдениях и проведении экспериментов

Для проведения наблюдений и экспериментов использовали компас, навигатор Garmin eTrex 20, бинокли levenguk 8X40, levenguk 10X25, наиболее ценные эпизоды поведения фиксировали на фотоаппарат Nikon d3100. Запись голосов проводили на диктофон Olympus LS 11 при помощи направленного микрофона Sennheiser ME 67 (частотный диапазон 50-20000 Гц; чувствительность $50 \pm 2,5$ дБ) с модулем питания К6. При раскопке нор использовали лопаты, сантиметровую строительную рулетку.

2.3. Оценка распространения и численности в Верхнем Приангарье

Современное распространение длиннохвостого суслика уточняли визуально, путём объезда лесостепных участков на исследуемой территории-с опросом респондентов. Для визуального нахождения сусликов использовали бинокли. Найденные поселения фиксировали в полевой дневник, попутно отмечая координаты встреч в GPS навигатор.

Для оценки численности *S. undulatus* на исследуемой территории была использована методика учёта, разработанная А.В. Холиным и Д.Б. Вержуцким (2017) по формуле:

$$N = \frac{a \times b \times k}{c}, \quad (1)$$

где: N – число особей *S. undulatus* на гектар;

a – число учтённых элементарных поселений (сусликовин) на маршруте;

b – среднее число зверьков на одно поселение (по умолчанию – 3);

c – площадь учёта в гектарах;

k – поправочный коэффициент.

2.2. Изучение поведения

Для сбора материала по поведению зверьков и последующей его обработки, руководствовались рекомендациями Б.Б. Бадмаева (2007). Суть этого метода заключается в «точечных», или «мгновенных», описаниях состояния наблюдаемого объекта, производимых через равные промежутки времени. При этом все, что происходит внутри этих промежутков, не фиксируют. Таким образом, исключают произвольную избирательность при описании действий животного, и описание становится объективным и годным для количественного анализа. При использовании данного метода наблюдения применяли табличную форму записи, сведения в таблице распределяли с часовым интервалом, а поведенческие акты фиксировали условными символами. Полученные данные заносили в общую таблицу. Наблюдения вели два человека на каждом участке, один из которых следил за животными, а второй вел записи. Изучение поведения проводили в течение всего брачного периода, до появления молодых сусят на поверхности.

2.3. Изучение фенологических аспектов поведения

Для исследования сезонной активности использовали стационарные площадки. Наблюдения вели семь месяцев: с момента первой фиксации суслика при выходе из спячки – в марте и до последней встречи на поверхности – в сентябре, всего на данное исследование затрачено 3780 ч. Слежение на площадках проводили, в основном, из автомобиля или с земли, используя походный стульчик, по методикам, описанным Е.В. Карасевой (1996), А.Г. Новиковым (1949), а также методами «точечных», или «мгновенных», описаний С.В. Попова (2008). В периоды с конца марта до конца мая и в сентябре мониторинг за сусликами выполняли в светлое время суток, с 7:00 до 21:00, а с начала июня до конца августа – с 6:00 до 23:00 часов.

Изучение суточной активности проводили с возвышенности, либо с поверхности земли, на которой отсутствовали преграды, дающие затенение, на расстоянии не более трех метров от выбранной площадки. Работы начинали

выполнять через час, когда зверьки привыкали к присутствию наблюдателей. Отслеживали несколько сусликов одновременно (2-7 особей), используя методику фокального наблюдения С.В. Попова (2008).

Для характеристики форм поведения животных нами взяты за основу формы, разработанные Р. Шовеном (1972): питание, вокализация, уход за покровами тела, отдых, внутривидовые контакты, время нахождения зверьков в норе.

2.4. Изучение акустической сигнализации

Изучение акустической сигнализации выполняли по методикам, описанным Е.В. Карасевой (1996), Г.А. Новиковым (1949) и С.В. Поповым (2008). Записи голосов были получены от сусликов, живущих в 14 разных колониях, в том числе и контактирующих между собой. Всего нами собрано 140 пригодных для анализа звукозаписей от 50 особей. Записи проводились только в тех случаях, когда имелись внешние раздражители – человек или хищные животные.

Акустический анализ полученных фонограмм проводился с помощью спектрографических программ: Syrinx, Avisoft-SASLab Pro версии 5.2.0, Raven Pro 64 1.5. Оцифровка звуков произведена с частотой дискретизации 24,0 кГц. Спектрограммы построены с использованием окна Хемминг (перекрывание по частотной оси (frame) 75 %, перекрытие по временной оси (overlap) 93,75 %, настройки быстрого преобразования Фурье (FFT-length) 512 точек, размер кадра 75%.

Анализ характеристик гармонических и широкополосных сигналов сусликов был проведён аналогично методике, использованной С.Э. Комаровой (2014). Полученные спектрограммы представляют собой трёхмерное графическое отображение звука, где ось абсцисс показывает время, выраженное в секундах, а ось ординат – частоту в кГц, цвет различных частей сигнала – интенсивность звука, например, красный указывает на максимальные значения, темно-синий – на минимальные (измеряется в Вт/м²) (рис. 2).

Основной тон, образованный колебанием всего голосового аппарата, расположен внизу, выше него отображены призвуки, входящие в спектр звука, называемые обертонами (или гармониками), их появление обусловлено частичными колебаниями голосовых связок зверька. Обертоны находятся всегда выше основного тона в кратное число раз. Так, если в начале основного тона частота равна около 6 кГц, то первый обертон начинается с 12 кГц.

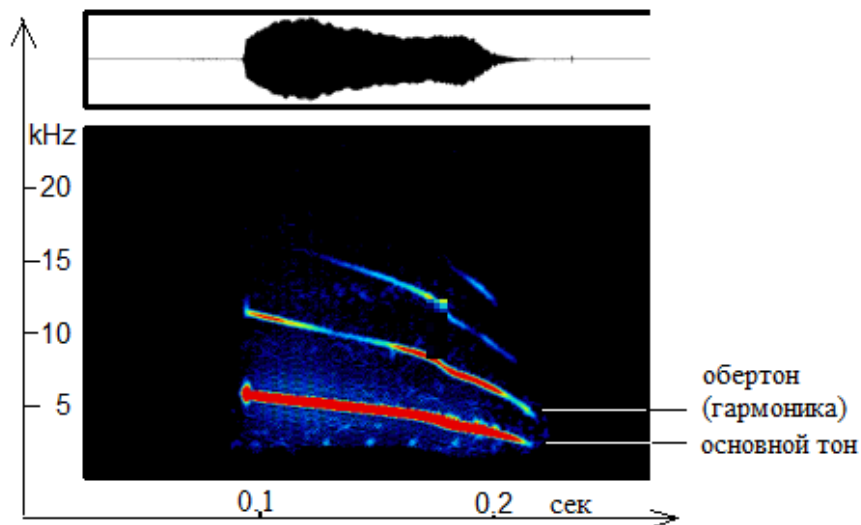


Рисунок 2 – Пример иллюстрации оцифрованного тревожного сигнала *S. undulatus* в трехмерном изображении

Для демонстрации особенностей звуковых сигналов, проявляющихся при реакции на различные раздражители, нами были выбраны наиболее качественные звукозаписи. Всего было проанализировано 20 звукозаписей сигнала с гармонической структурой спектра типа «свист» и 20 – с широкополосным сигналом с негармонической структурой спектра типа «чеканье».

2.5. Изучение строения нор

Работы по описанию строения нор осуществлены в Куйтунском, Зиминском, Балаганском, Боханском и Ангарском районах, географически

приуроченных к Верхнему Приангарью. Раскопки нор и гнезд длиннохвостого суслика проводили в каждом свойственном для него биотопе. Места раскопок отличались по заселенности территории зверьками, типам рельефа и почв. Всего, при непосредственном участии автора, исследовано путем раскопок 109 нор. За основу методов раскопки был взят опыт Д.Б. Вержуцкого (2009), оправдавший себя ранее. Раскопку вели путем постепенной выемки грунта при помощи штыковых лопат, начиная с наиболее посещаемого выхода и продолжая по направлению основного хода. Направление хода выясняли, используя гибкий прут либо упругую проволоку. В ходе раскопок основной ход тщательно проверяли на наличие отнорков, их также раскапывали до тупика либо его выхода на поверхность. Длину и глубину норы постоянно фиксировали строительной рулеткой с миллиметровым делением. Изменения направления ходов во время раскопок сразу фиксировали в блокнот, что в конце позволило построить схему норы суслика. Обнаруженные в ходе раскопок гнезда измеряли и осматривали на предмет свежести, строения и наличия паразитов. В полевом дневнике отмечали такие показатели, как: место раскопки, характеристика почвы в месторасположении норы, тип основного хода норы, обитаемость, общая длина ходов, максимальная длина хода норы, количество гнёзд, размеры гнезда, глубина расположения гнезда, количество, выходов, колен, тупиков, описание состояния гнёзд, материал из которого состоит гнездо и наличие в нем беспозвоночных.

На основании вышеописанных параметров, норы и гнезда, согласно классификации Д.Б. Вержуцкого (2009), сведений других авторов, а также собственного опыта, причисляли к соответствующему типу. В зимнее время раскопки не проводили. Для того чтобы подтвердить различие нор между собой, проведён многомерный анализ для жилых и нежилых нор отдельно, который позволил классифицировать их.

2.6. Особенности местообитаний

В ходе работ обследована территория пойменных и материковых лугов, проведена инвентаризация, анализ флоры и растительности исследуемых участков. За период исследований смонтирован 61 лист гербария, сделано 33 геоботанических описания, определено 69 видов растений. Методологической основой ботанического анализа послужили общепринятые направления и подходы современной геоботаники и флористики, подробно изложенные в публикациях А.П. Шенникова (1964), В.И. Василевича (1969), А.А. Ниценко (1971), А.Г. Воронова (1973), В.М. Шмидта (1976), Б.М. Миркина и Л.Г. Наумовой (1998). При составлении списка растений использовали систему А. Engler (1987). Систематика и номенклатура приведены в соответствии с «Конспектом флоры Иркутской области» (2008). Видовая принадлежность растений определена по фундаментальным источникам: «Флора Сибири» (Малышев, 1988-2003) и «Флора Центральной Сибири» (Малышев, Пешкова, 1979). Хорологические и эколого-ценотические группы определены по монографии Л.И. Малышева и Г.А. Пешковой «Особенности и генезис флоры Сибири» (1984). Биоморфы растений выделены по И.Г. Серебрякову (1962, 1964). Показатели участия видов в сложении растительных ассоциаций проводили по оценке обилия Браун Бланке (Braun-Blanquet J., 1964).

2.7. Статистическая обработка полученных данных

Для анализа многолетней динамики плотности поселений *S. undulatus* использована полиномиальная интерполяция третьей степени. Многолетнее состояние численности длиннохвостого суслика в Приангарье оценивали по индексу стабильности (Жигарев, 2005).

Статистическая обработка звуковых сигналов длиннохвостого суслика заключалась в анализе выборки ($n=20$) по характеристикам каждой записи. Для всех звуковых параметров вычислены средняя арифметическая, среднеквадратическое отклонение и коэффициент вариации с заданной доверительной вероятностью ($P=0,95$). Поскольку полученные данные имели

распределения, близкие к нормальному, то при анализе был использован t-критерий Стьюдента (Ивантер, Коросов, 2010; Петров, 2013). Связь светового дня с продолжительностью нахождения длиннохвостого суслика в норе оценивали при помощи корреляционного анализа (Конюхова и др., 2012)

Дискриминантный анализ применяли для подтверждения различия между жилыми и нежилыми норами. Для выявления наиболее значимых показателей в характеристике нор использовали меру «Квадрат расстояний Махаланобиса» (Гашев, Бетляева, Лупинос, 2018).

Статистическую обработку полученных материалов проводили с использованием пакета программ «STATISTICA 6.0». Расчет средних значений, вычисление достоверности, силы связи, дискриминантный анализ, определение критерия Стьюдента, построение графиков было выполнено при помощи программы «MS EXCEL».

Отслеживание маршрутов и локаций колоний осуществлялось с помощью приборов GPS навигации.

2.8. Влияние факторов среды

Для определения факторов среды, способных повлиять на длиннохвостого суслика в условиях Верхнего Приангарья, проводили многолетние наблюдения за численными и пространственными изменениями показателей поселений. Для исследований выбирали наиболее типичные, наблюдения вели круглогодично.

Фиксировали климатические условия, визуально устанавливали факты вмешательства человека в структуру территории местообитаний. Особо отмечали появление стихийных свалок, интенсивность выпаса скота и состав стад. В местах расположения колоний *S. undulatus* учитывали влияние различных видов деятельности по изменению ландшафта и использованию земель в сельскохозяйственных целях. Проведена работа с литературными данными, фиксирующими сведения по колебаниям численности и

распространению сусликов в связи со строительством ГЭС в Иркутской области. Отмечена роль автодорог и транспорта в жизни *S. undulatus*.

Определение влияния факторов на численность длиннохвостого суслика проводили посредством расчёта частной и множественной корреляций (Гашев, Бетляева, Лупинос, 2018).

2.9. Термины и допущения

Элементарное поселение, или сусликовина – отдельное скопление нор зверьков (Холин, Вержуцкий, 2009).

Численность длиннохвостого суслика – степень населенности определенной территории, выраженная количеством, *особей*.

Плотность населения – число особей на единицу площади.

Поселения с высокой численностью – поселения с плотностью свыше 6 особей/га.

Поселения со средней численностью – поселения с плотностью от 4 до 6 особей/га.

Поселения с низкой численностью – поселения плотностью до 3 особей/га.

Верхнее Приангарье – территория, которая включает в себя Лено-Ангарское плато и Иркутско-Черемховскую равнину, верхнюю часть бассейна Ангары, отроги Восточного Саяна (Атлас, 2004).

Самомечение - действия самца суслика направленные на растирание секретов своих желёз по телу при межполовом общении в брачный период (Бадмаев, 2007).

Глава 3. Физико-географическая характеристика района работ

Территориально район исследований совпадает со степями и лесостепями, географически относящимися к Приангарью (Пешкова, 1972). Верхнее Приангарье находится в юго-западной части Иркутской области. На северо-западе оно ограничено гребнем Ангарского кряжа, на северо-востоке – водоразделами Ангаро-Илимского междуречья и бассейнов Лены и Ангары, на юго-западе – уступом Восточного Саяна, на юго-востоке – гребнями Приморского хребта и Онотской возвышенности (Атутова, 2002). Особенности географического расположения Иркутской области, в том числе удалённость от океанов, придают местному климату резко континентальный характер с суровой и продолжительной зимой и тёплым, с обильными осадками, летом (Государственный доклад..., 2021). Большая протяжённость территории области предполагает разнообразие форм рельефа и обуславливает сложность геологического строения и почвенного покрова (Бояркин, 1995, 2011, Конспект флоры..., 2008).

Более 80 % территории Иркутской области покрыто лесами, степная растительность в большей мере представлена в южных районах, важные для нашего исследования лесостепные участки идут широкой полосой вдоль Транссибирской магистрали и далее через Ангаро-Ленский водораздел (Государственный доклад..., 2021).

3.1. Рельеф

Общая картина рельефа Верхнего Приангарья сложена из нескольких орографических районов. Иркутско-Черемховская предгорная равнина, являясь пониженной частью плоскогорья, отставшей в своём поднятии, широкой полосой примыкает к подножию Восточного Саяна. Характеризуется плоскими поверхностями междуречий и имеющие абсолютные высоты 550-650 н.у.м. к северо-западу. В районе г. Тулуна высоты увеличиваются до 650-725 н.у.м. Вдоль рек Восточного Саяна располагаются болотистые равнины с

абсолютными высотами 500-520 м. На дне долин крупных рек минимальные отметки падают до 400-420 м. Равнина обладает наименьшими расчленениями поверхности (20-60 м), в ее пределах расположены низменные болотистые равнины с возвышающимися над ними невысокими междуречными плато. Таким образом, относительные высоты составляют 120-150 м (Атутова, 2002). В целом, сочетание равнинных предгорных и горных ландшафтов Восточного Саяна создаёт единую взаимосвязанную систему и характеризуется, в основном, равнинным рельефом (Беркин, Филипова, Бояркин, 1993). Наклоны склонов при Иркутско-Черемховской равнине невелики, особенно у подножия гор при реках Ока, Ия, Белая, Китой – от 1 до 1,5 градусов, что является одним из наиболее благоприятных условий ведения сельского хозяйства, а значит, и жизни длиннохвостого суслика (Атутова, 2002).

Исследования проводили, в основном, в западной части Лено-Ангарского плато, к Ангаре и далее к Оке, абсолютные высоты в тех местах постепенно убывают до 650–700 м. Наименьшие абсолютные отметки в долинах крупных рек достигают 300 м. Таким образом, относительные высоты превышают 200–300 м, а на востоке – 500 м, что придает местности горный характер. Расчлененность рельефа в западной части плато все же меньше, нежели в восточной, но гораздо значительней, чем на Иркутско-Черемховской равнине. Градусы наклонов склонов также выше, что тоже сказывается на распространении длиннохвостого суслика (Атутова, 2002).

Практически вся территория Верхнего Приангарья включает участки с оптимальными условиями обитания изучаемого вида. Благоприятный характер рельефа позволил длиннохвостому суслику широко расселиться по всем долинам крупных рек: Ангара, Белая, Куда, Ока, Зима и их приток. Более гористая часть Верхнего Приангарья заселена сусликами в меньшей степени, поскольку менее разработана человеком и имеет намного больший процент лесов на своем участке.

3.2. Гидрография

Река Ангара является одной из главных водных артерий Иркутской области, берет начало и в верхнем течении, питается из озера Байкал, течет с юга на север. Долина реки в некоторых участках имеет расширение до 12–15 км, в местах выхода траппов сужается до 300–400 м, благоприятная форма долины позволила возвести каскад высоконапорных плотин. Большое значение для питания имеют воды притоков, особенно их роль возрастает к устью. Уровневый режим на данный момент регулируют гидроэлектростанции и подвержен частым изменениям, что в определённой степени оказывает неблагоприятное влияние на фауну бассейна реки. Ангара находится в сравнительно суровых климатических условиях, однако ледостав наступает позже, чем на других реках Сибири, связано это с поступлением теплых глубинных вод из Байкала. Наиболее крупными левобережными притоками Ангары являются Иркут, Китой, Белая, Ока, Уда – эти реки берут начало с северных острогов Восточного Саяна. Правобережные притоки: Ушакровка, Куда, Ида, Оса, Уда, Илим – небольшие (Бояркин, 1995).

Китой впадает в Ангару в районе Ангарска, в преобладающей части бассейн реки представляет высокогорье, лишь в нижнем течении рельеф равнинный. Уровень вод в Китое крайне неустойчив, наименьшие показатели – в зимнее и весеннее время, наибольшие – в летний период, высоты подъёма достигают до 4 м (Бояркин, 1995).

Река Белая впадает в Ангару в Усольском районе, она берет начало в гольцовой части Восточного Саяна, и большая её часть проходит по залесённой горной территории, к устью также встречаются более пониженные формы рельефа. Осадки предоставляют большую часть питания реки, поэтому уровень воды в бассейне может значительно колебаться, увеличиваясь до 8 м (Бояркин, 1995).

Крупная река Ока является одной из многоводных притоков Ангары, впадающих в Окинский залив Братского водохранилища, начало берет также в Восточном Саяне, в пределах Бурятии. Река отличается хорошо

разветвлённой сетью с наиболее крупной рекой Ия. Питание реки смешанное, однако особое значение имеют осадки, подземные воды, снежники – от них и зависит колебание уровня вод. Наибольшие уровни приходятся на летний сезон, в сентябре наблюдается заметное падение, в целом колебание вод более спокойное. Рельеф разнообразен – гористый в верхнем течении, в среднем, равнины соседствуют с возвышенностями различных высот и с заметными колебаниями в нижнем течении (Бояркин, 1995).

Гидрологический режим в Верхнем Приангарье для длиннохвостого суслика в целом благоприятен. Широкие долины рек и речек, плоские водоразделы по большей части встречаются в местах соединений крупных рек, поэтому расположение основных поселений зверька в бассейне реки Ангара приурочено практически ко всем основным её притокам. Повышение уровня воды происходит в основном в летний период из-за таяния снегов и обильных осадков. Угрозу жизни для *S. undulatus* могут представлять только серьёзные стихийные паводки, наблюдаемые с периодичностью 10–20 лет.

3.3. Почвы

В Иркутской области почвенный покров разнообразен. Особенности почв зависят от множества условий: неоднородности горных пород, физического и химических составов, рельефа, погодных условий и других факторов (Бояркин, 1995; Атутова, 2002). В Верхнем Приангарье сосредоточено большое разнообразие почв, от их типов зависят условия жизни длиннохвостого суслика, в частности, протяженность, глубина и строение нор.

Район исследований по классификации почвенного районирования России охватывает три почвенные провинции: Среднесибирскую Южнотаежную (Приангарскую) с дерновыми лесными и дерново-подзолистыми почвами с рядом входящих в нее округов, однако нами затронуты лишь два: Западный Присянский предгорный округ с расчленённым холмистым рельефом, с горно-лесными перегнойно-карбонатными почвами, не освоенный сельским хозяйством, и Присянский

округ восточной части предгорной ступеньки с холмистым рельефом, дерново-карбонатными, дерново-подзолистыми и мерзлотно-болотными почвами (Атутова, 2002). Эти почвы преобладают в западной части и наиболее высоких поверхностях Ангаро-Ленского плато и формируются на породах лёгкого механического состава под пологом древесной растительности, плодородие таких почв низкое (Бояркин, 2011). Суслики мало распространены на почвах такого типа.

Тулуно-Иркутский округ представлен серыми лесными почвами, выщелоченными черноземами, а также дерново-подзолистыми, луговато-черноземными сезонно-мерзлотными почвами на элювии и делювии юрских песчано-глинистых пород (Атутова, 2002). Большая часть земель освоена в хозяйственных целях (Атутова, 2002).

Серые лесные почвы занимают юг и юго-запад, это наиболее освоенные части области, сформированные на продуктах выветривания юрских песчаников и аргиллитов под травянистыми светлохвойными лесами. Данные почвы широко используют в сельском хозяйстве под посевы зерновых культур и составляют 50 % пахотных земель (850 тыс. га) (Бояркин, 2011). Суслики достаточно свободно используют данный вид почв для строительства нор.

Почвы Лесостепной провинции – маломощные средне-гумусные черноземы, серые лесные и остепненные дерново-карбонатные, включают в себя два округа: Балаганско-Нукутский и Усть-Ордынский (Атутова, 2002). Здесь земли наиболее плодородны, имеют хорошую структуру, более мощный, по сравнению с другими почвами, гумусовый горизонт, формируются на пылеватых суглинках под луговой или степной растительностью. Они распространены в Приангарской, Куйтунской и Усть-Ордынской лесостепях, занимают поверхности речных террас, подножья пологих склонов и днища крупных падей и охватывают площадь 139 тыс. га, или 2,4 % пахотных земель, используются в сельском хозяйстве под посевы зерновых и овощных культур и дают высокие урожаи, крайне благоприятны для длиннохвостого суслика. Лугово-черноземные почвы занимают более

низкие террасы долин, днища падей и нижние части склонов. Они встречаются по всей области в виде небольших участков. Нераспаханные бывают заняты луговым разнотравьем, имеют хорошее увлажнение. Структура пылеватая, гумусовый горизонт мощный (50–60 см), имеют низкое плодородие, среди пахотных земель в области на их долю приходится около 5 % (58 тыс. га). Аллювиально-луговые почвы занимают относительно низкие формы рельефа: низкие речные террасы, днища падей. Они более увлажнены, как правило заняты разнотравьем, реже березняками. Отличительная особенность этих почв – многослойность. Они богаты питательными веществами, имеют легкий механический состав, дают хорошие урожаи трав, по области занимают площадь 11 тыс. га или 0,6 % пахотных земель (Бояркин, 2011).

S. undulatus населяет по большей части почвы, пригодные для сельского хозяйства. Ввод в оборот больших площадей земель под сельское хозяйство, естественно, влияет на размещение и условия их жизни.

3.4. Климат

Климат Иркутской области резко континентален, по сравнению с другими областями, расположенные на тех же широтах, но западнее от нее, Иркутская отличается более холодной и продолжительной зимой, наименьшим количеством осадков, относительно теплым и влажным летом (Атутова, 2002). Формирование климата региона происходит в совокупности с географическим положением и тесном взаимодействии солнечной радиации, рециркуляции воздушных масс с осадками и рельефом (Бояркин, 1995).

Большая протяжённость области с юга на север способствует неравномерному распределению годовой солнечной радиации, так на территории наших исследований она составляет 110 ккал/см² (Бояркин, 2011). Формирование климата также зависит от переноса западных воздушных масс и азиатского антициклона. Воздушные массы с запада приносят осадки и вызывают потепление, с северо-запада и севера – похолодание, с юга проникают тёплые воздушные массы, однако ненадолго (Бояркин, 2011).

В Иркутской области преобладают северо-западные и юго-восточные ветры. Рельеф естественным образом влияет на их направление. Так, в районе нашего исследования в долине реки Ангары, раскинувшейся с юго-востока на север-запад, преобладают северо-западные и юго-восточные ветры, другие бывают реже (Бояркин, 1995).

Иркутская область большую часть года имеет высокое атмосферное давление, которое достигает 770 мм рт. ст. Причина этого в том, что территория находится в зоне действия Северного Ледовитого океана. В летнее время наблюдается понижение давления воздуха при общем его довольно высоком уровне (719 мм рт. ст.), с понижением температур давление снова повышается (Бояркин, 2011).

В местах исследования по термическому режиму представлены почвы в основном умеренно холодные и холодные (Трофимова, Балыбина, 2016). В тёплый период года они прогреваются до 7,4-13,4 °С на глубины 0,8–1,6 м, где отмечена большая часть гнёзд *S. undulatus* (Трофимова, Балыбина, 2012, 2016). В холодный период года для глубин 0,8–1,6 м характерно слабое промерзание почвы, достигая минимума к марту-апрелю – 0,2–1,9 °С (Трофимова, Балыбина, 2016). Для длиннохвостых сусликов подобный режим относительно благоприятен, из-за раннего оттаивания почв и позднего замерзания, зверьки могут довольно продолжительную часть времени, при прочих благоприятных условиях, находиться в бодрствующем состоянии.

Среднегодовая температура воздуха в районе исследования, как и на большей части области, отрицательная. В последние годы (с 2014 г.) на территории Иркутской области средняя годовая температура воздуха превышает многолетние значения на 1–2 °С из-за положительных температурных аномалий (Гос. доклад..., 2021). Амплитуды колебаний температуры между самым холодным месяцем – январем, и самым тёплым месяцем – июлем, достигали 38 °С (Кузнецова, 1964). Так, в январе на большей части территории средняя температура варьирует от минус 20 °С до минус 25 °С, а в июле средняя температура воздуха составляет около +18 °С (Бояркин,

1995). Также по области выделяются более теплые районы, главным образом это долины крупных рек, в том числе Ангары, и побережье Байкала (Кузнецова, 1964). Большие колебания температуры воздуха и в течение суток могут достигать 20–30 °С за счёт ночного выхолаживания (Бояркин, 1995).

На безморозный период влияют рельеф и облесённость территории, первыми от заморозков страдают пониженные формы рельефа, лесные овраги, поля. Количество безморозных дней уменьшается в Верхнем Приангарье от Иркутска (около 94 дней) в сторону Тулуна (около 74 дней) (Кузнецова, 1964). Продолжительность безморозного периода влияет на продолжительность вегетационного периода, на территории Верхнего Приангарья он начинается с начала первой декады мая, далее сроки сдвигаются при движении в северо-западном направлении. Окончание периода приходится на конец августа и первую декаду сентября (Атутова, 2002). Умеренная тепловая зона позволяет практически всем растениям, в том числе сельскохозяйственным, пройти вегетационный период (Кузнецова, 1964).

Среднегодовое количество осадков по территории Иркутской области разное, в районе исследований оно составляет от 300 до 400 мм в год (Бояркин, 1995; Атутова, 2002). Наибольшее количество осадков выпадает в тёплый период года (май-сентябрь), на который приходится 50–90 % годовой нормы, на холодный сезон, соответственно, приходится 10–50 % (Бояркин, 1995). Осадки выпадают в виде дождя, снега и града, в летний период дожди носят обложной и ливневый характер, град выпадает реже (Бояркин, 1995). Снежный покров в Верхнем Приангарье устанавливается с ноября, его высота составляет 30–40 см, что благоприятно сказывается на тепловом режиме почв и глубине их промерзания. Сход фиксируется в апреле. Снежный покров держится в среднем 160–175 дней. В засушливые годы в весеннее время в почве содержится недостаточное количество влаги, что негативно влияет на развитие растений в вегетационный период (Бояркин 1995; Атутова, 2002).

Необходимо выделить неблагоприятные природные явления, характерные для Верхнего Приангарья: многолетняя мерзлота, глубокое

сезонное промерзание почв и грунтов, поздние весенние и ранние осенние заморозки, обильные снегопады (мокрый снег), засухи, град, грозовые явления, температурные инверсии, пыльные бури, землетрясения (Бояркин, 1995).

Знания продолжительности периодов года на обследуемой территории имеют особое значение при изучении экологии животных, в том числе длиннохвостого суслика. В Верхнем Приангарье зимний период является самым продолжительным, составляя около 180–190 дней. Для него характерно высокое атмосферное давление воздуха, ясное безоблачное небо, малое количество осадков, низкие температуры, а также возможные потепления. В начале и конце зимнего сезона наблюдается продолжительный период бесснежья, что приводит к сильному вымораживанию грунта и почв. Также зимой происходит скапливание плотного холодного воздуха в долинах рек, падах (Бояркин, 1995).

Весенний период длится 30–35 дней, среднесуточная температура воздуха в это время меняется от 0 °С до +10 °С. В Верхнем Приангарье весна начинается в первой декаде апреля и заканчивается в третьей декаде мая. В ее начале происходит освобождение от снега открытых территорий, оттаивание почвы на глубину 10–20 см, начинают пробуждаться зимующие под снегом культуры, выходят из спячки длиннохвостые суслики. Конец весны приурочен к окончанию цветения черёмухи, прекращению заморозков и началу посева зерновых культур (Бояркин, 1995)

Летний период длится 3–3,5 месяца, в это время средняя суточная температура воздуха переходит отметку в +10 °С, ее повышение сказывается на дневном прогревании почвы. В отдельные дни температура воздуха поднимается до +37 °С. Первая половина лета обычно засушливая, а вторая – с множеством атмосферных осадков, вследствие чего на реках происходят частые смены уровней воды (Бояркин, 1995).

Осенний период в Верхнем Приангарье начинается, когда средняя суточная температура воздуха колеблется от +10 °С до 0 °С, длится он с 6–9

сентября и заканчивается 15–20 октября. Осенью преобладает число ясных дней, повышается прозрачность воздуха, возрастает дальность видимости, уменьшается высота солнца над горизонтом, сокращается продолжительность дня, суточная температура воздуха заметно понижается, но переход к морозной солнечной зиме совершается постепенно (Бояркин, 1995).

Климатические условия Верхнего Приангарья довольно суровы, однако для *S. undulatus* они приемлемы. Уровень промерзания и температурный режим почв позволяют пережить сложные зимы, ранняя весна и довольно продолжительное лето позволяют развить и накопить достаточную жировую массу молодым зверькам.

3.5. Животный мир

В Верхнем Приангарье большинство современных видов животных начали появляться в голоцене, это период образования ландшафтов, близких к современным: тайга, лесостепь, степь, гольцы и водоёмы. Современное распределение животных в Иркутской области находится в прямой зависимости от распространения преобладающих ландшафтов. Наибольшую часть территории занимает тайга, поэтому комплекс животных, свойственных для неё, в Иркутской области представлен широко. Лесостепной комплекс, со своими жизненными условиями, имеет в своём составе множество видов с различным численным преобладанием. Типичные степи в Иркутской области занимают незначительную часть, ее населяют виды, в некоторой мере, населяющие Дауро-Монгольскую зоогеографическую провинцию (Преображенский, 1965). Всего на территории области в настоящее время зарегистрировано 86 видов млекопитающих, 427 видов птиц, 6 видов рептилий и 6 видов земноводных (Гос. доклад..., 2021).

Для *S. undulatus* характерно обитание в лесостепных и степных ландшафтах, поэтому для нас особый интерес представляют комплексы животных, населяющих именно эти местообитания. Лесостепи отличаются большим разнообразием растительных сообществ, обилием кормов,

большими площадями полей и покосов – все это в различной мере влияет на животных.

Среди грызунов широко представлены различные виды полёвок, мышей. Стадные полёвки (*Microtus gregalis* (Pallas, 1779)) селятся в основном по полянам и опушкам, в увлажнённых местах преобладает полёвка-экономка (*Microtus oeconomus* (Pallas, 1776)), в кустарниках рядом с посевами держится полевая мышь (*Apodemus agrarius* (Pallas, 1771)), на полях и сырых местах с высокотравьем обитает мышь-малютка (*Micromys minutus* (Pallas, 1771)). Мышевидные грызуны многочисленны на полях в период сбора урожая, тщательная уборка полей и использование современной техники сокращает численность этих зверьков (Преображенский, 1965; Литвинов, 2000)

По лугам и опушкам лесостепи встречаются кроты (*Talpa altaica* (Nikolsky, 1883)), представители семейства землеройковые (*Soricidae* G. Fischer, 1817). Довольно широко в лесостепи распространён заяц-беляк (*Lepus timidus* (Linnaeus, 1758)), его излюбленные места приурочены к речным долинам с густым кустарником, колкам. В 1938 и 1939 гг. на территории Заларинского и Аларского районов выпустили 130 зайцев-русаков (*Lepus europaeus* (Pallas, 1778)), которые удачно акклиматизировались. (Преображенский, 1965; Гос. доклад..., 2021)

Из хищных млекопитающих особую опасность для длиннохвостого суслика представляет степной хорь (*Mustela eversmanni* (Lesson, 1827)). Колонок (*Mustela sibirica* (Pallas, 1773)) держится по речным долинам и перелескам, динамика численности в настоящее время стабильно отрицательная (Белых, Садовская, 2021), а численность азиатского барсука (*Meles meles* (Linnaeus, 1758)) стабильна (Белых, Садовская, 2021). Лесостепные районы населяет лисица обыкновенная (*Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758)), её основными объектами питания являются мышевидные грызуны, в небольших количествах суслики, зайцы и некоторые птицы. В последнее время её численность в Иркутской области растёт (Белых, Садовская, 2021). Опасность для суслика представляет волк (*Canis lupus* (Linnaeus, 1758)). Этот

хищник охотится практически на любую живность, обитающую в лесостепях, а также на домашний скот (Преображенский 1965; Гос. доклад..., 2021). Численность волка остаётся стабильно высокой и в настоящее время (Мазарака, 2020).

Определённую угрозу длиннохвостому суслику представляют некоторые виды птиц. Обыкновенная сорока (*Pica pica* (Linnaeus, 1758)) и черная ворона (*Corvus corone* (Linnaeus, 1758)) охотятся на только что вышедших из нор молодых зверьков. Следует отметить численность серой цапли (*Ardea cinerea* (Linnaeus, 1758)), в питании которой регулярно отмечаются суслики (Саловаров, Кузнецова, 2019). По личным наблюдениям, хохотунья (*Larus cachinnans* (Pallas, 1811)) может успешно охотиться на молодых сусликов.

Суслик является важным звеном в питании балобана (*Falco cherrug* (Gray, 1834)), большого подорлика (*Aquila clanga* (Pallas, 1811)), орла-могильника (*Aquila heliaca* (Savigny, 1809)), черного коршуна (*Milvus migrans* (Boddaert, 1783)) (Фефелов, 1997; Рябцев, 1997, 2015, 2016).

Из земноводных в Верхнем Приангарье отмечаются лягушка сибирская (*Rana amurensis* Boulenger, 1886) и остромордая (*Rana arvalis* (Nilsson, 1842)). Их экологические связи с длиннохвостым сусликом незначительны. Из рептилий на обследуемой территории чаще всего встречаются: живородящая ящерица (*Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787)), обыкновенный щитомордник (*Gloydius halys* (Pallas, 1776)), реже прыткая ящерица (*Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758)), обыкновенная гадюка (*Vipera berus* (Linnaeus, 1758)) (Гос. доклад..., 2021). Возможность нападения змей на молодых зверьков существует в Приангарских степях, но подобные факты в специальной литературе нами не обнаружены.

Насекомые в лесостепи представлены в большом разнообразии и могут служить кормом для *S. undulatus* (Бадмаев, 2007), среди них встречаются серьёзные вредители, в том числе и сельскохозяйственных культур. Обычны кобылки: крестовая (*Arcyptera microptera* (Fischer von Waldheim, 1833)),

белополосая (*Chorthippus albomarginatus* (De Geer, 1773)) и сибирская (*Gomphocerus sibiricus* (Linnaeus, 1767)), травянки (*Crambidae* Latreille, 1810), ширококрылая трещотка (*Bryodema tuberculatum* (Fabricius, 1775)), эти виды особенно вредят посевам. Многоядными насекомыми в лесостепях являются личинки различных жуков, земляные блошки (*Alticini* (Spinola, 1844)), луговые мотыльки (*Loxostege sticticalis* (Linnaeus, 1761)). В разные годы от этих насекомых страдает практически вся растительность лесостепей. Большим количеством видов в энтомофауне лесостепи представлены усачи, часто и обильно встречающиеся на цветах и травах пластинчатые жуки (*Cerambycidae* (Latreille, 1802), странгалии (*Strangalia* (Audinet-Serville, 1835) и лептуры (*Leptura* (Linnaeus, 1758)). Насекомые, живущие в лесостепи, также входят в рацион длиннохвостого суслика (Преображенский, 1965).

3.6. Растительность

Одним из важных компонентов природы по праву считается растительность. Она выполняет защитную функцию территорий от разрушения силами природы, оказывает влияние на водный и климатический режимы и, конечно, обуславливает жизненные условия для животных. Растительность Верхнего Приангарья является частью подтайги – природной зоны смешанных лесов (Преображенский, 1965).

Смешанные леса Верхнего Приангарья образованы светлохвойными и мелколиственными породами: осиной (*Populus tremula* L.) и березой (*Betula* (L., 1753)) (Гос. доклад..., 2021). На территории района основную площадь занимают сосновые и вторичные берёзовые леса. Плоские водоразделы покрыты сосновыми брусничными и разнотравно-брусничными лесами, у населённых пунктов больше встречаются сосново-травяные и бруснично-травяные леса. На высоких водораздельных участках присутствуют участки кедрово-пихтовой тайги, боровые террасы и острова, занятые толокнянково-брусничным сосняком. Поимённые и надпойменные террасы рек покрыты разнотравно-злаковыми и злаково-заболоченными лугами, в летний период на

таких участках формируются колонии длиннохвостых сусликов. На крутых южных склонах, а местами на надпойменных террасах расположены степные участки, которые также заселены этим видом (Атутова, 2002).

Настоящие и луговые степи чаще расположены по речным террасам, развиваются во взаимосвязи с сосновыми травяными лесами по вершинам плоских водоразделов и склонам увалов (Гос. доклад..., 2021). Условно степи Верхнего Приангарья можно объединить в следующие крупные группы: Усть-Ордынско-Балаганские, Черемховско-Куйтунские и степи западного побережья Байкала (Преображенский, 1965).

Степная растительность Верхнего Приангарья частично состоит из видов, представленных в степях Средней Сибири, Забайкалья и Монголии (Преображенский, 1965). Степная флора Байкальской Сибири насчитывает 710 видов, относящихся к 262 родам и 60 семействам (Пешкова, 1972). По сведениям В.М. Бояркина, в лесостепях Верхнего Приангарья произрастает 358 видов растений, в том числе 35 видов злаков, 15 видов полыней (Бояркин, 2011). В злаковых степях основными видами являются: ковыль волосовидный (*Stipa capillata* L.), тонконог гребенчатый (*Koeleria cristata* (L. Pers.)), пырей ползучий (*Elytrigia repens* (L.) Nevski. 1933.), мятлик узколистный (*Poa angustifolia* (L. 1753.)), овсяница красная (*Festuca rubra* L.), змеевка растопыренная (*Cleistogenes squarrosa* (Trin. ex Ledeb. Keng, 1934)), осока твердоватая (*Carex uriuscula* (С.А.Мей)) (Гончаров, Исайкина, 2016; Худоногова, Михляева, 2018). В некоторых местах эдификаторами являются осоковые: кобрезия нитевиднolistная (*Kobresia filifolia* (Turcz.) С.В. Clarke), осока твердоватая, осока стоповидная (*Carex pediformis* (С.А.Мей., 1831)). В травянистых степях преобладают полукустарнички полыни (*Artemisia* L., 1753), тимьяна (*Thymus* (L., 1753)), а также кустарники караганы карликовой (*Caragana pugnata* L. DC.) и мелколистной (*Caragana microphylla* Lam.) (Преображенский, 1965).

Климатические условия Верхнего Приангарья и особенности почв формируют специфические жизненные формы растений. Так, наряду с

дерновинными, рыхлокустовыми, корневищными ксерофильными злаками и осоками встречаются и двудольные ксерофилы: серпуха (*Serratula coronata* (L., 1753)), астрагал донниковый (*Astragalus melilotoides* Pall.), вероника седая (*Veronica incana* L.), астра алтайская (*Aster alpinus* (L., 1753)) и другие (Преображенский, 1965).

Фенологический/сезонный максимум фитомассы в степях приходится на конец июля. Стоит отметить, что производительность степей сильно зависит от погодных условий (Преображенский, 1965). Сроки формирования фитомассы благоприятно сказываются на жизнедеятельности длиннохвостого суслика, у зверьков достаточно времени для нагуливания жировой массы, необходимой для перезимовки при благоприятных условиях. Количество и качество кормов позволяют выпасать скот в течение 5–6 месяцев, особенно для этого подходят мелкозлаковые и вострецовые степи, остепненные луга, луговые степи (Преображенский, 1965).

Выделено несколько формаций степной растительности, они разграничены нечётко, посредством подвижности субстрата и погодных условий могут меняться (Дылис, Рециков, Малышев, 1965).

Настоящие степи распространены на рыхлых малоцебенистых почвах днищ межгорных понижений и равнин. В основном это злаковые степи: житняково-ковыльные, мятликово-ковыльные, ковыльные, мятликовые, житняковые. Такие по составу и строению формации наиболее устойчивы, образуют густые травянистые ценозы. Эдификаторы: мятлик кистевидный (*Poa botryoides* (Trin. ex Griseb.)) Tzvelev, вострец ложнопырейный (*Leymus chinensis* (Trin.)), ковыль волосатик (*Stipa capillata* (L.)), пырей гребенчатый (*Agropyron pectinatum* (M. Bieb.)). На 100 м² встречается 21–32 видов растений. Большую роль в степях Верхнего Приангарья играют вострецовые степи, в понижениях таких степей встречаются клубниковые луга с земляникой зеленой (Преображенский, 1965).

Литофильные степи находятся на щебенистых субстратах горных склонов и плато, основным эдификатором является типчак (*Festuca valesiaca*

(Schleich. ex Gaudin)) и некоторые виды разнотравья: пижма обыкновенная (*Tanacetum vulgare* L.), хамеродос прямостоячий (*Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge (1829)) и другие. Данные степи сложны в обработке, поэтому их используют, в основном, для выпаса овец, и они также служат местами обитания суслика (Преображенский, 1965).

Луговые степи занимают небольшие площади и мало распространены в Верхнем Приангарье, в основном это вострецовые, стоповидноосочковые, песчанково-типчаковые и ломоносовые луговые степи.

Больше распространены кустарниковые степи и заросли степных кустарников, особенно спиреи средней (*Spiraea media* (Schmidt, 1792)). Эти степи встречаются на опушках леса и вблизи скал, довольно часто распространены не только в Балаганском и Нукутском, но и других районах Верхнего Приангарья. Среди кустарников важную роль играют ковыль перистый (*Stipa pennata* (L. 1753)), смолевка волжская (*Otites orae-syvaschicae* Klok) и другие виды (Преображенский, 1965).

Особую значимость для обитания длиннохвостого суслика имеют луга, в летний период они обеспечивают его разнообразным питательным и сочным кормом. Луга расположены в большей части речных пойм, межгорных понижений. В долине реки Ангара и ее притоков находятся настоящие луга, в составе которых овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.), мятлик узколистный (*Poa angustifolia* (L. 1753)), пырей ползучий (*Elytrigia repens* L. Desv. ex Nevski, 1933), костер безостый (*Bromus inermis* (Leyss., 1761)), коротконожка перистая (*Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., 1812), лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis* (L. 1753)). Перечисленные злаки могут образовывать монодоминантные формации, либо смешанные луга. Также в таких лугах наблюдается значительное количество видов разнотравья: лилия кудреватая (*Lilium martagon* (L. 1753)), лилия даурская (*Lilium pensylvanicum* Ker Gawl., 1805), кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis* L.), горец живородящий (*Bistorta vivipara* (L. Delarbre, 1800)), лютик северный (*Ranunculus subborealis* Tzvelev) и др., в травостое обычны и бобовые: амория

ползучая (*Amoria repens* (L. C. Presl, 1872), вика приятная (*Vicia amoena* Fisch.), овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.). Луговая флора Верхнего Приангарья в большей мере совпадает с лесотундровыми и тундровыми лугами Енисея (Преображенский, 1965).

Чаще всего колонии длиннохвостого суслика встречаются на остепенённых лугах. Такие луга отмечают в степных долинах, нередко на заливаемых гривах и береговых валах. Остепенённые луга близки по видовому составу к луговым степям и часто границу между ними трудно провести (Преображенский, 1965). Суходольные материковые луга, также часто встречаются в Верхнем Приангарье, они приурочены к оврагам, опушкам, подножиям скал, ложбинам. В пределах степных территорий они представлены в основном кострецом сибирским (*Bromopsis pumPELLIANA* (Scribn. Holub)) (Преображенский, 1965).

Глава 4. Структура населения *S. undulatus* в Верхнем Приангарье

4.1. Особенности распространения

4.1.1. История распространения на территории Иркутской области

В Иркутской области изучением распространения длиннохвостого суслика, а также его численности активно занимались еще в начале XX века (Зверев, 1935,1936; Гептнер, 1939), позже появлялись и другие работы, охватывающие изучение этого вопроса в определённых регионах (Огнев, 1947; Швецов,1977; Литвинов, 2000). Наиболее полное представление о распространении длиннохвостого суслика дали О.Н. Межова и Л.В. Фрисман (1984). Позднее исследованием распространения сусликов в Байкальском регионе занимались сотрудники Иркутского научно-исследовательского противочумного института (Холин, Вержуцкий, 2011, 2012; Холин, Вержуцкий, Попов, 2020).

Что касается Верхнего Приангарья, научных исследований по данному району проводили мало, только в некоторых литературных источниках есть упоминания о расселении длиннохвостых сусликов в указанном регионе (Межова, Фрисман, 1984; Литвинов, 2000; Холин, Вержуцкий, Попов, 2020).

О прежнем ареале длиннохвостого суслика на территории Верхнего Приангарья мы можем судить по некоторым сообщениям. М.Д. Зверев (1935), в своей работе, описал границы распространения сусликов, проходящие с севера – по районам Иркутской области: Тулунскому, Куйтунскому, Усть-Удинскому и Качугскому до озера Байкал, а с юга – по государственной границе с Монголией и Китаем. В этой же работе представлены данные исследований службы учёта Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений за 1934 г., в которых были указаны места обитания сусликов в Балаганском, Заларинском, Зиминском, Иркутском, Киренском,

Куйтунском, Тулунском, Усольском, Черемховском, Эхирит-Булагатском районах (Зверев, 1935).

Информация о распространении *S. undulatus* в пределах Иркутской области, в частности о том, что им заселены обширные степные пространства в Аларской степи, Балаганском уезде (ныне Усть-Удинский район), в районе Якутского (ныне Качугского) тракта, Эхирит-Булагатском аймаке (ныне районе) и ряде участков в верховьях р. Лена освещены в монографии С.И. Огнева (1947) «Звери СССР и прилежащих стран».

В сводке «Фауна СССР» есть упоминание о северной границе ареала в Иркутской области в районе посёлка Усть-Уда на реке Ангара и посёлка Качуг на реке Лена (Громов, Бибииков и др., 1965).

По сведениям О.Н. Межовой и Л.В. Фрисман (1984), длиннохвостый суслик населяет весь Ангаро-Ленский водораздел, однако от посёлка Балаганск до города Братск отмечен только по Ангарской стороне этого междуречья. Севернее, в окрестностях посёлка Качуг, он не встречается. *S. undulatus* заселяет практически все остепненные склоны западного побережья оз. Байкал до д. Курма, многочисленен на о-в Ольхон, а также по долинам рек Китой и Иркут (Межова, Фрисман, 1984).

Определённые данные о распространении длиннохвостого суслика отражены в работе «Картографирование населения грызунов и зайцеобразных азиатской России», выполненной Институтом географии г. Иркутска в 1988 г. (Белов, 1988). В ней указано, что ареал длиннохвостого суслика охватывает как степные, так и некоторые лесные типы угодий, а так как они покрывают практически весь исследованный нами район, то можно судить о повсеместном распространении суслика в Верхнем Приангарье.

В публикациях 2000-х гг. подтверждены, ранее описанные, встречи сусликов в Черемховском, Заларинском, Куйтунском, Балаганском, Усть-Удинском, Аларском, Нукутском, Боханском, Эхирит-Булагатском районах, кроме того, в них упомянуты поселения в Присяянье, Прибайкалье и в верховьях реки Лены. По сведениям Н.И. Литвинова (2000), по реке Ангара

суслики образуют отдельные колонии в пределах лесостепи и по лугам до г. Братска, также отмечены в Баяндаевском, Ольхонском, Иркутском, Шелеховском районах.

В наиболее поздних данных о расселении *S. undulatus* в регионе, А.В. Холин и др. (2020) описывают побережье оз. Байкала, где, по их сведениям, суслик практически повсеместно заселяет пригодные для него местообитания. Авторы подчёркивают, что местами поселения сусликов находятся в оптимальном жизнеспособном состоянии, хотя кое-где они исчезли или находятся на грани исчезновения. Указанные сообщения послужили для нас отправной точкой при характеристике пространственного распределения зверьков внутри известных границ ареала.

4.1.2. Современное распространение

По результатам наших наблюдений и указанных выше авторов, можно говорить о том, что *S. undulatus* на территории Верхнего Приангарья распространён неравномерно даже в подходящих для его жизнедеятельности биотопах. Выделить условные районы лесостепи с высокой, средней или низкой численностью зверьков не представляется возможным, так как существует зависимость плотности суслика от конкретных условий, сформированных в микростациях. В целом, ареал животного выглядит мозаично, в какой-то мере повторяя очертания границ леса и степи. Границы поселений разнообразны и зависят от плотности, площади занимаемого биотопа, времени совместного сосуществования. В рамках нашей работы по Верхнему Приангарью мы не выделяли классы и группы популяций, как это делалось ранее (Холин, Вержуцкий, 2012). Несмотря на дифференциацию исследователями двух классов популяций: Лено-Ангарский и Иркутско-Черемховский (Холин, Вержуцкий, 2012), в нашей работе население длиннохвостого суслика мы считали одной популяцией. На территории лесостепи поселения, входящие в группу высокой плотности, наиболее выражено сосредоточены по долинам рек, впадающих в р. Ангара. Вдоль р.

Куда, правого притока р. Ангара, они равномерно распределены по пойменным террасам и привязаны, в основном, к населенным пунктам Хомутово, Оек, Кыцигировка и Усть-Ордынский (рис. 3). Концентрация поселений длиннохвостых сусликов с высокой численностью тянется вдоль правого берега реки Ангара, заселяя степные луга водотоков Кармагай, Ан, Бурусай. Много крупных колоний встречается по поймам рек Ида, Оса и их притокам, в этом месте сконцентрировано наибольшее количество сусликов. Скопление крупных поселений по левому берегу р. Ангара отмечено по долинам рек Залари, Унга, впадающих в одноименный залив р. Ангара – Унга (рис. 3).

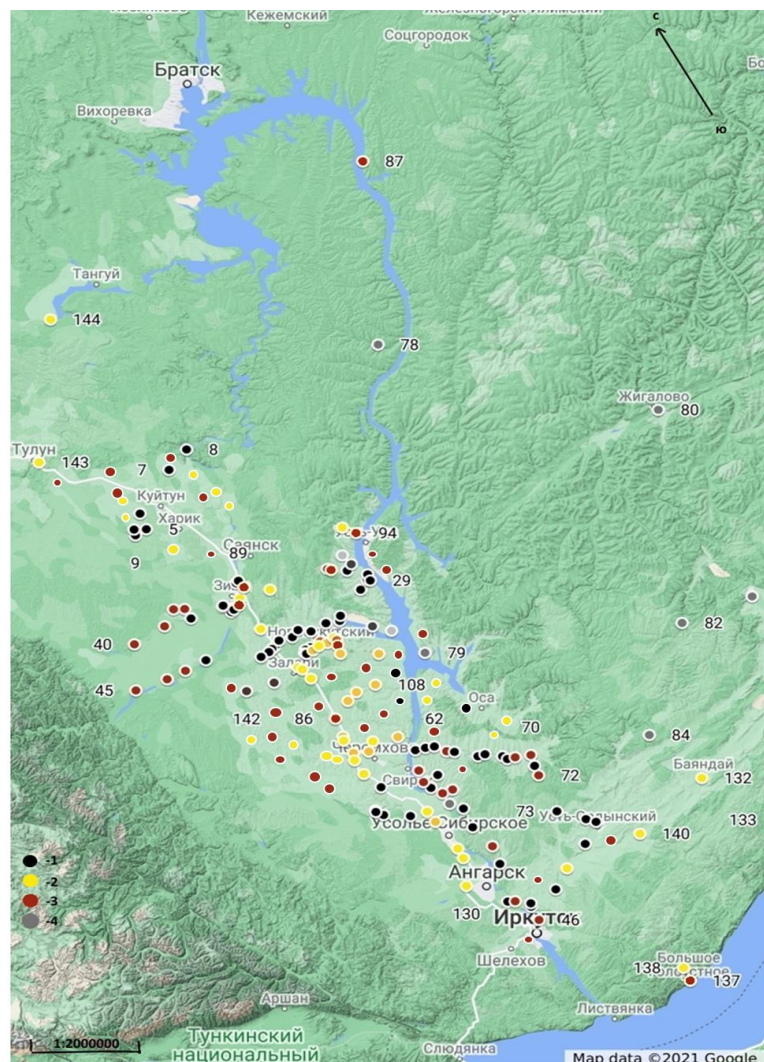


Рисунок 3 – Карта поселений *S. undulatus* на 2021 г. (1 – поселения с высокой плотностью; 2 – поселения со средней плотностью; 3 – поселения с низкой плотностью; 4 – поселения, отмеченные другими авторами)

Вдоль этих рек простираются как ксерофильные, так и мезоксерофильные степи, что сказывается на стабильно хорошем состоянии колоний длиннохвостых сусликов (Гончаров, Исайкина, 2016). Необходимо отметить о скоплении стабильных поселений зверька на остепенённых участках реки Ока в районе города Зима и посёлка Окинский. Остальные поселения с высокой численностью встречаются спорадически. Так, большие находятся у старицы близ деревни Зуй, несколько крупных – у истока реки Китой и на острове Красный, расположенном на р. Ангара напротив посёлка Железнодорожный. Особо крупное найдено в котловине рядом со слиянием рек Большая Белая и Малая Белая, по поймам реки Голуметь и её притокам – Аларь, Куркат. Единичные поселения с высокой плотностью встречены на пойменных лугах водотоков, втекающих в заливы Бирит, Одиса. По притокам реки Кимельтей отмечено несколько поселений с высокой плотностью, наибольшее их число вдоль водотока Или.

А.В. Холиным и др. (2020), по правому берегу реки Ангара отмечены крупные поселения вдоль реки Бaley и её притоков, в этих местах они встречаются, в основном, на окраинах населённых пунктов Горохово, Сайгуты. Этим же автором описаны большие колонии вдоль реки Мурын и далее на север. В Боханском и Осинском районах он не выделяет поселения с высокой плотностью, однако нами зарегистрировано несколько таких вдоль рек Ида и Оса. Крупные поселения с высокой плотностью по левому берегу Ангары были отмечены в районе посёлка Тельма в Усольском районе и близ поселков Хадахан, Русский Мельхитуй в Нукутском районе (Холин, Вержуцкий, Попов 2020), рядом с деревней Зуй Ангарского городского округа, на острове Красный и около посёлка Железнодорожный в Усольском районе, в районе села Бельск в Черемховском районе, у села Ханжиново в Заларинском районе, в окрестностях села Самара и деревни Норы в Зиминском районе, рядом с посёлками Новонукутский и Новоленино, за селом Тарнополь, у деревни Заславская в Балаганском районе и по окраинам посёлка Окинский вдоль берега реки Ока в Куйтунском районе.

Наряду с крупными поселениями на территории Приангарских лесостепей регулярно регистрируются поселения со стабильно средней плотностью. Такие поселения распространены по всей изучаемой территории, однако в большей мере, сосредоточены в Усольском, Черемховском, Аларском, Заларинском и Нукутском районах (рис. 3).

Вдоль реки Белой, по направлению к истоку, суслики заселяют практически все пригодные станции, образуя стабильные поселения средней плотности, территориально они находятся у мест впадения рек Булайка, Могой, Курга и Мальтинка. По правому берегу р. Ангара крупное поселение средней плотности расположено вдоль ее притока, реки Ульяха, между поселком Александровское и деревней Ключи. Также они отмечены вдоль левого берега Ангары между водоразделами Черемшанка и Большая Глиная, за исключением лесистой местности и старых залежей. Несколько стабильных поселений встречены вдоль трассы Р255. Так, несколько колоний ежегодно отмечено нами рядом с населенными пунктами Верхний Булай, Жмурово, Шаманаева и за Малиновкой вдоль реки Ноты.

Большинство сусликовин средней плотности зафиксировано в Аларском и Нукутском районах. Зверьки занимают практически все открытые долины рек и ручьев: Куйта, Аларь, Ноты, Кутулик, Тохтуй, Ункир, Маниловский, Багантуй, Залари, Унга, Харетка, Ей и многих других безымянных водосливов в пределах выше озвученных территорий. Суслики активно заселяют открытые пространства в окрестностях населенных пунктов: Кутулик, Зоны, Киркей, Аляты, Табарсук, Шалоты, Мельхитуй, Нукуты, Новонукутский, Новоленино, Мейеровка, Целинный, Бажир.

Далее на северо-запад по лесостепям Верхнего Приангарья поселения со средней плотностью встречаются реже, нами отмечены поселения на разнотравном лугу у села Ханжиново, по правому берегу реки Ока близ населенных пунктов Покровка и Норы, на левом берегу реки Ока у деревни Мордино и села Кимельтей. Несколько крупных поселений обосновались в окрестностях стариц реки Ока в Куйтунском районе. Встречаются по

открытым участкам вдоль рек и ручьев Ельник, Броды, Мингатуй и Яды. В Тулунском районе найдено лишь одно крупное поселение средней плотности – по правому берегу реки Ия рядом с селом Гадалей.

Установлены места с поселениями средней плотности в окрестностях станции Совхозная и по долине р. Большая Еловка, где в 1995 г. зафиксирована колония с плотностью 5 зверьков на га (Холин, Вержуцкий, Попов 2020). Далее в северо-западном направлении поселения сусликов со средней плотностью отмечены на целинных полях за городом Черемхово, на склоне между безымянным озером и автотрассой вдоль ручья Кутулик, по северному склону пади Бахтай (Холин, Вержуцкий, Попов 2020).

Наиболее многочисленны в Верхнем Приангарье поселения с низкой плотностью. Они практически равномерно распределены по всей лесостепи, дополняя картину распространения совместно с поселениями высокой и средней плотности. Большинство из них расположены по правому берегу реки Ангара, несколько меньше – по левому берегу.

Сусликовины с низкой плотностью занимают те же станции и территории, что и более крупные. Вопрос об их стабильности остаётся открытым, на карте отмечены лишь постоянные поселения, фиксируемые ежегодно. Стоит отметить, что поселения с низкой плотностью в лесостепях расположены, в большинстве случаев, близко к населённым пунктам и автодорогам.

По правому берегу Ангары колонии с низкой численностью встречены вдоль Александровского и Качугского трактов практически до северных границ, где, занимая подходящие биотопы, суслики в большинстве случаев предпочитали держаться по обочинам и канавам. Широко разветвлённая автодорожная сеть между населёнными пунктами Боханского, Эхирит-Булагатского, Осинского и Баяндаевского районов также заселена сусликами везде, где это представляется возможным.

По левому берегу реки Ангара поселения с низкой плотностью также распределены либо вдоль автодорог, либо у населённых пунктов (рис 3.).

Много таких поселений отмечено вдоль автодороги Р255 в Ангарском и Усольском районах, вдоль той же трассы в Черемховском районе поселений меньше, больше сусликовин встречено в Аларском и Заларинском районах. Как и на правом берегу, на левом суслики заселяют автодорожную сеть, уходящую вглубь районов. Далее на север лесостепи поселений найдено меньше, самое северное отмечено по правому берегу реки у посёлка Шумилово.

В целом поселения со стабильно низкой численностью часто соседствуют с поселениями, где отмечена высокая и средняя плотность сусликов.

Распространение *S. undulatus*, описанное в Верхнем Приангарье ранее А.В. Холиным с соавторами (2020) в обобщённом виде совпадает с нашими сведениями. Однако нам удалось дополнительно выявить локации сусликов с низкой численностью в Зиминском, Балаганском, Куйтунском и Тулунском районах (рис.3). По опросным данным, впервые зафиксировано стабильное поселение с низкой численностью в Братском районе у деревни Шумилово (рис. 3).

4.2. Сезонная динамика плотности населения

Описанные количественные характеристики населения *S. undulatus* в разнообразных по экологическим условиям точках Приангарья отражают состояние популяции вида в конкретный период времени и в большинстве случаев состояние поселений стабильно, а колебания численности без экстремальных погодных воздействий сохраняются в описанных пределах известной шкалы «мало», «средне», «много» (Холин, Вержуцкий, 2011). Пятилетние наблюдения на двух контрольных площадках показали, что средняя весенняя плотность населения зверьков составила $3,3 \pm 0,3$ особей/га на Зиминской площадке, $4,3 \pm 0,3$ особей/га – на Мегетской и существенных изменений в период наблюдений не претерпевала. Плотность населения в первом случае изменялась в пределах $1,7-2,5$ особей/га, во втором – $3,6-5,1$

особей/га. Весеннее число перезимовавших зверьков было всегда меньше числа особей, учтенных перед уходом на зимовку. Среднее значение убыли населения на Зиминской площадке составило 10 %, на Мегетской – 12 %, при колебаниях от 1 до 24 % (рис. 4).

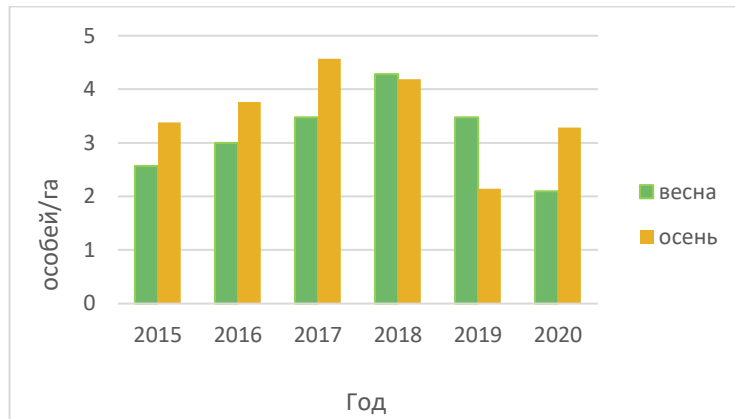


Рисунок 4 – Динамика плотности населения *S. undulatus* в окрестностях города Зима в период 2015-2020 гг.

В данном случае в расчёт не принимали данные 2019 г., которые из-за обильных паводков в июле этого года нами считались как экстремальные (Гончаров, Саловаров, Кузнецова, 2022). Осенние учёты показали, что плотность населения увеличивается по сравнению с весенней на 1 особь/га: $4 \pm 0,2$ и $5,1 \pm 0,2$ особей/га в Зиминской и Мегетской площадках соответственно. Средний прирост особей в изучаемых поселениях составил 14 и 16 % (рис. 5).

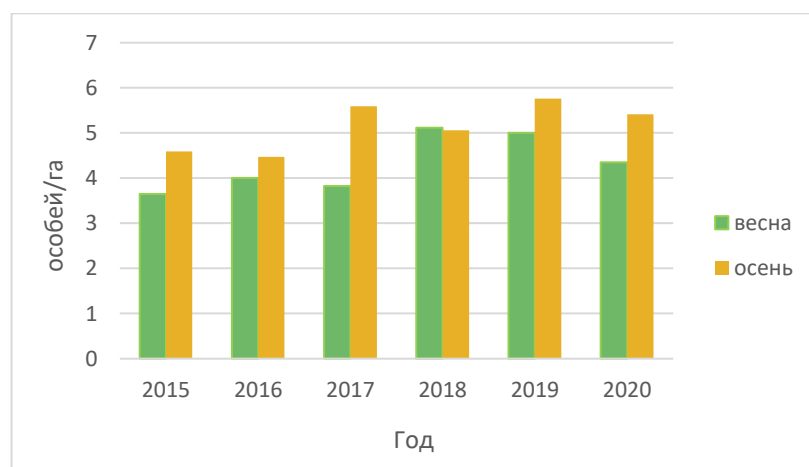


Рисунок 5 – Динамика плотности населения *S. undulatus* в окрестностях п. Мегет в период 2015-2020 гг.

Колебания прироста числа зверьков очень схожи по своим значениям с весенней убылью и изменяются от 1 до 32 %. Значительные колебания сезонной динамики численности представителей рода *Spermophilus* исследователями отмечались и ранее (Слудский, Варшавский, Исмагилов и др., 1969), так, после перезимовки численность малого суслика в Прикаспии может снижаться до 28 % (Лисицын, 1957), в Свердловской области численность суслика к весне уменьшалась на 16 % (Некрасов, 1980). Суровые зимы могут привести к глубокому промерзанию грунта и, как следствие, вызывать гибель зверьков (Винокуров, Архименко, 1982; Калабухов, 1985). При этом, по мнению И.М. Громова (1995) и Н.Н. Шевлюка (1999), наиболее важным фактором зимней смертности сусликов считается затяжная весна, что приводит к истощению жировых запасов и последующей гибели животных (Громов, Ербаева, 1995; Шевлюк, Руди, Стадников, 1999). За период наших наблюдений на опытных площадках индекс стабильности численности сохранялся на достаточно высоком уровне ($IS=0,82$ на Зиминской и $IS=0,85$ на Мегетской площадках), что свидетельствует о постоянстве суммарного воздействия факторов среды, влияющих на смертность в сообществах сусликов в период их покоя. Возмущением, которое незначительно обусловило снижение указанного индекса на Зиминской площадке, послужило крупное наводнение в 2019 г.

Помимо условий, обеспечивающих благополучную зимовку *S. undulatus*, на численность вида оказывает воздействие успешность его размножения и выживания в течение тёплого периода года (Громов, Бибииков и др., 1965; Слудский и др., 1969; Громов, Ербаева, 1995). Так, неблагоприятные летние погодные условия могут повлиять на нажировку сусликов, и некоторые особи из-за недостатка энергетических запасов гибнут до начала весны (Калабухов, 1985; Лобков, 1999; Бадмаев, 2007). Летние колебания плотности в отдельных поселениях или группе поселений могут меняться, как в сторону уменьшения численности, так и увеличения более чем на 100 % (Беляев, 1955; Некрасов, 1980; Калабухов, 1985). Это мнение

подтверждено снижением числа учтённых нами особей на обеих площадках осенью 2018 г. (рис. 4, 5).

Динамика плотности поселений на контрольных участках, в основном, стабильна и может колебаться под воздействием множества факторов. Высокая экологическая пластичность *S. undulatus*, позволяет подстроиться к любому диапазону факторов, в том числе и экстремальному. Это хорошо демонстрирует заметное снижение плотности поселений после наводнения и интенсивное ее восстановление уже на следующий год.

4.3. Плотность населения

Имея важное хозяйственное и медицинское значение, представители рода *Spermophilus* практически целое столетие повсеместно контролируются человеком. Наиболее часто используемым показателем, позволяющим оценить степень воздействия данных видов на элементы природы и человека, считается плотность населения. Полный ретроспективный анализ динамики численности длиннохвостого суслика, обитающего в Приангарье, составленный с привлечением имеющихся публикаций не может быть достоверным и отражать реальную картину, поскольку они относятся к различным участкам, имеют разный объем собранной информации и для оценки численности их авторы используют различные параметры: от числа жилых нор и добытых шкурок, до числа погибших зверьков в результате затравок (Зверев, 1936; Бром, 1968).

Первые количественные характеристики по Приангарью опубликованы в 1936 г. (Зверев, 1936). В работе приведены данные по девяти административным районам Иркутской области. Автор оценивал плотность населения животных по количеству жилых нор, число которых изменялось от 3 до 9 на гектаре. Среднее значение по всем районам составляло $6,2 \pm 0,7$ особей/га. Исходя из того, что в Байкальском регионе на одну жилую нору (веснянку) с допущениями приходится одна особь суслика, мы можем получить некоторое представление о численности вида в 1934 г. (рис. 6)

(Зверев, 1935). Меньше всего отмечено зверьков в Тулунском и Усольском районах – 3 и 4 особи/га; больше всего в Зиминском и Черемховском районах – по 9 особей/га. В целом этим же автором для территорий современного Алтая, Западной и Восточной Сибири порайонно приведены сведения, в которых максимальная плотность населения длиннохвостого суслика достигала 20 особей/га. В среднем по всей территории $9,8 \pm 0,7$ особей/га (Зверев, 1936). В 1964 г. проводили работы по затравке сусликов на территории совхоза «Целинный» (Нукутский район Иркутской области). Для данного периода времени это единственные сведения по плотности населения животных. Средние значения сусликов автор оценил в 10 особей/га, хотя им упоминаются и более крупные поселения с плотностью 32 особи/га (рис 6) (Бром, 1968). В 80-х гг. в этом же районе плотности населения суслика также оценивали как высокую – 10 и более особей/га, а в отдельных группировках она достигала 20 особей/га (Холин, Вержуцкий, Попов, 2020). В середине 90-х гг. во многих местообитаниях крупные элементарные поселения сократили свою численность или исчезли. В районах, по которым имеется информация, его плотность населения не превышала 5 особей/га, поэтому, основываясь только на опубликованных материалах, нами указано именно это значение как средний показатель (рис 6). В начале 10-х гг. нашего столетия в Аларском, Куйтунском и Черемховском районах плотность населения длиннохвостого суслика составляла 3–5 особей/га. В Усольском и Нукутском районах в этот период отмечались поселения с плотностью до 10 особей/га (Холин, Вержуцкий, Попов, 2020).

В настоящее время плотность населения длиннохвостого суслика в Верхнем Приангарье в среднем оценивается в 8 особей/га. Наибольшие ее показатели отмечены в Балаганском, Черемховском и Баяндаевском районах. В настоящее время можно говорить о высокой плотности населения зверьков во всех остальных административных районах, располагающихся на исследуемой территории, за исключением Братского и Тулунского (табл. 1).

Таблица 1 – Средняя плотность населения *S. undulatus* по административным районам Иркутской области, особей/га

Район	n	M±m	Lim
Братский	3	2,67±1,08	1-4
Иркутский	6	4,17±1,04	1-8
Тулунский	3	4,67±1,08	3-6
Усть-Удинский	6	5±0,75	2-7
Зиминский	20	6,10±0,81	1-15
Боханский	21	6,85±0,71	2-14
Усольский	11	6,45±1,35	2-14
Ангарский	10	8,20±0,97	3-12
Заларинский	17	8,29±0,89	2-14
Эхирит-Булагатский	7	7,71±1,44	3-13
Аларский	9	8,67±1,41	3-15
Куйтунский	7	8,71±2,31	2-18
Нукутский	20	8,85±0,94	2-16
Осинский	12	8,92±1,26	4-17
Балаганский	8	12,63±2,86	2-25
Черемховский	10	12,9±2,56	2-24
Баяндаевский	13	13,77±1,89	2-20

Современные средние значения плотности населения длиннохвостого суслика с привязкой к административным районам Иркутской области в целом отражают многолетнюю динамику и в рамках интерполяции также сопоставимы со сведениями, опубликованными по локальным участкам ранее (рис. 6).

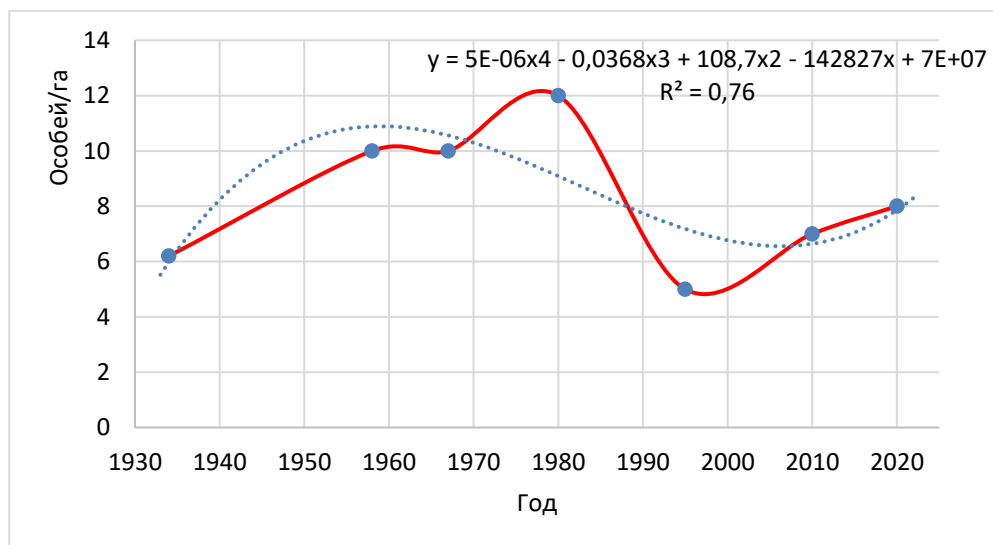


Рисунок 6 – Ретроспективная плотность населения *S. undulatus* на территории Верхнего Приангарья

С учётом разноплановости исследовательских работ, проведённых ранее, ретроспективная оценка плотности населения в Верхнем Приангарье демонстрирует увеличение численности до 80-х гг. прошлого столетия.

Спад плотности населения суслика отмечался к середине 90-х гг. С начала XXI века она растёт и уже превышает значения, зафиксированные в 1934 г. Построение полиномиального тренда с высокой степенью достоверности ($R^2=0,76$) аппроксимирует имеющиеся данные, позволяя сформировать представления о динамике плотности населения длиннохвостого суслика за последние 80 лет (рис. 6). В целом многолетнее состояние численности длиннохвостого суслика в Приангарье можно оценить как стабильное ($IS=0,69$), отмеченные флуктуации не являются критическими, а дальнейшие прогнозы роста плотности его населения положительны.

4.4. Связь числа поселений с занимаемой ими площадью

Открытые участки в Верхнем Приангарье рассматриваются как территории, пригодные или потенциально пригодные для обитания длиннохвостого суслика. Не все полевые, луговые и степные участки местности привлекательны как среда обитания для этого вида. Разнородность свойственности угодий для суслика позволяет ему, реагируя на воздействие факторов среды, перераспределять свои поселения в пространстве, выбирая наиболее удобные участки местности, сформировавшиеся в тот или иной период времени (Шилов, 1982).

На опытной площадке в окрестностях города Зима, по экспертной оценке, с привлечением космических снимков, площадь пригодных мест для обитания суслика составила 21 га, из которых 7 % площади занято под его поселения. Площадь поселений, их число и размеры изменяются в зависимости от плотности населения зверьков (рис 7). Минимальное количество поселений на площадке отмечено весной 2015 г., осенью 2019 г. и весной 2020 г. В это время размеры участков занятых под сусликовины изменялись в пределах 11 920 м² до 13 825 м².

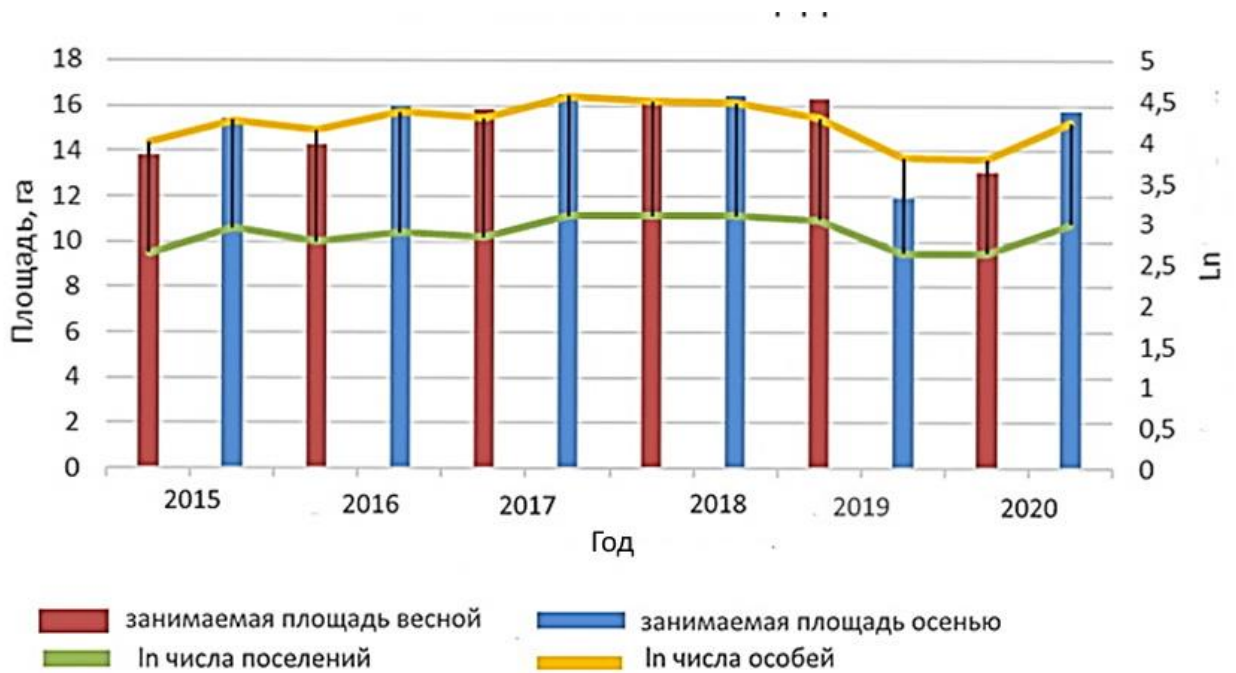


Рисунок 7 – Связь площади поселений с числом особей и количеством поселений на экспериментальной площадке в Зиминском районе

Максимальные площади, занятые 22 поселениями, отмечены осенью 2017 и 2018 гг. Их размеры изменялись от 16 308 м² до 16 529 м² (рис. 7). Следуя предложенной для обобщённого анализа численности суслика и его распределению по территории, нами на карте отображались поселения сусликов, их сезонное перераспределение по территории и значения плотности (по трёхбалльной шкале) (Приложение А.1). В течение всего периода наблюдений, поселений с низкой плотностью на площадке было больше, чем со средней и высокой. Их число колебалось от восьми весной 2015 г. до 17 весной 2019 г. Оценка силы связи формирования этой группы поселений на площадке с занимаемой ими площадью оказалась не высокой ($r=0,64$). За все время наблюдений четыре поселения данной категории сохраняли свою дислокацию и статус «мало». В восьми поселениях изменялась плотность населения до статуса «средняя численность». В трех случаях поселения с низкой численностью возникали ненадолго и «исчезали» с конкретного участка. Плотность населения суслика, оцененная как «средняя», и число сусликовин достаточно сильно коррелировали с размерами

участков, занимаемых ими ($r=0,89$). В целом сила связи между площадью и числом расположенных на ней сусликов оценена как высокая (рис.8).

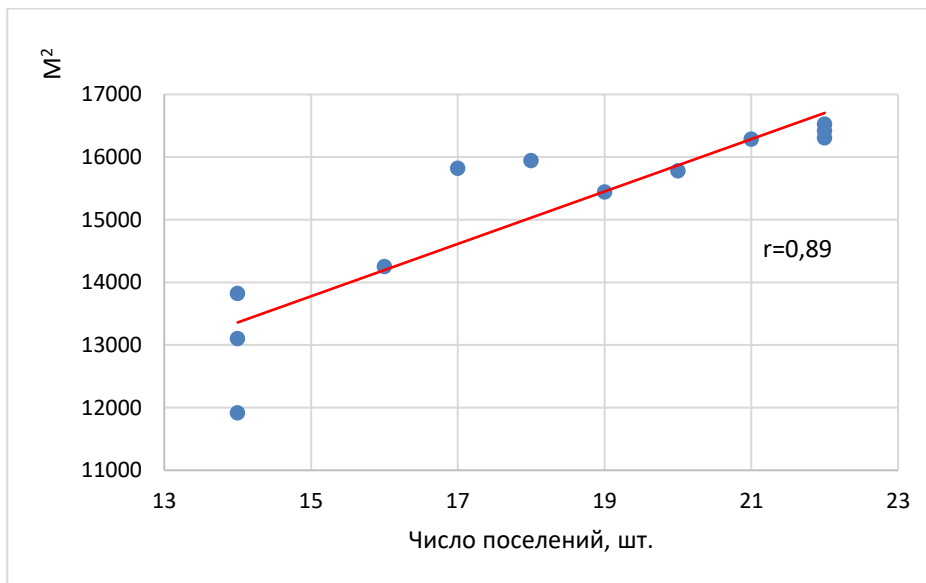


Рисунок 8 – Зависимость занимаемой *S. undulatus* площади с числом поселений на экспериментальном участке в Зиминском районе

Одно поселение с высокой плотностью населения суслика появилось осенью 2016 г., оно сформировалось на месте постоянной группировки со средней плотностью и просуществовало до осени 2018 г. Весной 2019 г. наблюдалось расселение сусликов по территории, в результате чего, их численность в группировке уменьшилась также как и ещё в двух поселениях со средней плотностью. В результате весной этого года на опытной площадке наблюдалось максимальное количество поселений (17) (Приложение А.1г, А.1з). После летнего наводнения 2019 г. часть поселений была разрушена и к осени сохранилось 13 группировок с низкой численностью и одна на участке, где ранее отмечалось высокое обилие суслика (Приложение А.1л, А.1м).

На Мегетской площадке пригодная площадь для норной жизнедеятельности суслика составляет 17 га, из которых 10 % занимают поселения суслика (Приложение А.2). Минимальное количество поселений отмечено весной 2015 г. По 25 поселений насчитывали осенью 2019 и 2020 гг. Весенние учёты жилых нор показали их наибольшее количество в 2019 г. (рис.

9). Общая площадь, занятая сусликовинами, изменялась в пределах 14023–16804 м².

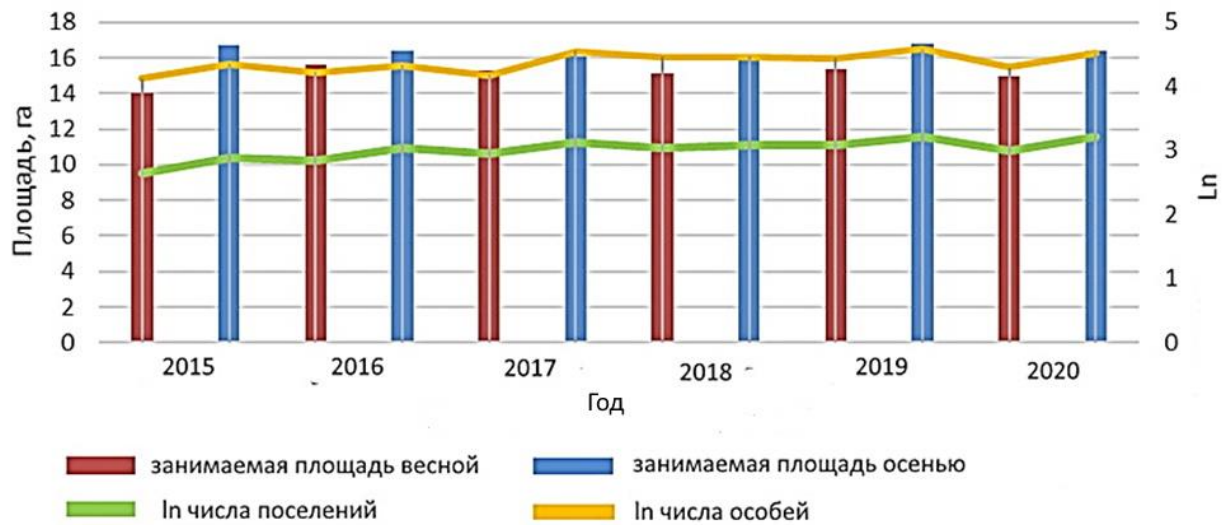


Рисунок 9 – Связь площади поселений с числом особей и количеством поселений на экспериментальной площадке в Ангарском районе

На Мегетской площадке также, как и на Зиминской, больше всего насчитывали поселений с низкой плотностью населения. Меньшего всего их отмечено весной 2015 г., по 8 и 14 группировок учтено осенью 2019 и 2020 гг. соответственно. Сила связи поселений, имеющих плотность группы не выше одного балла, с занимаемой ими площадью сильная ($r=0,77$). Данная группа поселений за период наблюдений стабильно располагалась на одних и тех же участках, меняя общую занимаемую площадь (Приложение А.2). Лишь три колонии поменяли статус в 2016-2017 гг., их численность достигала двух баллов (Приложение А.2е, А.1г). Два поселения с высокой плотностью населения нами фиксировались на одном и том же участке в течение всего периода наблюдений, при этом периодически менялась их конфигурация. Осенью 2015 г. за счёт прибылых сусликов была отмечена третья группировка с плотностью населения три балла (Приложение А.2б), однако весной 2016 г. ее плотность снизилась до двух баллов и более не поднималась (Приложение А.2в). Подобные пульсации площади и числа поселений описаны для малого

суслика в случаях, когда одни поселения служат ядром, и в них увеличивается число обитателей, а другие поселения могут сливаться с соседними или служить источником образования новых за счёт мигрантов (Шилова, Савинецкая, Неронов, 2009; Попов, Яковлев, Санджиев, 2016).

В среднем на двух модельных участках площади, занятые под отдельные сусликовины, составили $832,2 \pm 25,4 \text{ м}^2$ в окрестностях г. Зима и $779,7 \pm 33,8 \text{ м}^2$ в окрестностях п. Мегет. Указанные площади более чем в два раза превосходят таковые, описанные для равнинных участков в дельте Голоустной, которые в свою очередь превосходят в полтора раза занятые территории в пойменных местообитаниях и более чем в три раза сусликовины, расположенные на остепененных склонах, прилегающих к лесу (Холин, Вержуцкий, 2011). В Туве в долине реки Оначи получены данные, весьма схожие с нашими: средняя площадь, занятая агрегациями самок, занимала 965 м^2 , в смешанных поселениях – 1045 м^2 (Зонов, Вержуцкий, Попов, 1988). В более поздних работах, относящихся к Южной и Юго-Западной Туве, средняя площадь сусликовины для шести разных популяций составила $891,1 \pm 63,7 \text{ м}^2$ (Холин, Вержуцкий, 2009), что сопоставимо с нашими данными. Сусликовины, отмеченные нами на площадках как агрегации самок, также имели меньшие размеры участков. Занятые сусликами площади не во всех случаях были пропорциональны числу поселений (рис. 8,10).

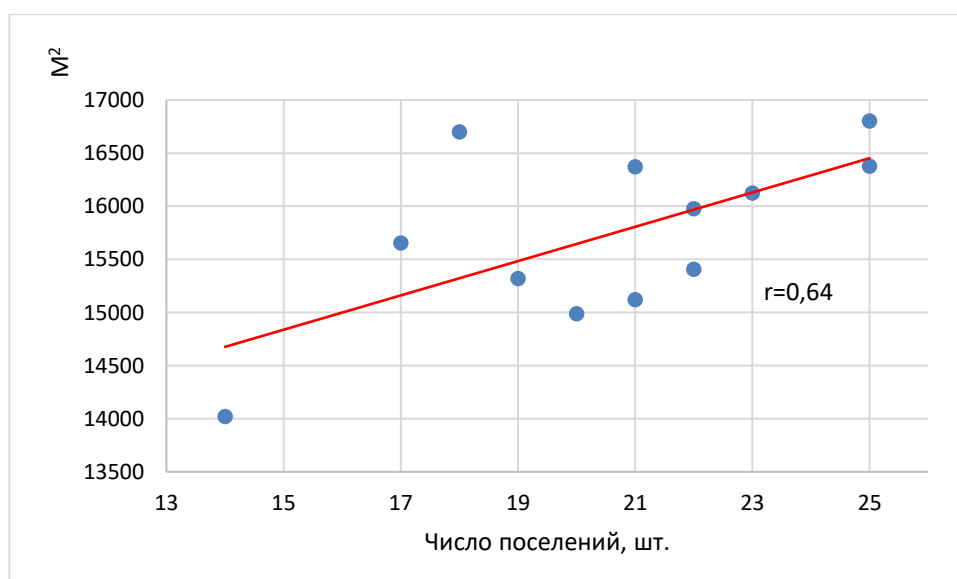


Рисунок 10 – Зависимость занимаемой сусликами площади с числом поселений на экспериментальном участке в Ангарском районе

Высокий уровень корреляции параметров на Зиминской площадке демонстрирует, что с увеличением/уменьшением плотности населения, соответственно, изменяется число поселений и занимаемая ими площадь. Невысокая сила связи между числом поселений и пространством занятых участков на Мегетской площадке объясняется за счёт поселений суслика с низкой плотностью населения, которые в сумме занимают гораздо бóльшие площади, чем поселения со средней и высокой (Приложение А.2). Нестабильность их границ и близкое расположение друг к другу приводят к тому, что увеличение или уменьшение их числа во многом связано с разделением одного поселения или, наоборот, со слиянием двух и более в одно.

В Верхнем Приангарье *S. undulatus* на сегодняшний день занимает лишь небольшую часть пригодной территории. Площадь, занимаемая поселениями, постоянно меняется и чаще всего зависит от численности элементарных группировок. В свою очередь связь этих процессов имеет различия в разных районах лесостепи и зависит от множества факторов.

Глава 5. Черты биологии *S. undulatus* в Верхнем Приангарье

5.1. Сезонная активность

Изучение фенологических фаз животных, выраженных в конкретных формах поведения, имеет большое значение в изучении биологии и экологии конкретного вида. Биология *S. undulatus* характеризуется прежде всего двумя важными периодами – время спячки и время активности, а также вполне конкретным набором фенофаз время прохождения которых в условиях Верхнего Приангарья может отличаться в зависимости от территориального месторасположения поселения. При подробном рассмотрении годового цикла во время основных фенофаз выявляются дополнительные характерные для каждой половозрастной группы (рис. 11).



Рисунок 11 – Фенологический цикл *S. undulatus* в Верхнем Приангарье по возрастным группам

Так, для взрослых самцов из основных фенофаз выделяют брачный период, у взрослых самок кроме этого – время беременности и отдельный период нахождения в норе для рождения сусят. У сеголетков можно выделить момент первого выхода из нор после рождения и расселение (рис. 11).

В зависимости от годовых флуктуаций погодных явлений и географической широты расположения местообитаний, бюджет времени у длиннохвостого суслика имеет отличия. Чаще выход из спячки *S. undulatus* в южной части Верхнего Приангарья проходит в третьей декаде марта – первой декаде апреля, а в северной части Приангарья выход из нор отстает приблизительно на месяц (рис. 12) (Гончаров, Саловаров, 2020).

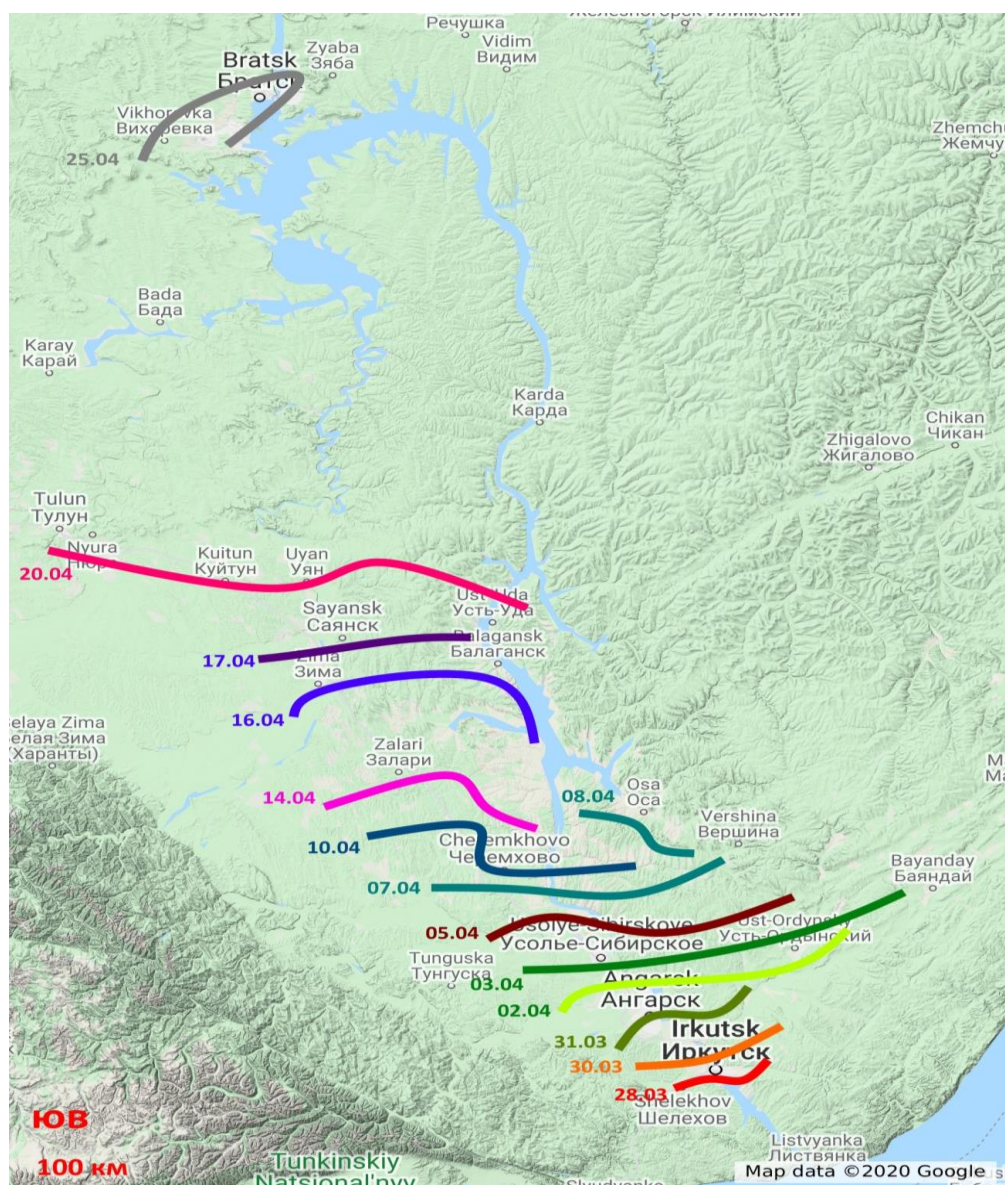


Рисунок 12 – Средние сроки выхода первых *S. undulatus* из спячки на поверхность в Верхнем Приангарье

Уход в спячку сильно не варьирует и происходит по всей территории с середины августа до конца сентября. В начале октября суслики на поверхности не встречаются. Известно, что чем благоприятнее погодные условия, тем раньше суслики выходят из зимней спячки и позже уходят в нее. Так, например, *S. pugnax*, обитающий на открытых пространствах Крыма, выходит из спячки с середины февраля и наиболее активные зверьки могут оставаться на поверхности до ноября (Дулицкий, Товпинец, Евстафьев, 2002). У длиннохвостых сусликов, обитающих в условиях Западного Забайкалья Б.Б. Бадмаев (2007) фиксировал выход из спячки с 27 марта, а массовый заход в норы – во второй декаде сентября. М.Н. Смирнов (2011) наблюдал выход с 21 марта и массовый заход зверьков в норы во второй декаде сентября в условиях юга Красноярского края. После выхода из спячки в весеннее время у *S. undulatus* наступает фаза активности, включающая в себя множество форм поведения, бюджет которых меняется в течение сезона бодрствования зверьков.

Сразу после выхода из спячки наступает брачный период, который длится в среднем 20-25 дней (Бадмаев, 2007; Смирнов, Минаков, 2011; Гончаров, Неустроева, Саловаров, Кузнецова, 2015). Стоит отметить, что наиболее активны в весеннее время самцы длиннохвостого суслика. Они выходят из спячки первыми, маркируют свою территорию, прогоняют чужаков, много времени уделяют «самомечению» (Дулицкий, Товпинец, Евстафьев, 2002; Бадмаев, 2007; Смирнов, Минаков, 2011; Гончаров, Неустроева, Саловаров, Кузнецова, 2015). Самки выходят из нор позже на несколько дней и в первое время ведут себя по отношению к самцам агрессивно. Бюджет времени самки, в большей части, расходуют на поиск пищи и питание до того момента, как они будут готовы к спариванию (рис. 11). Перед началом спаривания самцы постоянно находятся у их нор, и питание для них уходит на второй план. Поведение в брачный период у *S. undulatus*, обитающего в Предбайкалье, Забайкалье и Якутии носит маркировочный характер и, в целом, сходно с характером действий *S.*

rugosus, обитающего в Крыму (Винокуров, Архименко, 1982; Бадмаев, 2007).

Все суслики ведут дневной образ жизни (Скурат, 1972; Винокуров, Архименко, 1982; Дулицкий, Товпинец, Евстафьев, 2002; Бадмаев, 2007). Наши наблюдения полностью подтверждают существующее мнение, что время выхода сусликов из нор и заход в норы в течение суток связаны с временем восхода и заката солнца ($r=0,91$) (табл. 2).

Таблица 2 – Продолжительность нахождения *S. undulatus* в норах в зависимости от длительности светового дня весной

Месяц	Восход	Время первой встречи суслика на поверхности	Закат	Время последней встречи суслика на поверхности
Март	07:07:10 (20.03.2015)	9:03	19:13:08 (20.03.2015)	17:58
Апрель	06:40:17 (01.04.2015)	8:32	19:36:08 (01.04.2015)	18:55
	06:19:28 (10.04.2015)	8:29	19:51:40 (10.04.2015)	19:02
	05:57:16 (20.04.2015)	8:07	20:09:01 (20.04.2015)	19:26
Май	05:34:41 (01.05.2015)	07:48	20:28:03 (01.05.2015)	20:04
	05:18:12 (10.05.2015)	07:30	20:43:16 (10.05.2015)	20:25
	05:02:43 (20.05.2015)	06:55	20:59:06 (20.05.2015)	20:40

В третью декаду марта зверьки начинают выходить из нор примерно в девять утра, а полностью прячутся в них к 18:00. Время, проведенное зверьками в норах в светлое время суток, занимает по продолжительности первое место среди других форм поведения, и составляет около 75 % от всего бюджета времени (рис. 13). В период с 11:00 до 16:00 животные находятся в убежищах в среднем от 25 до 28 минут. С уменьшением светлого времени суток продолжительность нахождения сусликов в норах пропорционально увеличивается. Относительно дневного периода времени четких зависимостей

от времени восхода и заката солнца нами не обнаружено. Однако есть предположение, что столь длительное пребывание зверьков в норах обусловлено низкими температурами окружающей среды, холодным ветром и/или атмосферными осадками в виде снега. У *S. pygmaeus*, обитающего в Крыму, в марте уже активно идёт брачный период и аналогичное поведение наблюдается раньше в феврале (Дулицкий, Товпинец, Евстафьев, 2002).

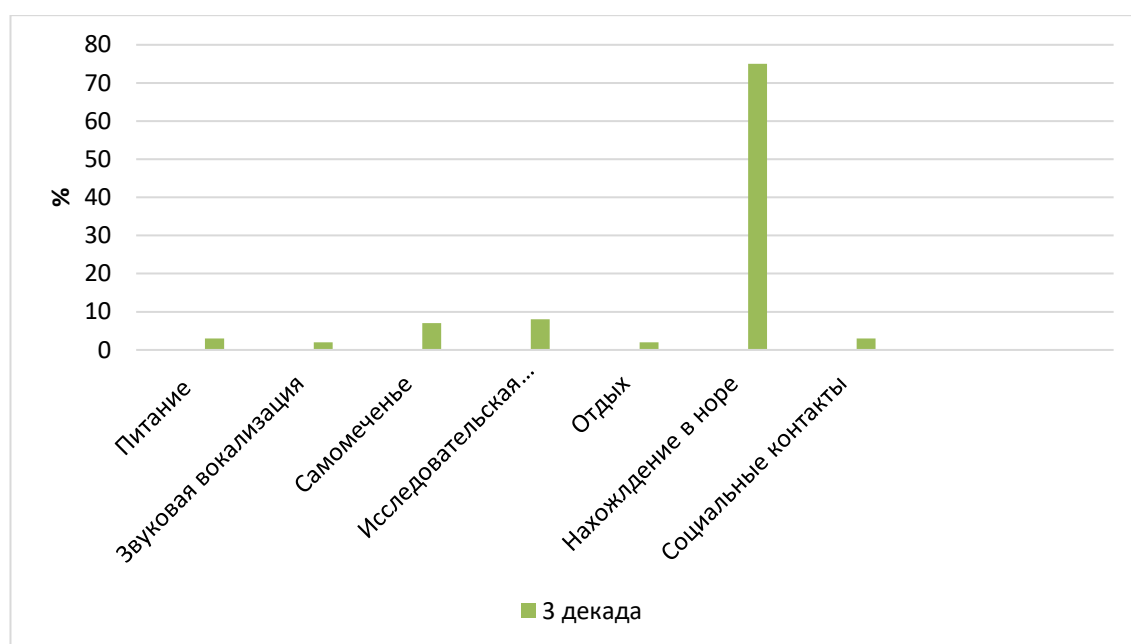


Рисунок 13 – Доля используемых *S. undulatus* форм поведения в светлое время суток в марте 2015 г.
(п. Мегет Ангарского района Иркутской области)

Исследовательская деятельность, которая занимает второе место по затратам времени длиннохвостого суслика, составляет 8 % и распределена на все светлое время суток, занимая в каждом часовом интервале от 2 до 15 минут. Максимальные затраты бюджета времени на данную деятельность приходятся на период с 10:00 до 16:00.

Мечение тела или самомечение – один из основных поведенческих актов, присущий периоду размножения. Данный акт у самца обязателен перед и после взаимодействия с самкой, после прогона с территории чужака, а также при очередном перемещении по территории. Данный акт зверёк производит посредством имеющихся у него желёз (Скурат, 1972). Процесс самомечения

подробно описан Б.Б. Бадмаевым (2007). В третьей декаде марта на самомечение самцы тратят около 7 % бюджета времени. Больше всего времени данному акту зверьки уделяют в период с 11:00 до 16:00 и тратят на это от 9 до 12 минут.

Социальные виды деятельности длиннохвостого суслика условно разделены на голосовую коммуникацию и на непосредственное общение животных друг с другом. Данные формы поведения в среднем занимают 5 % всего времени, которое суслики находятся на поверхности. Вокализация зверьков обычно выражается в свистах и чеканье безадресного характера, слышимых непосредственно человеческим слухом (Комарова, Формозов, Брандлер, Никольский, 2014; Гончаров, Неустроева, Саловаров, Кузнецова, 2015). Резкий, громкий и протяжный свист заставляет зверьков вставать на задние лапки (поза столбиком) и наблюдать за происходящим. Данный вид вокализации продолжается до нескольких минут. Максимальные значения актов звуковой вокализации также приходятся на период времени с 11:00 до 16:00.

В брачный период между самцами обостряется конкуренция за владение как территорией, так и самками, поэтому в брачный период нами выделен такой поведенческий акт, как прогон чужака. Стоит отметить, что в начале третьей декады марта самцы выходят из спячки неравномерно, и поэтому плотность зверьков на поверхности в этот момент довольно невысока, однако, если вышедшие из спячки зверьки находятся близко, то контакты друг с другом неизбежны. В связи с этим, на данный акт самцы тратят при наличии конкурента около 3 % бюджета времени в максимальное время активности зверьков с 11:00 до 16:00.

Форма комфортного поведения нами условно разделена на собственно отдых и уход за покровами тела. На это суслик тратит 2 % всего времени своего нахождения на поверхности. Достоверных среднесуточных отличий за данный период времени для форм комфортного поведения не отмечено, при

этом, в течение светового дня выделено время, в которое суслики наиболее часто отдыхают - с 12:00 до 15:00, на отдых уходит в среднем 4–6 минут.

Питанию в брачный период самцы уделяют мало времени, тому есть несколько причин. Во-первых, самцы выходят из спячки с ещё достаточным слоем подкожного жира, что во время брачного периода позволяет им быть активными и, во-вторых, в это время добыть и найти себе пищу достаточно проблематично, поэтому, чтобы не расходовать энергию на эти цели, самцы питаются лишь при коротких остановках остатками прошлогодней травы, выкопанными корешками, также останками животных, при перемещении по своей территории. Всего за время нахождения на поверхности в светлое время суток в марте, зверьки тратят на питание около 3 % бюджета времени. Поведение длиннохвостого суслика, обитающего в Верхнем Приангарье, во время гона сравнимо с поведением длиннохвостого суслика, обитающего в Западном Забайкалье (Бадмаев, 2007).

В Верхнем Приангарье гон продолжается до первых чисел мая, в южных частях лесостепи он заканчивается раньше. Как и в конце марта, в апреле самцы остаются активными. Самки к первой декаде апреля в южных районах лесостепи готовы к спариванию, об этом свидетельствует их поведение по отношению к самцу. Самки проявляют меньше агрессии к самцу и позволяют ему зайти в свою нору. Когда самец уходит от самки, например, отогнать чужака со своей территории, или оббежать ее, метя все норки, расположенные на ней, самка продолжает активно добывать пищу и питаться рядом со своей норкой.

Температурный режим влияет на нахождение зверьков на поверхности и при неблагоприятных погодных условиях (осадки или сильный ветер) они большую часть времени находятся в норках (рис. 14).

В первую декаду апреля зверьки начинают выходить из нор примерно к девяти утра, к концу апреля выходят уже с восьми часов. В начале апреля заходят в норы к 19:00 часам вечера, в конце месяца немного позже.

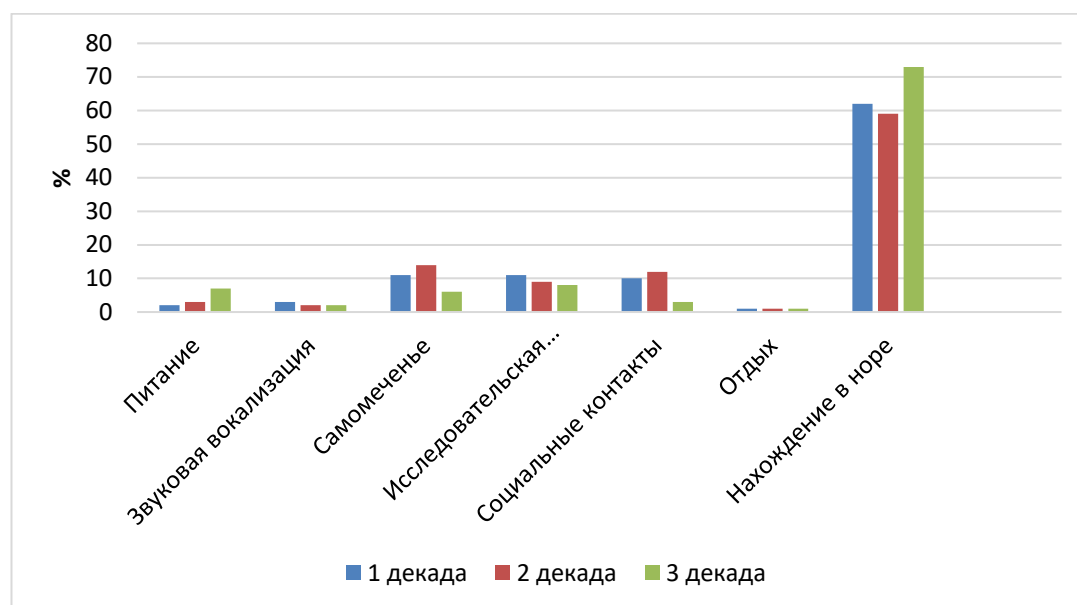


Рисунок 14 – Доля используемых *S. undulatus* форм поведения в светлое время суток по декадам в апреле 2015 г. (п. Мегет Ангарского района Иркутской области)

Зверьки проводят в норах большую часть времени, в сравнении с другими формами поведения. Самцы на протяжении всего апреля активно посещают норы самок: в первую декаду апреля они тратят на это около 62 % от всего бюджета времени, во вторую декаду – 59 % и в третью – 73 % от бюджета времени (рис. 16). В первую декаду апреля не все самки готовы к спариванию, в этом случае самцов в норы они не впускают. С 15:00 до 17:00 животные находятся в убежищах больше всего времени – в среднем от 14 до 28 минут в течение часа. Во вторую декаду зверьки чаще заходят в норы начиная с 15:00, практически все самки к этому времени уже не проявляют агрессии к самцам. На начало третьей декады апреля приходится пик брачного периода. По нашим наблюдениям, самец в норе с самкой дольше 5 минут не находится, однако суммарно самцы находятся в норках до 32 мин. в течение часа.

В апреле на мечение тела самцы уделяют от 6 до 14 % бюджета времени. Максимальные затраты приходятся на вторую и начало третьей декады апреля. Больше всего времени на проведение данного акта приходится к периоду с 10:00 до 17:00, тратится на это от 5 до 19 минут.

Исследовательская деятельность у длиннохвостого суслика в апреле занимает третье место по затратам времени и составляет 8–11 %, распределяется на все светлое время суток и занимает в каждом часовом интервале от 2 до 20 мин. Максимальные затраты бюджета времени на данную деятельность приходится на период с 9:00 до 17:00. Больше всего времени на данную форму поведения суслики тратят в первой декаде апреля. В этот период они обследуют и метят территорию секретами желёз, в результате чего у самцов появляются проплешины за ушками и их легко отличить от самок. В третью декаду апреля самцы меньше тратят времени на исследовательскую деятельность и больше уделяют внимание контактам с самкой.

В апреле социальные виды деятельности длиннохвостого суслика занимают до 12 % от бюджета времени. Основу составляет взаимодействие с самками, прогон со своей территории других самцов. В брачный период они часто калечат друг друга, в зависимости от плотности колонии самцы за час могут прогонять конкурентов до семи раз. Гораздо больше времени самцы уделяют самкам. В пик брачного периода самцы находятся с самкой до 80 минут в день. Наибольшие затраты на данную форму поведения в апреле приходится на период с 11:00 до 18:00.

Весь апрель в течение светлого времени суток самцы уделяют отдыху, около 1 % бюджета времени. К концу брачного периода в тёплые дни на эту форму поведения они тратят несколько большее время. Чаще всего самцы отдыхают с 11:00 до 16:00, на это у них уходит в среднем 2-5 минут.

Питанию, как и в марте, самцы уделяют мало времени – около 3 %. По завершении брачного периода зверьки начинают тратить на потребление пищи около 7 % бюджета времени.

К концу апреля в Верхнем Приангарье активность длиннохвостого суслика, присущая брачному сезону, падает. Меняется поведение зверьков, самцы практически не проявляют интерес к самкам и по отношению к другим самцам становятся менее агрессивны. Зверьки все больше времени посвящают таким формам поведения, как питание и исследовательская деятельность.

Погодные условия становятся комфортными, и самцы начинают больше проводить времени на поверхности. Самки с увеличением сроков беременности, наоборот, все реже выходят из нор.

В мае, в ночные часы температура воздуха редко опускается ниже +3 °С, а дневные могут достигать +28°С. Активность сусликов в солнечные дни высокая. В дни, когда идёт дождь, зверьки уходят в норы и могут не выходить из них всё время пока погода неблагоприятная.

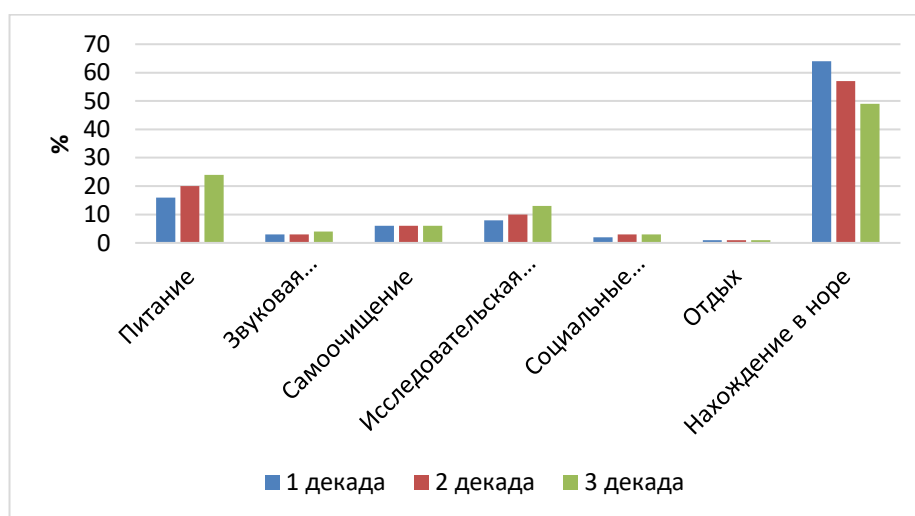


Рисунок 15 – Доля используемых *S. undulatus* форм поведения в светлое время суток по декадам в мае 2015 г.
(п. Мегет Ангарского района Иркутской области)

Начиная с первой декады мая суслики выходят из нор до 7:00, после 21:00 суслики на поверхности практически не встречаются (рис. 15). В это время большинство действий направлены на поиск пищи и обследование территории. На исследовательскую деятельность длиннохвостый суслик тратит от 8 % бюджета времени в первую декаду и от 13 % в третью декаду мая. Распределяется данный вид деятельности на все светлое время суток и занимает в каждом часовом интервале от 1 до 15 минут. Часы максимальных затрат бюджета времени на неё отмечены с 09:00 до 12:00 и с 14:00 до 18:00

На характер маркировочного поведения в брачный период указывает тот факт, что самцы длиннохвостого суслика активно занимались самомечением, а также мечением своей территории. В мае такое поведение отсутствует,

однако в ранние утренние часы суслики активно производят действия, похожие на самомечение, но с некоторыми отличиями. Во-первых, такие процессы производят зверьки обоих полов. Во-вторых, они больше похожи на чистку тела и своеобразное умывание. В-третьих, после такой процедуры самцы уже не метили территорию. Комплекс таких действий мы определили как самоочищение. На данную форму поведения расходовалось до 6 % от бюджета времени. Больше всего времени данному акту уделялось с 09:00 до 11:00. В целом, суслики совершают похожие процедуры в течение светлого времени суток, однако не тратят на это больше двух минут в часовой отрезок времени.

Начиная со второй декады мая беременные самки постепенно уходят в норы, поэтому социальная активность несколько падает. Голосовая коммуникация становится одной из важных составляющих непосредственного общения животных друг с другом. Данная форма поведения в среднем занимает до 3 % всего времени, когда суслики находятся на поверхности. Основу звуковой вокализации зверьков обычно составляют свисты и чеканье (Комарова и др., 2014). В мае данный вид вокализации продолжался до нескольких минут за сутки. Максимальные значения актов звуковых взаимодействий приходятся на период времени с 12:00 до 15:00.

Формы поведения, которые предполагают физический контакт между зверьками, мы определяем как социальный контакт. Это игры, обнюхивания, драки, ухаживания в виде взаимной чистки тела. На все это тратится до 3 % бюджета времени и, в отличие от брачного периода самцы уже не проявляют агрессии друг к другу.

Форма комфортного поведения представляет из себя собственно отдых. В самое тёплое время дня суслики могут лежать на брюшке или просто стоять столбиком на какой-либо возвышенности, чаще рядом с норами. Суслики пребывают в этой позе до 2 минут за световой день, что составляет около 1 % бюджета времени нахождения на поверхности. Наибольшее количество времени на эту форму поведения они тратят с 12:00 до 15:00.

Питанию в мае суслики уделяют значительно больше времени чем в апреле. В первую декаду суслики расходуют уже 16 % бюджета времени, а к третьей декаде мая 24 %. С мая зверьки начинают нагуливать жир, чем длиннее световой день и чем больше кормовая база, тем больше зверьки тратят свой бюджет на питание, расходуя на него до 25 минут в часовой интервал. В течение светового дня выделяется два периода времени, в которые суслики больше всего расходуют бюджет времени на принятие пищи – это утренние часы с 10:00 до 12:00 и вечерние с 14:00 до 19:00.

В Крыму у малого суслика на май приходится пик всей сезонной активности (Дулицкий, Товпинец, Евстафьев, 2002), тогда как у длиннохвостых сусликов, обитающих на Западе Забайкалья, юге Красноярского края (Бадмаев, 2007; Смирнов, Минаков, 2011) и Верхнем Приангарье, самочки в этот период ещё находятся в норах с новорождёнными сусликами, что закономерно объясняется климатическими различиями юга и запада страны.

В летний период у *S. undulatus* наблюдаются важные фенологические фазы – это выход на поверхность молодых зверьков, последующее их расселение, нажировка перед спячкой и постепенный уход в зимнюю спячку.

В летне-осенний период сохраняется связь времени выхода сусликов из нор и заход в них в течение суток со временем восхода и заката солнца при корреляции $r=0,91$ (табл. 3).

В июне в Приангарье ночные температуры редко опускаются ниже +10 °С, а дневные достигают +32 °С. Выпадение осадков в виде дождя наблюдается основном в первой и третьей декадах.

Таблица 3 – Продолжительность нахождения *S. undulatus* в норах в зависимости от продолжительности светового дня в 2015 г.

Месяц	Восход солнца	Время первой встречи суслика на поверхности	Закат солнца	Время последней встречи суслика на поверхности
1	2	3	4	5
Июнь	04:49:09 (01.06.2015)	06:35	21:15:14 (01.06.2015)	20:54
	04:43:21 (10.06.2015)	06:25	21:24:05 (10.06.2015)	22:20
	04:41:48 (20.06.2015)	06:23	21:29:35 (20.06.2015)	22:45
Июль	04:46:08 (01.07.2015)	06:32	21:29:36 (01.07.2015)	22:30
	04:53:52 (10.07.2015)	06:40	21:24:49 (10.07.2015)	22:11
	05:05:55 (20.07.2015)	06:45	21:14:53 (20.07.2015)	21:02
Август	05:23:35 (01.08.2015)	07:02	20:57:35 (01.08.2015)	20:56
	05:38:03 (10.08.2015)	07:15	20:41:33 (10.08.2015)	20:35
	05:54:36 (20.08.2015)	07:23	20:21:26 (20.08.2015)	20:18
Сентябрь	06:14:30 (01.09.2015)	08:06	19:55:00 (01.09.2015)	20:00
	06:29:19 (10.09.2015)	09:35	19:34:06 (10.09.2015)	19:21
	06:45:45 (20.09.2015)	09:54	19:10:21 (20.09.2015)	18:04

Как и в весеннее время, суслики прячутся в норы во время дождя (Гончаров и др., 2016). К сильным порывам ветра зверьки относятся спокойно и остаются на поверхности.

Выходят из нор суслики к 7:00 утра, заходят в норы к 22:00 вечера. К началу июня большинство растений вступает в вегетационный период, поэтому с пищей у сусликов проблем нет. На питание длиннохвостые суслики тратят все больше времени – от 25 % бюджета времени в первую декаду и до 40 % бюджета времени в третью декаду июня (рис. 16). Распределение времени, затрачиваемого на кормление, в течение суток увеличивается с 7:00

до 14:00. После 14:00 пищевая активность несколько снижается, а с 16:00 начинается ее пик, который длится до 20:00 вечера.

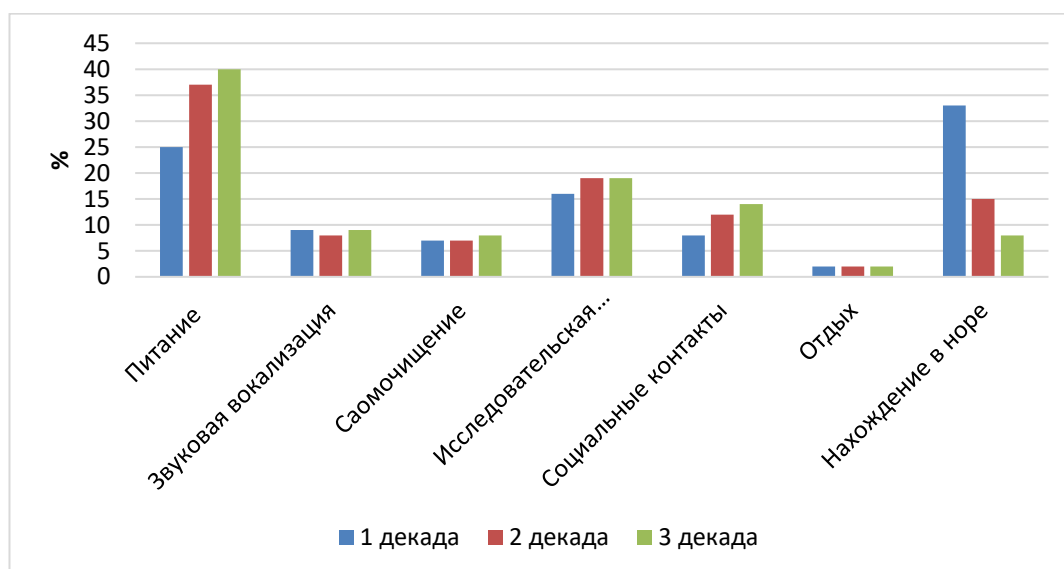


Рисунок 16 – Доля используемых *S. undulatus* форм поведения в светлое время суток по декадам в июне 2015 г.
(п. Мегет Ангарского района Иркутской области)

В июне формы исследовательской деятельности занимают 16 % в первой декаде месяца и 19 % во второй и третьей декадах. Исследовательская деятельность длиннохвостого суслика распределена неравномерно – в светлое время суток ее первый пик приходится на период с 7:00 до 12:00. В это время суслики тратят в среднем от 15 до 22 минут в каждом часовом интервале. Второй пик совпадает с пиком пищевой активности и происходит с 15:00 до 20:00. В пик исследовательской активности животные расходуют в среднем 15 минут в каждый часовой интервал. Повышение доли данного вида деятельности по декадам можно объяснить июньским появлением на поверхности как молодых сусликов, так и самок, которым жизненно важно изучить свою среду обитания.

В начале июня в Верхнем Приангарье молодые суслики только начинают выходить из нор. Выход длится до третьей декады июня. В первой декаде до 33 % бюджета времени суслики проводят в норах, связано это с тем, что молодые самцы и самки представляют собой легкую добычу для птиц и

зверей. При малейшей опасности самка уходит в нору вместе с сусликами. В дальнейшем, самки набирают сил, молодые суслики становятся более осмотрительными, что позволяет им уходить дальше от нор и дольше оставаться на поверхности. Так, во второй декаде июня суслики нахождение в норе расходуют до 15 % бюджета времени, а в третьей – уже восемь процентов. По нашим наблюдениям, в самое жаркое время взрослые суслики уходят в норы в ущерб пищевой и исследовательской активности в обеденное время.

Комфортное поведение у длиннохвостых сусликов занимает до 2 % всего бюджета времени на протяжении трех декад июня. Отдыхают суслики чаще всего в обеденное время, затрачивая до 6 минут за часовой интервал. Также суслики могут пребывать в покое в утренние и вечерние часы, однако на это у них уходит не более 2 минут за часовой интервал.

По утрам зверьки тщательно чистят свои покровы тела, часто при этом используя утреннюю росу. На данную форму поведения в утренние часы зверьки могут расходовать до 22 минут за часовой интервал, что составляет до 8 % процентов от суточного бюджета времени. Днём суслики также ухаживают за собой, однако тратят на это гораздо меньше времени.

По мере выхода самок и молодых сусликов, увеличиваются затраты бюджета времени на формы поведения социальной активности. В первую декаду социальная активность занимает до 8 % бюджета времени, суслики тратят на это в среднем 8 минут за часовой интервал. В третью декаду они расходуют от 14 % бюджета времени на формы поведения социальной активности, занимая на это в среднем 13 минут за часовой интервал. Основу социальных связей составляют молодые суслики, а также самки. Взрослые же самцы уделяют больше времени питанию. Молодые зверьки увлечены играми между собой (бегают друг за другом, борются), которые происходят в основном после жировки. Продолжительность таких игр составляет несколько минут, причём играют в основном по два зверька. Агрессию проявляют редко, в основном из-за пищи. Также зверьки могут обнюхиваться, редко – чистить

друг друга. Стоит отметить, что ближе к августу игры молодых зверьков начинают носить более агрессивный характер и становятся все более похожими на драки, которые могут приносить увечья (Шовен, 1972). Связано такое явление с более сложной социальной структурой у длиннохвостого суслика, например, в отличие от таковой малого суслика (Шовен, 1972). Основой для драк в это время может служить борьба за питание и территорию.

Звуковая вокализация также занимает все большую долю в бюджете времени сусликов, обитающих в Верхнем Приангарье. На данный вид деятельности суслики тратят до 9 % бюджета времени в июне. При наблюдении нами за длиннохвостыми сусликами выявлено, что начало чеканья происходило спонтанно и продолжалось в июне в среднем до 12 минут. Происходило это следующим образом: взрослый суслик, находясь на самом высоком месте территории размещения колонии, начинал производить звуки похожие на чеканье, остальные зверьки также становились в позу «столбика», откликались такими же звуками. Совершалось данное действие чаще всего в период с 11:00 до 16:00. Помимо этого, суслики издают резкий свист, который означает приближение какого-либо животного, представляющего опасность или атаку хищной птицы на колонию. При таком свисте суслики становились столбиком и наблюдали за происходящим или сразу забегали в норы.

Наибольшая сезонная активность длиннохвостого суслика в Верхнем Приангарье приходится на конец июня, июль и начало августа (рис. 17,18), тогда как для малого суслика, обитающего в Крыму, это уже время спада активности в колониях, поскольку взрослые особи постепенно уходят в спячку (Дулицкий, Товпинец, Евстафьев, 2002).

Погодные условия в 2015 г. в эти месяцы были достаточно благоприятными для жизнедеятельности длиннохвостых сусликов.

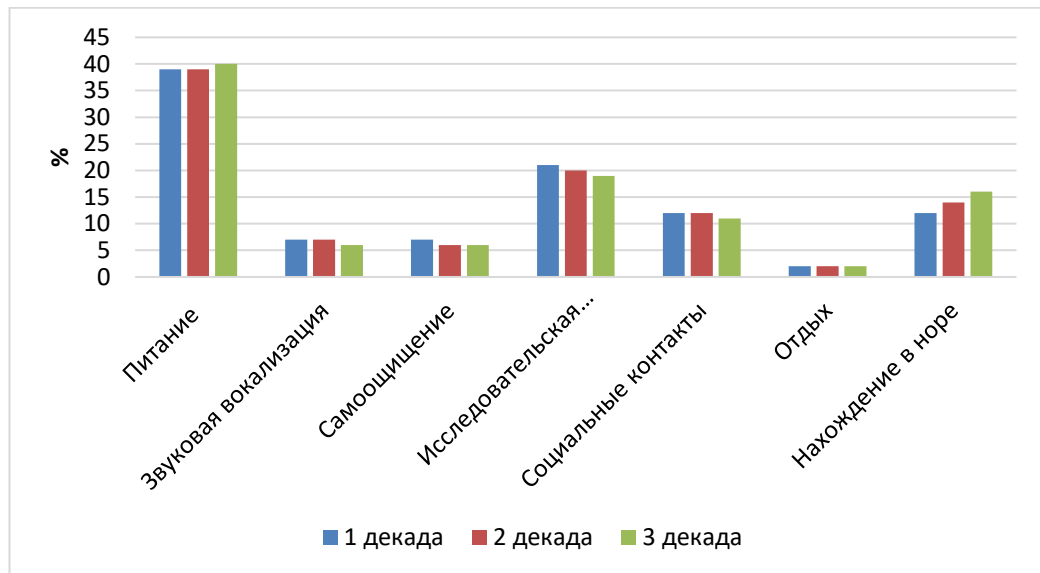


Рисунок 17 – Доля используемых *S. undulatus* форм поведения в светлое время суток по декадам в июле 2015 г. (п. Самара Зиминского района Иркутской области)

Температурный режим в июле-августе был для исследуемой территории обычным, в третьей декаде августа случались заморозки. Атмосферные осадки в июле были зафиксированы в первой и второй декадах, а в августе – в течение всего месяца. Однако большого влияния на изменения суточной активности данные погодные условия не оказывали, поскольку дожди были кратковременными.

Со второй декады августа активность сусликов начинает спадать, это можно объяснить постепенным уходом в спячку взрослых особей (рис. 18). Как отмечают многие авторы, первыми уходят в зимнюю спячку взрослые самцы, затем самки и в последнюю очередь – молодые зверьки, такой принцип характерен для большинства видов рода *Spermophilus*, в том числе длиннохвостого и малого (Володин, 1959; Дулицкий, Товпинец, Евстафьев, 2002; Бадмаев, 2007; Попов, Ильченко, 2008; Гончаров, Неустроева, Кузнецова, 2016). Температурный режим в Зиминском районе изменился, стало заметно холоднее, в утренние и вечерние часы воздух охлаждался до +4 °С, прогреваясь в обеденные – до +22 °С, к тому же в первой декаде августа часто шли дожди, поэтому активность *S. undulatus* снижалась заметнее.

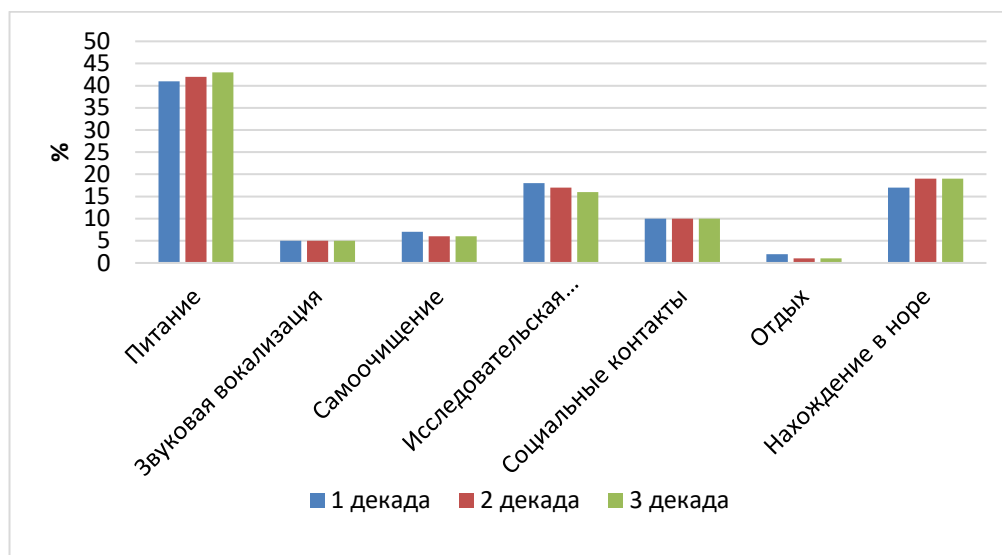


Рисунок 18 – Доля используемых *S. undulatus* форм поведения в светлое время суток по декадам в августе 2015 г. (п. Самара Зиминского района Иркутской области)

Средний показатель доли используемых длиннохвостым сусликом форм поведения в светлое время суток по декадам в сентябре показан на рисунке 19.

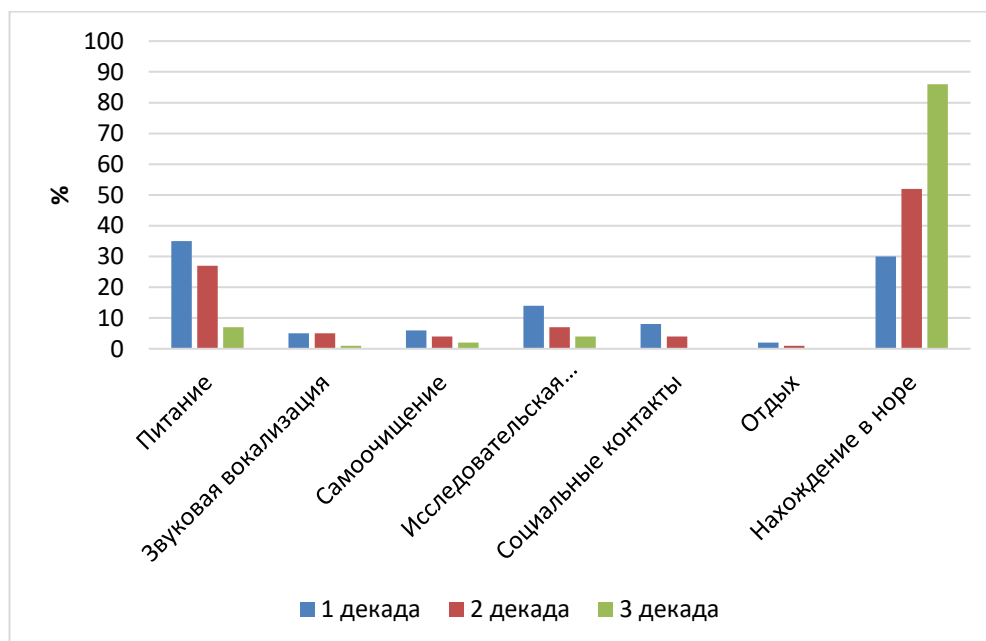


Рисунок 19 – Доля используемых *S. undulatus* форм поведения в светлое время суток по декадам в сентябре 2015 г. (п. Самара Зиминского района Иркутской области)

К началу сентября в Верхнем Приангарье на поверхности остаются в основном молодые зверьки. В первую декаду сентября суслики находятся на поверхности с 9:00 до 21:00.

Как и в летний период времени, суслики большую часть времени тратят на кормежку. В первой декаде на нее расходуют до 35 % бюджета времени – до 40 мин за часовой интервал. В сентябре пищевая активность равномерно распределена в течение всего светлого времени суток. В третьей декаде сентября на питание тратится уже не более семи процентов бюджета времени.

Исследовательская активность у длиннохвостых сусликов занимает все меньше времени и направлена, в основном, на поиск пищи. В первую декаду сентября у сусликов на данный вид деятельности приходится до 14 % бюджета времени, а к третьей декаде – всего 4 %.

Социальная активность также затухает по мере ухода сусликов в спячку. Максимальные затраты в сентябре приходятся на первую декаду – до 8 % бюджета времени. Социальную активность больше всего проявляют молодые особи, это выражается также через игры, борьбу за пищу, взаимные обнюхивания.

Звуковая вокализация составляет до 5 % бюджета времени в сентябре и выражается свистом и чеканьем. Происходит она по-прежнему спонтанно и больше в обеденное время. Отдыху длиннохвостые суслики в сентябре практически не уделяют времени, затрачивая на это не более десяти минут за весь световой день. На уход за покровами тела суслики отводят также все меньше времени – до 6 % бюджета времени. Как и раньше, больше всего чистятся зверьки в утренние часы.

К третьей декаде сентября в Приангарских степях активность длиннохвостых сусликов заметно падает, они уходят в спячку. В октябре 2015 г. сусликов на поверхности уже не было. В третьей декаде суслики поздно выходят из нор (к 11 часам дня) и рано заходят (к 19 часам вечера). В светлое время суток все больше находятся в норах. Аналогичные факты отмечены для малого суслика, обитающего в Крыму, в это время он практически не наблюдается или очень редко и, только при благоприятных условиях, еще возможны единичные встречи молодых зверьков (Дулицкий, Товпинец, Евстафьев, 2002).

В течение года в поселениях *S. undulatus* на территории Верхнего Приангарья время прохождения фенофаз и вариации в использовании форм поведения отличаются. Так, период выхода и залегания сусликов в спячку в условиях лесостепи может иметь значительные различия в зависимости от среднесуточных температур в районе и микроклиматических особенностей рельефа. Средние сроки ухода в спячку – конец сентября, выхода из нее – конец марта – середина апреля. Брачный период у длиннохвостого суслика также может наступать в зависимости от погодных условий, начинаясь в первую–вторую декады апреля и протекая, в среднем, около 26 дней. Беременность самок и время нахождения их в норе с новорожденными сусликами длится на всей территории исследований в среднем с середины мая до середины июня с разницей в 1-2 недели. Массовый выход молодых зверьков из нор приходится на вторую-третью декады июня.

Время, затраченное на формы поведения у разных половозрастных групп сусликов в разные месяцы, отличается. В марте и апреле все половозрастные группы большую часть времени находятся в норах. В мае–июне взрослые самцы и прошлогодние суслики активно питаются, взрослые самки со второй декады уходят в норы для рождения и вскармливания сусят. В июне все особи мужского пола и прохолоставшие самки активно питаются, молодые суслики постепенно выходят на поверхность. С конца июня и по конец августа все половозрастные группы усиленно накапливают жировые запасы, исследуют и занимают новые территории. К середине сентября взрослые самцы, как правило, уходят в спячку, самки, сеголетки и прошлогодние суслики продолжают нагуливать жировую массу и к концу сентября – началу октября все больше времени находятся в норах. В целом, сезонная активность длиннохвостого суслика, обитающего в Верхнем Приангарье, сопоставима для данного вида, обитающего в Западном Забайкалье и на юге Красноярского края, однако существует разница во времени протекания различных фенологических периодов.

5.2. Суточная активность

В светлое время суток *S. undulatus* большую часть своего времени тратит на питание. Данная форма поведения занимает 41 % (рис. 20).

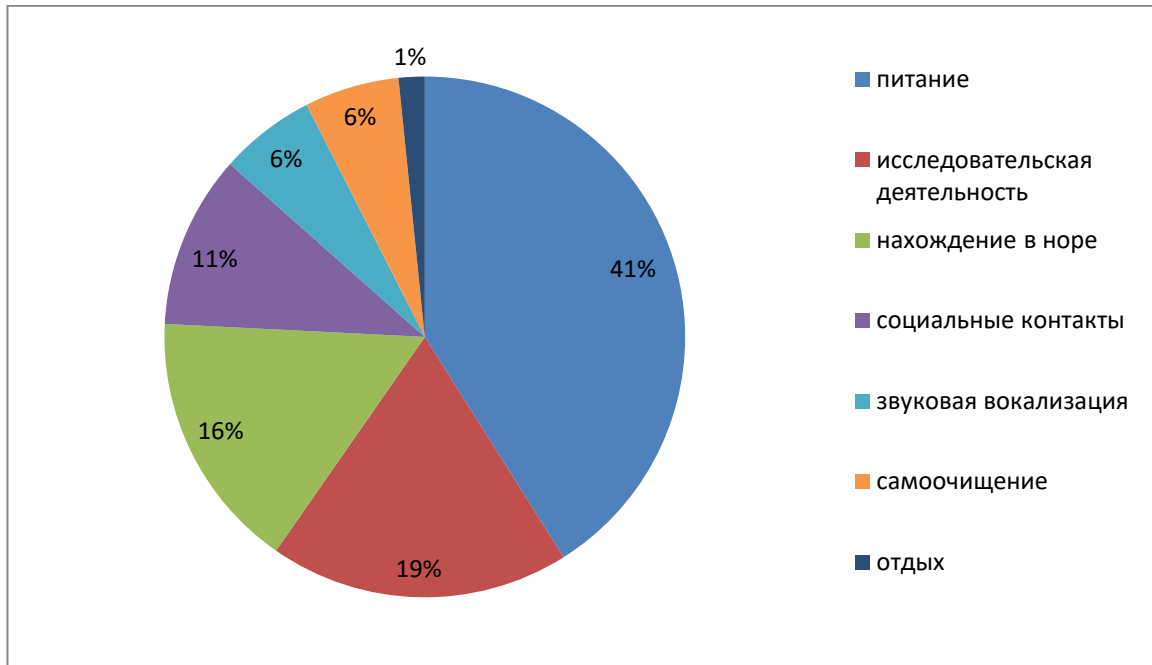


Рисунок 20 – Средний показатель доли используемых форм поведения *S. undulatus* в светлое время суток

Минимальные значения, затраченные на сбор корма, приходятся на первую половину июля и занимают 39 % времени. Больше всего времени на питание длиннохвостый суслик тратит в конце августа – 43 %. Распределение времени, расходуемого на питание в течение суток, увеличивается с 6:00 до 12:00. Суслики посвящают поиску и поеданию корма от нескольких минут, рано утром, до 35 мин – в полдень. С 12:00 до 15:00 на питание зверьки тратят не более 15 минут. Далее отмечается пик пищевой активности, который длится до 21:00 и к этому времени достигает в среднем 45 минут. В целом подобная картина распределения затрачиваемого времени на пищевую форму поведения наблюдается весь июль и август (табл. 4). Следует отметить, что в августе количество времени, которое приходится на питание, увеличивается по сравнению с июлем на 5–10 минут в период между 13:00 и 17:00 (табл. 4). Подобные изменения пищевой активности суслика отмечает В.Д. Шабанова (1970).

Таблица 4 – Активность *S. undulatus* на исследуемой территории

Время (в часах)	Месяц	Форма поведения сусликов, мин.						
		питание	звуковая вокализация (чеканье, свист)	самоочищение (производят чистку тела)	исследовательская деятельность (перебежки, наблюдение, поза столбиком)	социальные контакты (игры, обнюхивание)	отдых (зверьки вытягиваются и лежат, греются на солнце, бездействуют)	нахождение зверька в норе
1	2	3	4	5	6	7	8	9
6 ⁰⁰ – 7 ⁰⁰	Июль	1	0	5	15	0	0	39
	Август	0	0	5	10	0	0	45
7 ⁰⁰ – 8 ⁰⁰	Июль	5	1	17	18	2	0	17
	Август	4	1	14	15	2	0	24
8 ⁰⁰ – 9 ⁰⁰	Июль	28	2	10	9	5	0	6
	Август	20	2	17	15	5	0	10
9 ⁰⁰ – 10 ⁰⁰	Июль	33	4	7	10	4	0	2
	Август	30	2	10	10	4	0	4
10 ⁰⁰ – 11 ⁰⁰	Июль	37	3	2	12	3	1	2
	Август	35	3	2	14	3	1	2
11 ⁰⁰ – 12 ⁰⁰	Июль	39	2	0	8	7	1	3
	Август	40	2	0	8	7	1	2
12 ⁰⁰ – 13 ⁰⁰	Июль	35	3	2	9	6	2	3
	Август	38	3	1	9	5	2	2
13 ⁰⁰ – 14 ⁰⁰	Июль	20	8	5	11	9	3	4
	Август	35	5	2	8	6	1	3

Продолжение таблицы 4

1	2	3	4	5	6	7	8	9
14 ⁰⁰ – 15 ⁰⁰	Июль	15	12	3	14	10	2	4
	Август	20	10	4	10	10	2	4
15 ⁰⁰ – 16 ⁰⁰	Июль	11	9	3	13	15	4	5
	Август	15	9	3	12	14	3	3
16 ⁰⁰ – 17 ⁰⁰	Июль	15	7	3	15	15	2	3
	Август	14	7	3	15	16	2	3
17 ⁰⁰ – 18 ⁰⁰	Июль	23	7	3	12	11	1	3
	Август	25	5	3	14	10	1	2
18 ⁰⁰ – 19 ⁰⁰	Июль	30	5	0	12	10	1	2
	Август	34	3	0	12	8	1	2
19 ⁰⁰ – 20 ⁰⁰	Июль	40	2	0	10	5	0	3
	Август	40	2	0	10	5	0	3
20 ⁰⁰ – 21 ⁰⁰	Июль	45	0	0	7	6	0	2
	Август	46	0	0	6	5	0	3
21 ⁰⁰ – 22 ⁰⁰	Июль	25	0	0	10	5	0	20
	Август	23	0	0	10	5	0	22
22 ⁰⁰ – 23 ⁰⁰	Июль	10	0	0	10	0	0	40
	Август	8	0	0	10	0	0	42

Исследовательская деятельность, которая занимает второе место по затратам времени длиннохвостого суслика, равномерно распределена на все светлое время суток и занимает в каждом часовом интервале от 9 до 12 мин. Если сравнивать долю данного вида деятельности по декадам, то можно наблюдать незначительное уменьшение от начала июля к концу августа с 21 % до 16 %, что, возможно, объясняется июльским появлением на поверхности молодых сусликов, которым жизненно необходимо досконально изучить свою среду обитания (Ходашова, Солдатова, 1955).

Время, проведённое зверьками в норах в светлое время суток, занимает по продолжительности третье место среди других форм поведения (рис. 20). Отмечена сильная связь между продолжительностью светового дня и нахождением сусликов в убежищах ($r = 0,95$). С уменьшением светлого времени суток продолжительность нахождения сусликов в норах пропорционально увеличивалась (табл. 5).

Таблица 5 – Продолжительность нахождения *S. undulatus* в норах в зависимости от продолжительности светового дня

Дата	Время восхода солнца	Время заката солнца	Средняя продолжительность нахождения в норе, мин
1.07.2014	5:45	22:28	7,2
10.07.2014	5:52	22:23	8,5
20.07.2014	6:04	22:13	7,4
1.08.2014	6:22	21:56	10,4
10.08.2014	6:36	21:39	11,2
20.08.2014	6:53	21:19	11,8

Социальные виды поведения *S. undulatus* условно нами разделены на голосовую коммуникацию и на непосредственное общение животных друг с другом. Данные формы поведения в среднем занимают 17 % всего времени, когда суслики находятся на поверхности. Наши наблюдения показывают, что вокализация зверьков обычно выражалась в свистах и чеканье, слышимых непосредственно человеческим ухом, характер которых был безадресным

(Комарова, Формозов, Брандлер, Никольский, 2014). Резкий, громкий и протяжный свист заставляет зверьков вставать на задние лапки (поза столбиком) и наблюдать за происходящим. В большинстве случаев свист означал приближение к колонии сусликов какого-либо животного, представляющего опасность. Чеканье воспроизводилось спонтанно, по крайней мере, нам не удалось выяснить или определить его причины и начало звукоизвлечения. На чеканье одного суслика обычно откликались таким же чеканьем и другие. Данный вид вокализации мог продолжаться до нескольких минут, причем издавала подобные звуки практически вся колония. Остальные виды контактов между животными нами не были дифференцированы по времени, хотя можно сказать, что среди сусликов развиты физические контакты, такие как игры, драки, обнюхивания или чистка друг друга. Игры происходят в основном у молодых сусликов после жировки. Продолжительность таких игр составляет несколько минут, причём играют в основном парами. Игры представляют собой что-то вроде салок (бегают друг за другом, борются). Драки – явление очень редкое, наблюдаемое как среди молодых, так и среди взрослых. Враждебное поведение отмечали в борьбе за пищу. Также часто фиксировали обнюхивание зверьками друг друга и единично – чистка покровов тела друг друга.

Форма комфортного поведения нами также условно разделена на собственно отдых и уход за покровами тела. На это суслик тратит 7 % всего времени своего нахождения на поверхности. Достоверных среднесуточных отличий для времени, затрачиваемого на данные виды действия не обнаружили. Однако в течение светового дня выделялось время, в которое суслики наиболее часто занимались уходом за покровами и отдыхом. Наибольшее количество времени на форму комфортного поведения они тратят с 7:00 до 9:00 утра, в среднем на нее уходит 12-15 минут. В оставшийся светлый период суток это время не превышает 10 минут.

Характеристика изменений суточной активности и форм поведения длиннохвостого суслика на территории Верхнего Приангарья, в основном,

обусловлена сезонными и суточными циклами суслика и локально определяется погодными условиями в конкретное время суток.

Весной (с марта) активный выход сусликов из нор приходился на время с девяти часов утра, тогда как в мае первые встречи случаются с 7:00, а вечером суслики начинают уходить в норы в 18:00 и 21:00 соответственно. Исследовательская деятельность, которая занимает второе место по затратам времени, равномерно распределена во все светлое время суток и занимает в каждом часовом интервале до 13 %, а в брачный период – до 11 %. В брачный период социальная и звуковая активность высока на протяжении всего светового дня и может занимать до 12 % от бюджета времени. Чистку шкурки зверьки производят в основном в утренние часы. Такой характерный для брачного периода поведенческий акт, как самомечение, может занимать значительную часть в бюджете времени длиннохвостого суслика. В нашем случае, на это действие приходилось до 14 % в бюджете времени. В весеннее время меньше всего суслики затрачивают время на отдых и посвящают этому занятию самое тёплое время суток на протяжении всего периода сезонной активности.

В летне-осенний период (июль–август) активный выход сусликов из нор приходился на время с 7:00 до 9:00, а уход в норы с 20:00 до 22:00, что достоверно связано с продолжительностью светового дня, с сокращением которого увеличивается время нахождения сусликов в норах. В это время длиннохвостый суслик более 40 % своего времени тратит на питание, продолжительность которого от начала июля к концу августа увеличивается. Исследовательская деятельность в светлое время суток распределена равномерно и, в целом, занимает около 19 % всего бюджета времени суслика. К сентябрю данный вид деятельности, как и другие, составляют все меньшую часть от бюджета времени. Социальные контакты и звуковая вокализация проявляются, в основном, после нажировок с 13:00 до 17:00. Чистку тела зверьки чаще производят в утренние часы с 7:00 до 9:00 после выхода из нор.

5.3. Репродуктивное поведение

У наземных беличьих физиологическая подготовка самцов к размножению начинается в конце лета. Перед впадением в спячку сперматогенез доходит до стадии созревания сперматозоидов, окончательное формирование которых завершается уже перед пробуждением (Бадмаев, 2007; Винокуров, Ахременко, 1982). Соответственно, спаривание происходит через три-четыре дня после появления самок на поверхности и протекает в среднем от 10 до 20 дней (Бадмаев, 2007; Комарова, Формозов, Брандлер, Никольский, 2004). Беременность сусликов длится в среднем 28-30 дней, новорождённые суслията выходят на поверхность в возрасте 27-28 дней (Винокуров, Ахременко, 1982; Жеребцов, Коваленко, Молодых, Рубцова, 2011). Однако К.А. Казанский (1936) отмечал появление суслият на поверхности в более раннем возрасте.

Разделение и описание поведенческих актов самца в брачный период по временным отрезкам позволяет определить наиболее важные их составляющие, а также показать, насколько активен самец суслика в это время.

При наблюдении за двумя колониями длиннохвостого суслика, расположенным на расстоянии 310 км друг от друга, удалось выявить время протекания жизненных процессов у длиннохвостых сусликов, относящихся к Иркутско-Черемховскому классу популяции (Рожнов, 1988). Зиминский район расположен севернее Ангарского района, поэтому снежный покров держится там значительно дольше. Вследствие этого, у наблюдаемой нами колонии в Зиминском районе пробуждение зверьков и прохождение других процессов проходило в среднем на две недели позже, в сравнении с Ангарским.

Пробуждение сусликов – период очень растянутый, и в первую очередь зависит от погодных условий и интенсивности таяния снега (Жеребцов, Коваленко, Молодых, Рубцова, 2011).

Как правило, первыми после спячки появляются самцы сусликов (Бадмаев, 2007). В 2015 г. в колонии, расположенной в окрестностях Мегета, самец длиннохвостого суслика впервые был замечен 28 марта, а в районе пос.

Самара – 10 апреля. До появления самок на поверхности, самцы питаются, оббегают свой индивидуальный участок, обследуют норы, стараются погреться, если день солнечный. В дни, когда наблюдались небольшие снегопады, активность самцов несколько снижалась, они меньше бегали по своему участку, в основном питались или сидели подолгу у нор. При наблюдении за сусликами в дождливые дни активность всей колонии была низкой, зверьки, в основном, находились в норах. Подобное снижение активности при дожде отмечал К. Плятер-Плохоцкий (1934). В Западном Забайкалье выход после спячки Б.Б. Бадмаев (2007) фиксировал 22 марта. В популяции длиннохвостого суслика, находящейся в Якутии, также зарегистрирован выход самцов – 21-23 марта (Винокуров, Ахременко, 1982). Самки по нашим наблюдениям и сведениям других авторов появляются на третий-четвёртый день после самцов. Так, в окрестностях Мегета самки встречены 2 апреля, в районе пос. Самара – 16 апреля.

Поскольку самцы, вышедшие на поверхность после спячки, уже готовы к спариванию (Винокуров, Ахременко, 1982; Бадмаев, 2007), мы можем считать данный момент началом брачного периода. Спаривание начинается через три-четыре дня после появления самок на поверхности и длится в среднем от 10 до 20 дней (Бадмаев, 2007; Коваленко, Павлов, 2011). У наблюдаемых нами колоний брачный период в среднем длился 26 дней. У длиннохвостых сусликов, обитающих в Ангарском районе (2015 г.), гон закончился 18-22 апреля, в Зиминском районе (2015 г.) 23-26 апреля. Для того чтобы показать изменения бюджета времени, затрачиваемого на размножение, мы условно выделили три периода.

1. Начало брачного периода. Обусловлен выходом самцов и самок из спячки – для Ангарского района с 28 марта по 6 апреля; для Зиминского района с 10 апреля по 16 апреля.

2. Пик брачного периода. Непосредственно начало спаривания особей – для Ангарского района с 14 апреля по 16 апреля; для Зиминского района с 19 апреля по 23 апреля.

3. Конец брачного периода. Выделен исходя из некоторого снижения активности самцов на исследуемых территориях – для Ангарского района с 20 апреля по 24 апреля; для Зиминского района с 28 апреля по 2 мая.

С появлением самок поведение самцов становится значительно активнее – у них начинают проявляться характерные брачные поведенческие акты. Территориальные самцы в начале брачного периода интенсивно перемещаются по участку и метят норы своей территории, особое внимание уделяя норам, возле которых держатся самки. Меченье нор – обязательный этап брачного периода с ярко выраженным маркировочным характером поведения. Нужно отметить, что весной норы пробуждающихся самцов и самок располагаются недалеко друг от друга, однако при интенсивном таянии снега норки заливаются и становятся не пригодными к проживанию, в связи с чем структура популяции меняется (Винокуров, Ахременко, 1982; Рожнов, 1988). Основной вид маркировки нор сусликов производится посредством передней части тела (голова, плеча). Самец протирает боковыми сторонами передней части тела вход в норку. Из-за активного использования данного способа мечения у самца появляются на голове проплешинки (рис. 21).



Рисунок 21 – Оголённые участки шерстяного покрова головы в результате протираания о субстрат при мечении нор (окрестности посёлка Мегет Ангарского района, 06 апреля 2015 г.)

Также самец переносит секрет подошвенных желёз при копании и царапании субстрата вблизи нор или при перемещении по территории. Мечение нор на территории самца происходит в течение всего дня, самец метит все норы, даже те, в которых не живут самки.

Мечение входов нор почти обязательно сопровождается входом в них, на эту деятельность в пик брачного периода самцы затрачивают в среднем за семь часов наблюдений, около 15 % процентов времени для окрестностей поселка Мегет и поселка Самара (рис. 22, 23), что также отмечалось Б.Б. Бадмаевым (2007) для *S. undulatus*, у которых на данную форму поведения приходилось 10,8 % времени. В брачный период самца очень легко отличить от самки и неполовозрелых самцов из-за оголённых участков на шкуре.

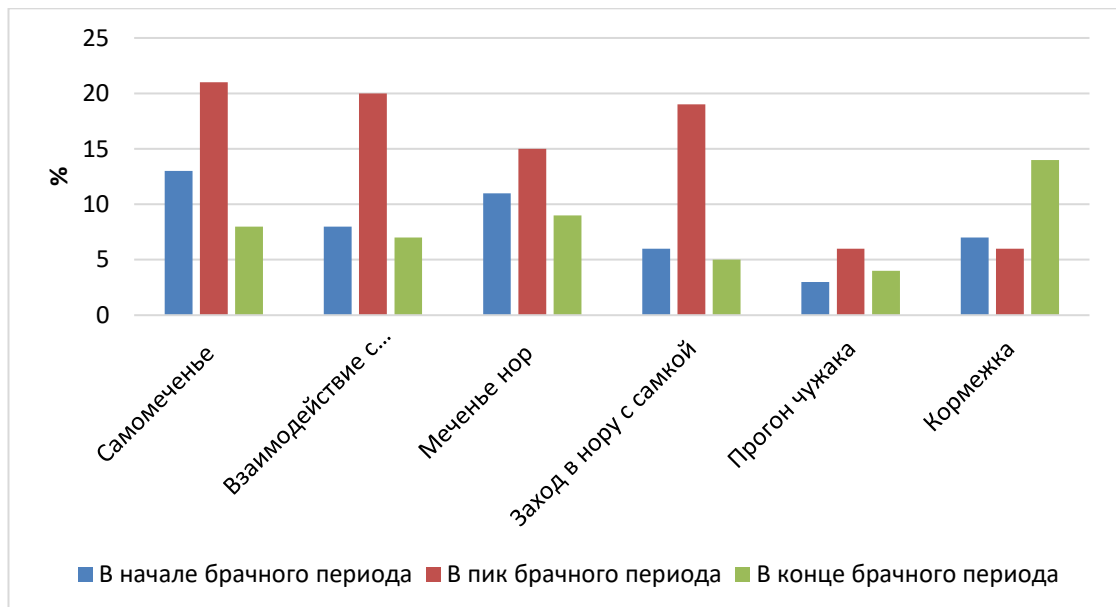


Рисунок 22 – Доля используемых *S. undulatus* форм поведения в брачный период 2015 года с 11:00 до 18:00 (п. Мегет Ангарского района Иркутской области)



Рисунок 23 – Доля используемых *S. undulatus* форм поведения в брачный период 2015 года с 11:00 до 18:00. (п. Самара Зиминского района Иркутской области)

Взаимодействия самца с самками в брачный период разнообразны. На первоначальном его этапе, когда самец подбегает к норе, самка обычно забегает в норку, но не глубоко, самец, встав столбиком и осмотревшись, забегает в норку, однако самка шипением и фырканьем прогоняет самца из норы, иногда кусая его и выталкивая передними лапками. Причём агрессии самца по отношению к самке не наблюдалось, он лишь производил мечение входов нор.

Когда самка готова к спариванию, поведение её меняется. При приближении самца зверьки издают более мирные звуки, и самка не убегает в норку. Подход осуществляется боком с дугообразно изогнутым туловищем и поднятым хвостом. Положение партнёров «реципрокное», голова каждой особи расположена у хвоста другой, а изогнутый хвост самца направляется под углом к голове партнёрши (Попов, Вержуцкий, 1990). Взаимодействие такого рода помогает самцу получить ольфакторную информацию – понять готовность самки к спариванию.

На примере самцов из колоний, размещающихся в окрестностях Мегета (район протоки Зуй, 2015 год) и Самары (район садоводства Ока, 2015 год), можно констатировать, что в пик брачного периода около 20 % (20 и 20,7 %

соответственно) всего времени, затрачиваемого на брачные ритуалы, приходится на период с 11:00 до 18:00.

В Западном Забайкалье самцы тратят на данный акт 33,8 % бюджета времени (Бадмаев, 2007). Говоря о взаимоотношениях между самцами и самками, нужно отметить, что самки, только появившиеся на поверхности после спячки, относятся к самцам довольно агрессивно – отталкивают их лапками, кидаются, урчат, не пуская в нору (рис. 24).

Примерно через четыре-пять дней отношение самок к самцам становится значительно терпимее, самцы без труда попадают в норы, а урчание становилось более дружелюбным.



Рисунок 24 – Взаимодействие брачных партнёров *S. undulatus* в начале брачного периода (окрестности посёлка Самара, Зиминский район, 22 апреля 2015 года)

Аналогичное поведение у *S. undulatus* описывал в своей книге Б.Б. Бадмаев (2007). Заход самцов в норы с самкой в пик брачного периода для Ангарского района, занимал 19 % от суточного бюджета времени, а для Зиминского – 20 % (рис. 22, 23). При схожих наблюдениях Б.Б. Бадмаев (2007) в Западном Забайкалье фиксировал 25,5 % из бюджета поведенческих актов самца также за семь часов наблюдений. На индивидуальном участке одного из самцов (Ангарский район) находилось пять самочек, к трём из них у самца был

наибольший интерес, по всей видимости, это связано с возрастом самок и их готовностью к спариванию.

Самомечение зверёк производит посредством имеющихся у него желёз (Скурат, 1972). Представляет оно собой касание передними лапками желёз, находящихся в углу рта, затем зверёк лапками потирает голову, как бы умываясь. После этого лапки быстро касаются верхней части туловища и брюшка, затем, изгибаясь, он потирает бока. В конце самомечения суслик проводит лапками по хвосту от начала до конца (Бадмаев, 2007). Данный акт у самца обязателен перед и после взаимодействия с самкой, а также после прогона с территории чужака. На такой поведенческий акт самцы длиннохвостого суслика в пик брачного периода тратят от 21 до 22 % бюджета времени (рис.22, 23). Б.Б. Бадмаев (2007) для своего района исследований отмечал, что самец тратит на данный акт 8 % бюджета. Самец совершал данное действие обязательно после прогона чужака, взаимодействия с самкой или при очередном перемещении по своей территории.

Брачный период требует больших энергозатрат, в первую очередь, от самца. Поедание корма представляет собой короткие остановки во время выполнения других поведенческих актов. Учитывая, что в данный сезон добыть пропитание довольно сложно, зелёной растительной пищи ещё недостаточно, суслики питаются корнями растений, остатками прошлогодней травы, личинками насекомых. Также мы наблюдали, как самец поедает останки водяной крысы. Самки, наоборот, активно кормятся после выхода из нор. По нашему мнению, а также по мнению других авторов (Бадмаев, 2007; Винокуров, 1982; Громов, Бибиков, Калабухов, Мейер, 1965; Жеребцов, Коваленко, Молодых, Рубцов, 2011), большие размеры и большие запасы жиров у самца, по сравнению с самкой, позволяют ему быть активным на протяжении всего брачного периода.

На кормление в пик брачного периода в районах наших исследований за время наблюдений приходилось всего по 6 % из бюджета поведенческих актов (рис. 22, 23). В Западной Забайкалье Б.Б. Бадмаев (2007) отмечал, что в начале

брачного периода, самцы тратили в среднем 16 % бюджета времени. По нашим наблюдениям, самцы могли останавливаться, не добегая до норки, и начинать кормиться, либо во время ожидания, когда самка вылезет из норки, либо после взаимодействия с самкой. Самки же наоборот питались постоянно, но только рядом с норкой. На начало брачного периода, в дневное время они тратили на кормление до 50 % бюджета.

Право взаимоотношения самка предоставляет наиболее сильному сопернику. В нашем случае, контролируемые нами самцы за период наблюдений многократно прогоняли чужаков со своей территории. Выглядело это следующим образом: если самец замечает чужака, он бежит к нему с целью выдворения, даже если при этом он каким-либо образом взаимодействует с самкой. При этом создавались различные ситуации: чужак убегал при виде хозяина без каких-либо физических контактов, либо самцы могли вступать в схватку. Данные стычки почти всегда сопровождалось укусами, о чем свидетельствовали кровавые раны у наблюдаемого нами самца, которые можно было отчётливо рассмотреть в бинокль.

Прогон чужака - явление, зависимое от плотности населения колонии, при нашем наблюдении самец, живущий в окрестностях посёлка Мегет, в пик брачного периода тратил на это в среднем 6 % от всего времени слежки за ним, как и самец, обитающий в окрестностях посёлка Самара (рис. 22, 23). Б.Б. Бадмаев отмечал в своей книге 4,18 % бюджета времени на конфликты с пришлыми самцами (Бадмаев, 2007).

Активность самца также «выдаёт» и его участок, который в результате множеств перемещений и действий приобретает заметные внешние изменения, их также ранее описывал Б.Б. Бадмаев (2007). Становятся заметны многочисленные тропки, которые соединяют норы (рис. 25). Размеры участков разнятся у наблюдаемых нами самцов в Ангарском и Зиминском районах, площадь первого была примерно 5500 м², а у второго несколько меньше и составляла около 4800 м². Самец посещал каждую норку на своём участке в течение нескольких часов. Больше внимание и время он затрачивал именно

на те норы, которыми пользовались самки, находящиеся на его участке. Всего на участке обитало пять самок (рис. 24). Чаще всего самец посещал норы с первую по шестую, которые населяли более взрослые и крупные самки и реже уделял внимание самкам, которые пользовались норами с седьмой по десятую, они были меньше по своим размерам, что может свидетельствовать о приоритете спаривания самца с более взрослыми и крупными самками. Остальные норы самец также посещал, но не часто – обследовал, метил и бежал к следующим.

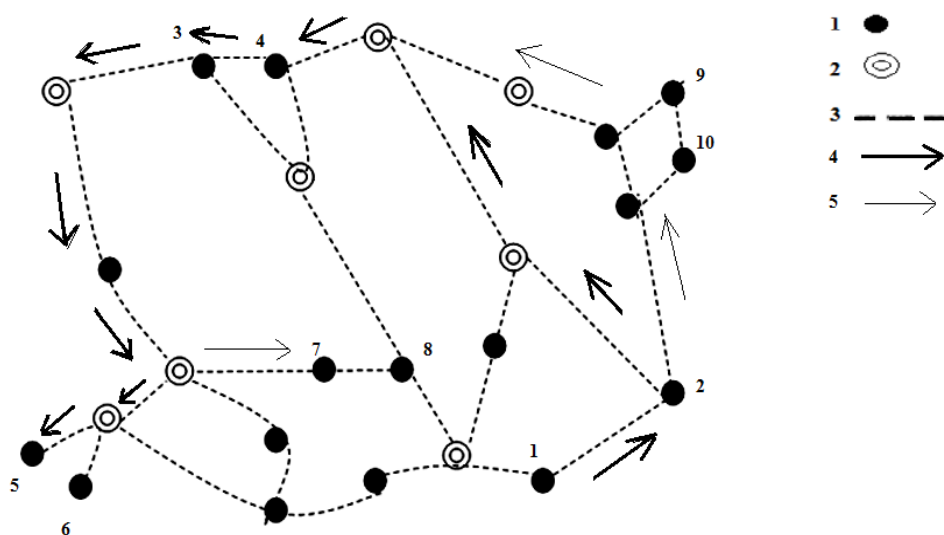


Рисунок 25 – Тропинки на исследуемом участке обитания *S. undulatus* в брачный период, соединяющие норы (Ангарский район):

1 – нора; 2 – нора с сусликовиной; 3 – тропки; 4 – наиболее частые перемещения самца; 5 – менее частые перемещения самца (цифрами обозначены номера нор)

В конце брачного периода у самцов снизилась активность и интерес к самкам. Самки с увеличением сроков беременности всё реже стали появляться на поверхности. Основу дневного бюджета поведенческих актов самцов *S. undulatus* в конце брачного периода составляет питание (табл. 6, 7). Остальные поведенческие акты, присущие брачному периоду (мечение нор, взаимодействие с самками, прогон чужаков и самомечение), мало проявляются, либо носят скорее случайный характер (Бадмаев, 2007).

Таблица 6 – Затраты времени самцом на различные формы поведения в брачный период в окрестностях посёлка Мегет Ангарского района с 28 марта по 24 апреля 2015 года, в мин.

Время наблюдений, ч	Мечение тела			Взаимодействие с самкой			Мечение нор			Заход в норы с самкой			Прогон чужака			Кормежка			Итого		
	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода
11-12	11	15	11	4	13	3	15	19	7	3	13	2	2	7	1	2	2	6	37	69	30
12-13	10	15	5	5	17	3	11	16	8	3	15	1	2	3	2	4	3	8	35	69	27
13-14	12	15	3	6	18	6	12	14	6	4	16	4	3	5	4	5	3	10	42	71	33
14-15	11	16	6	7	18	7	12	15	12	5	17	5	4	6	4	6	4	12	45	76	46
15-16	9	15	5	10	12	6	7	10	10	7	11	5	3	4	3	5	4	11	41	56	40
16-17	5	14	5	1	8	4	4	6	8	2	7	3	1	1	2	3	3	9	16	39	31
17-18	1	2	2	0	1	2	2	2	2	0	2	1	1	1	1	1	2	3	5	10	11
Итого.	59	92	37	33	87	31	63	82	53	24	81	21	16	27	17	26	21	59	221	390	218

Таблица 7 – Затраты времени самцом на различные формы поведения в брачный период в окрестностях поселка Самара Зиминского района со 10 апреля по 2 мая 2015 года, в мин.

Время наблюдений, ч	Мечение тела			Взаимодействие с самкой			Мечение нор			Заход в норы с самкой			Прогон чужака			Кормежка			Итого		
	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода
11-12	10	14	10	4	13	3	15	18	7	3	13	2	2	7	1	2	2	7	36	67	30
12-13	9	15	4	5	15	3	12	16	8	3	15	2	2	3	3	4	3	8	35	67	28
13-14	10	16	4	5	17	5	12	15	6	4	16	4	3	4	3	5	3	11	39	71	33
14-15	11	16	6	8	18	7	11	14	12	5	17	5	4	6	4	6	5	12	45	76	46
15-16	8	16	4	9	13	6	7	10	10	7	12	5	3	5	2	5	4	11	39	60	38
16-17	4	14	5	1	9	4	4	6	8	2	8	4	1	2	2	4	3	8	16	42	31
17-18	1	2	2	0	2	2	2	2	2	0	2	1	1	1	1	1	2	3	5	11	11
Итого	53	93	35	32	87	30	63	81	53	24	83	23	16	28	16	27	22	60	215	394	217

Зная, что сроки беременности *S. undulatus* составляют 28–30 дней (Винокуров, Ахременко, 1982; Жеребцов, Коваленко, Молодых, Рубцова, 2011), можно определить примерное рождение сусят в Ангарском районе – это 19 мая, а в Зиминском районе – 22 мая. Молодые зверьки появляются на поверхности на 27–28 день после рождения (Винокуров, Ахременко, 1982). Первые встречи молодых зверьков на поверхности отмечены в Ангарском районе 15 июня, а в Зиминском – 19 июня. Выход сусят был не массовым, в течение последующих двух недель появлялись новые, что говорит о неравномерности оплодотворения самочек, живущих в наблюдаемых колониях.

Основу дневного бюджета поведенческих актов самца длиннохвостого суслика составляют: мечение нор, взаимодействие с самками и самомечение. Их можно охарактеризовать как маркировочное поведение, которое хорошо описал Б.Б. Бадмаев (2007) для длиннохвостого суслика, обитающего в Забайкалье. Такое действие приводит к образованию запахового (феромонального) фона на индивидуальном участке. По мнению исследователей маркировочное поведение самцов длиннохвостого суслика является механизмом синхронизации репродуктивных циклов сусликов, а также служит для отпугивания соперников и обозначения территории (Бадмаев, 2007).

На территории Верхнего Приангарья общий характер репродуктивного поведения у *S. undulatus* сходен в различных частях ареала. Наибольшую часть времени самцы длиннохвостого суслика в период размножения используют для взаимодействия с самкой и заходом в норки, где они живут. Меньше всего времени в этот период приходится на питание. Начало брачного периода совпадает со сходом снежного покрова и в Верхнем Приангарье растягивается более, чем на две недели.

5.4. Акустическая сигнализация

Длиннохвостый суслик, как и другие представители рода *Spermophilus*, способен к коммуникации, в том числе, посредством различных звуковых сигналов (Шовен, 1972; Шилова, 2004; Гончаров, Кузнецова, Неустроева, Соловаров, 2017; Goncharov, Policht, Hambalkova, 2021). Голосовое взаимодействие между особями имеет множество функций, в зависимости от ситуации и состояния зверька. Одной из главных функций такого общения является предупреждение сородичей об опасности при помощи тревожных звуков. Интерес к тревожным звукам вызывает возможные вариации частотно-временных характеристик в издаваемых звуках при реакции на раздражители антропогенного характера и в виде хищного животного. Из репертуара длиннохвостого суслика достаточно подробно описаны тревожные сигналы издаваемые зверьками при возникновении опасности, а также случаи их использования (Никольский, 1984; Комарова, Формозов, Брандлер, Никольский, 2014). Однако исследования на возможные изменения частотно-временных характеристик тревожных сигналов в Предбайкалье не описаны.

Звукозапись тревожных сигналов длиннохвостого суслика проводили в июне 2016 г. в Южном Предбайкалье. Это время позволило записать наибольшую вариативность звуков, издаваемых сусликами, поскольку в это время были активны как взрослые особи, так и только что вышедшие на поверхность сеголетки. Основная масса записанных звуков приходится на тревожные голоса с гармоническими спектрами – «свист» и широкополосными спектрами – «чеканье». Записи получены от сусликов, живущих в 14 разных колониях, в том числе и контактирующих между собой. Всего нами получено 140 пригодных для анализа звукозаписей от 50 особей.

Наблюдения показывают, что гармонической формой сигнала, *S. undulatus* могут реагировать на приближение хищников и человека. Данный вид сигнала представляет довольно продолжительный звук, а максимальная его энергия приходится на основной тон (рис. 26), что подтверждает выводы, сделанные ранее (Комарова и др., 2014).

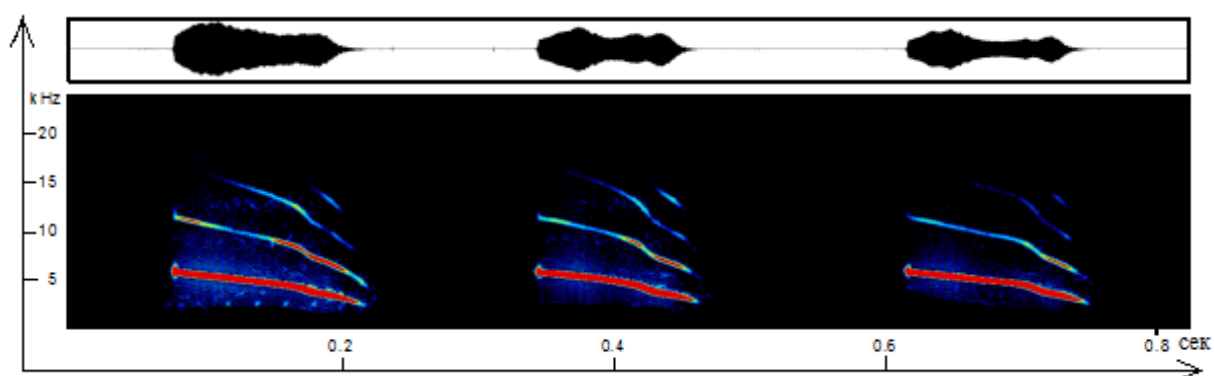


Рисунок 26 – Трехмерное изображение гармонического тревожного звука «свист» взрослого *S. undulatus*, вызванного пролетом хищной птицы

Разнообразие цветов на рисунке говорит о том, что акустическая энергия гармонической формы звука различна, вследствие чего создаёт несколько пиков, которые отображены на осциллограмме, представленной в верхней части рисунка. Видно, что в начале идёт рост интенсивности сигнала к своему пику, расположенном в первой части сигнала, во второй части его интенсивность снижается, а к концу наблюдается ее минимум, так основная частота равняется 5,5 кГц, в конце сигнала она уменьшается до 2,7 кГц. В исследованиях С.Э. Комаровой (2014), этого типа сигнала основная энергия расположена в пределах от 4,1 кГц до 5,7.

Средние значения частотно-временных характеристик сигнала с гармонической структурой спектра типа «свист» представлены в таблице 8.

Таблица 8 – Значения частотно-временных характеристик тревожного сигнала с гармонической структурой спектра типа «свист»

Параметр	Наши данные	Данные С.Э. Комаровой (2014)
Длительность звука, мс.	118,02	128,0
Период следования звуков, с	2,27	2,76
Основная частота, Гц в начале сигнала	5180,86	5707,64
Основная частота, Гц максимум	5392,35	5634,28
Основная частота, Гц в конце сигнала	3445,95	4161,63
Доминантная частота, Гц	3488,36	5108,52

Наши данные несколько отличаются от средних значений признаков гармонической составляющей представленных в статье С.Э. Комаровой

(2014), практически по всем параметрам. Наибольшего различия достигают значения доминантой частоты.

При использовании такого сигнала суслики, в зависимости от ситуации, либо стоят на задних лапках в позе столбика с неподвижным хвостом, либо находятся на четырех лапках у входа в норку. По нашему мнению, такой сигнал длиннохвостые суслики используют в большей степени именно для предупреждения других зверьков колонии об опасности. Он резкий и громкий, что позволяет моментально передать информацию другим зверькам о нападении на колонию.

Звуки различимые человеческим слухом как «чеканье», представляют собой сигналы с негармонической структурой спектра (рис. 27). Данные звуки у суслика вызывают хищные животные и человек.

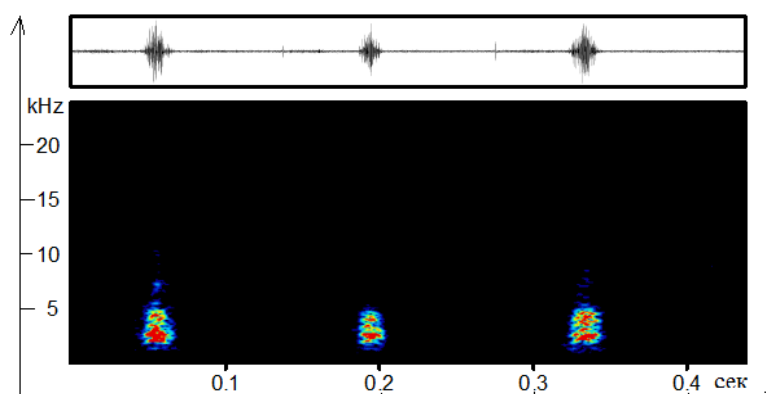


Рисунок 27 – Трёхмерное графическое отображение широкополосного тревожного сигнала взрослого суслика «чеканье», вызванного приближением к колонии хищника

На рисунке видно, что сигнал обладает широким спектром действия, но длительность звука заметно меньше по сравнению с сигналом, имеющим гармоническую структуру спектра, а акустическая энергия распределена на более широкий спектр частот, в данном случае, частоты акустической энергии распределены от 1,7 кГц до 5,2 кГц. А.А. Никольский, описывая широкополосный сигнал с негармонической структурой спектра, даёт примерно такие же характеристики основной энергии, от 2 кГц до 6 кГц (Никольский, 1984). С.Э. Комарова (2014) при описании широкополосной

формы сигнала приводит большой размах основной энергии, от 2 кГц до 8 кГц (Комарова и др., 2014). В сравнении со средними значениями частотно-временных характеристик широкополосной формы сигнала, полученными С.Э. Комаровой (2014), можно сказать о сходстве практически по всем параметрам, кроме длительности звука – он более продолжителен (табл. 9).

Таблица 9 – Средние значения частотно-временных характеристик тревожного сигнала с негармонической структурой спектра типа «чеканье»

Параметр	Наши данные	Данные С.Э. Комаровой (2014)
<i>Длительность звука, мс.</i>	28,4	80,95
<i>Период следования звуков, с</i>	2,01	2,13
<i>Форманта F1, начало</i>	2082,27	2200,48
<i>Форманта F1, конец</i>	2972,02	2825,78
<i>Доминантная частота, Гц</i>	3488,36	3921,19

Суслики «чеканят» в большинстве случаев в позе столбиком, однако в отличие от положения, наблюдаемого при «свисте», зверьки ещё махают хвостом. На наш взгляд, они таким образом отпугивают представляющие опасность объекты. Если человек или животное продолжают приближение без резких движений, суслики ложатся у входа норы, продолжая «чекать», в случае чего, готовые моментально скрыться в убежище.

Помимо схожих поз, проявлений реакций на человека и животных, объединяет вышеописанные сигналы также и то, что суслики, находящиеся даже на больших расстояниях друг от друга, могут тоже начать спонтанно «чекать» или «свистеть», хотя в тот момент опасности для них ничего не представляет.

Наше мнение по поводу вариаций, характера поз и действий в совокупности с предупреждающими сигналами не являются основными. Среди наблюдателей существует мнение о применении того или иного сигнала в зависимости от действий объектов, представляющих опасность сусликам. С.Э. Комарова (2014) пишет о предупреждающих сигналах длиннохвостого суслика, как о форме группового защитного поведения. Однако остаётся

открытым вопросом о причинах и стимулах возникновения той или иной формы. Основываясь на полевых записях одного из соавторов статьи, С.Э. Комарова (2014) предполагает, что при помощи сигнала суслик указывает на место, откуда исходит опасность, характер движения хищника и силуэт. А.А. Никольский говорит о предупреждающих звуках такими же характерными реакциями на приближение опасности, как и поза столбиком (Никольский, 1984).

Стоит отметить, что при наблюдениях за длиннохвостыми сусликами нами несколько раз отмечались случаи, когда зверек реагировал на человека издавая необычный сигнал. Это происходило при резком его уходе в норку, вызванным быстрым приближением человека или его неожиданным появлением. Сигнал был похож на свист с последующим бормотанием (рис. 28).

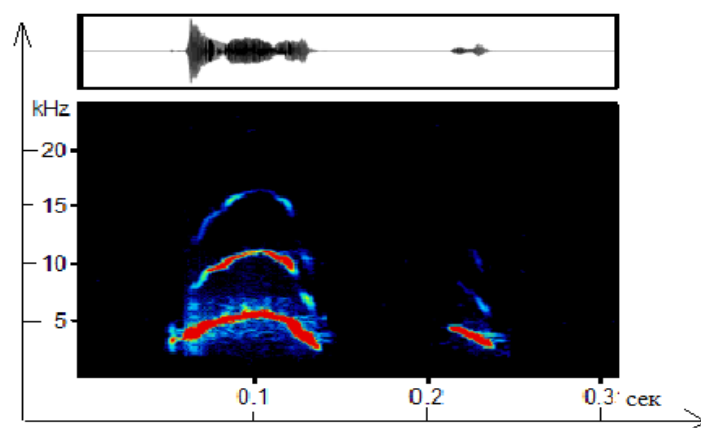


Рисунок 28 – Трёхмерное изображение оцифрованного тревожного сигнала взрослого *S. undulatus*, вызванный неожиданным появлением человека

Графическое изображение (рис. 28) тревожного сигнала с гармонической структурой спектра, отличается от изображений наиболее распространённых сигналов с гармонической составляющей типа «свист».

Средние значения частотно-временных характеристик необычного тревожного сигнала также не похожи на вышеописанные сигналы (табл. 10).

Таблица 10 – Значения частотно-временных характеристик необычного тревожного сигнала, вызванного у *S. undulatus* человеком.

Длительность звука, мс.	10,7
Период следования звуков, с	0,0162
Основная частота, Гц в начале сигнала	3152,67
Основная частота, Гц максимум	5493,8
Основная частота, Гц в конце сигнала	2210,43
Доминантная частота, Гц	4634,1

Сравнение частотно-временных характеристик необычного сигнала со средними значениями сигналов с гармонической формой и выявление значительных различий практически по всем параметрам позволяют отнести его к иному, неопisanному нами ранее типу сигнала. К сожалению, такого рода сигнал был записан единожды, поэтому для более основательного анализа данных подобных звуковых вариаций нет возможности.

Для оценки степени индивидуальности сигналов тревоги для каждой особи длиннохвостого суслика использован дискриминантный анализ (Ивантер, Коросов, 2010). Данный анализ для гармонических сигналов типа «свист» определил 93,5% дискриминации (88,9%, результатов перекрёстной проверки) для каждой индивидуальной особи ($N = 12$, $n = 108$, лямбда Уилкса = 0,001). Первая переменная хорошо коррелировала с четвертой ($r = 0,65$), в то время как вторая переменная дискриминации (вторая частота), коррелировала с третьей переменной (средняя частота) ($r = 0,48$). Пять особей достигли максимально возможной точности корреляции – 100%, у четырёх зверьков были классифицированы корреляции с 80-90% результатом, два животных показали результат классификации 78%, и один суслик показал индивидуальный результат классификации в 56%.

Модель анализа дискриминантных функций для широкополосного сигнала «чеканье» показала 91,4% дискриминации (84%, результат перекрёстной проверки) для каждой отдельной особи ($N = 23$, $n = 207$, лямбда Уилкса менее 0,001). Переменная – частота 5%, в основном, коррелирует с

частотой первого квартиля ($r=0,88$), а переменная – межквартильный диапазон с частотой третьего квартиля ($r=0,63$). Исследуемые широкополосные сигналы тревоги были присвоены особям, издававшим звуки с результатом 55,6–100 %. Восемь особей показали самую высокую точность (100%) в определении принадлежности сигнала, пять животных были классифицированы с результатом 60–89%. Три особи были классифицированы с точностью 56%. Семь показали результат распределения по группам в 55,6%.

В сравнении с другими евразийскими видами *S. undulatus* имеет в своём репертуаре несколько тревожных сигналов: сигнал с гармонической структурой спектра, слышимый человеком как «свист» и сигнал с широкополосной формой, воспринимаемый человеком как «чеканье». Оба сигнала индивидуально специфичны. Однако суслики могут издавать другие, более редкие сигналы, которые обладают отличными от вышеописанных частотно-временными характеристиками, и они, несомненно, требуют дальнейшего исследования. Также, суслики не дифференцируют использование сигналов по характеру опасности с земли или воздуха. Однако их поведение при каждом виде сигнала различно.

5.5. Строение и размеры нор

5.5.1. Способы построения нор

Разграничение по строению, глубине залегания и периодичности использования гнёзд, принадлежащих сусликам, имеет неоспоримое значение для общего изучения экологии этого зверька.

У *S. undulatus* есть достаточно большое количество вариантов нор и гнёзд, различных по назначению и срокам использования в зависимости от фенологических периодов. Условно норы можно разделить на две группы: зимовочные, которые имеют один вариант исполнения, и летние, которые в свою очередь могут быть распределены минимум на 5 видов по характеру

гнезд и их назначению, при этом в разное время года одни и те же норы делятся на жилые и нежилые (Вержуцкий, 2009).

Способы строения нор длиннохвостых сусликов, сходны с устройством нор даурского суслика (*Spermophilus dauricus* (Brandt, 1844)), обитающего в Забайкальском крае (Беляев, 2007; Паулер, Мамаев, 1954). Любая гнездовая нора начинается с временного хода. Его легко увидеть по большим выбросам грунта на поверхности. Для избавления от излишков земли, при постройке основного хода и гнезда, зверьки делают отнорки в сторону от временного хода. В процессе долгосрочного использования летней норы временный ход и отнорки полностью забиваются землей, поэтому большинство летних нор имеют один основной ход, начинающийся с аккуратного круглого незаметного отверстия диаметром 8-10 см, (рис. 29).

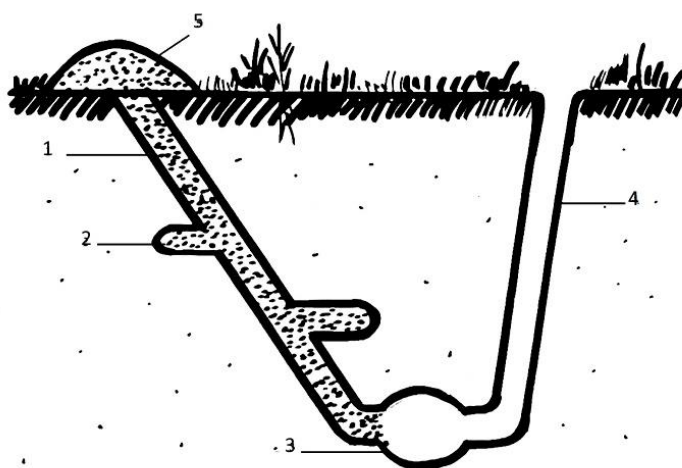


Рисунок 29 – Строение гнездовой летней норы: 1) временный ход; 2) отнорки; 3) гнездовая камера; 4) основной ход; 5) выбросы земли при строительстве временного хода

Зимовочную нору суслики строят путём углубления летней гнездовой. Перед залеганием временный ход из летней норы к зимнему гнезду заполняют плотной земляной пробкой, образуя две самостоятельные норы, одна является гнездовой, другая – остаётся временной (рис. 30).

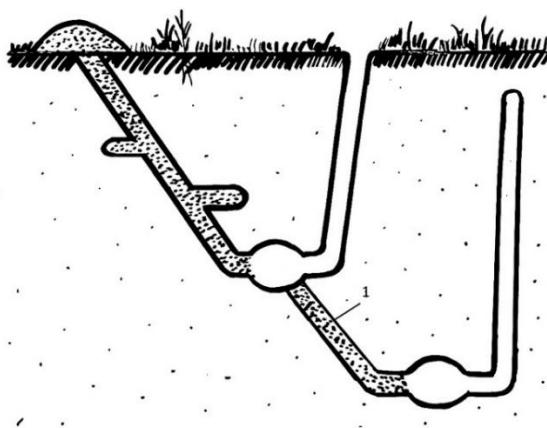


Рисунок 30 – Строение зимовочной гнездовой норы в летнее время:

1) земляная пробка, отделяющая летнее гнездо от зимовочного

Выход из зимовочного гнезда представляет собой почти вертикальный ход, который заканчивается за 5-10 см до выхода на поверхность, а после пробуждения из спячки, откапывается (рис. 31).

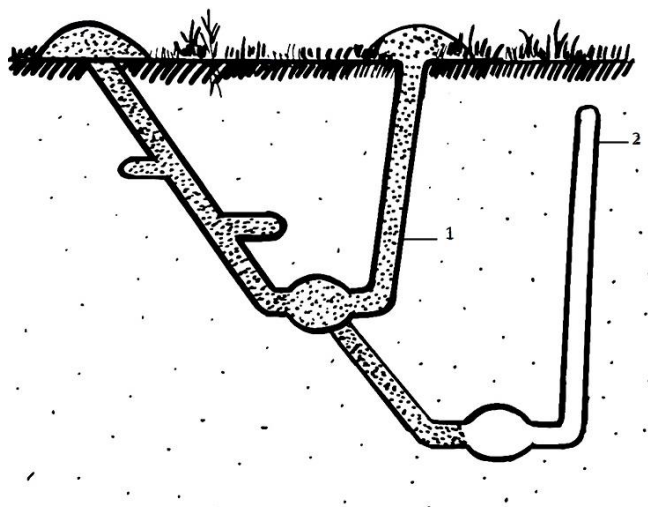


Рисунок 31 – Строение зимовочной гнездовой норы в зимнее время:

1– земляная пробка, образовавшаяся при закапывании летней норы на время спячки; 2– основной ход зимовочной норы с тупиком до поверхности земли в 5–10 см

Ежегодно норы усложняются, создаются новые временные ходы, гнезда. Таким образом, норы длиннохвостого суслика, как и у других представителей наземных беличьих, постоянно претерпевают изменения в строении и назначении, образуя сложную норную систему в пределах сусликовины.

Освоение новых территорий и появление нор в других местах происходит благодаря молодым зверькам, которые, как правило, строят самостоятельно новое отдельное гнездо или используют старые нежилые норы, перестраивая их под свои потребности.

5.5.2. Виды нор, их характеристики и предназначение

Норно-гнездовая деятельность *S. undulatus* в весенне-летний период начинается с выходом из спячки. К концу мая – началу июня, при раскопках встречаются в основном три вида жилых нор: выводковые, индивидуальные и запасные. После пробуждения суслики используют зимовочные норы лишь определённое время, на время гона и до того момента пока не оттают верхние слои грунта. После чего зверьки переселяются на более подходящие станции в летние норы, поэтому, к моменту раскопок, зимовочные норы, как правило, становятся нежилыми. К нежилым норам в это время можно отнести и прошлогодние летние, в которые по разным причинам, зверьки не заселились. Нежилые норы легко определить по замусоренному или обвалившемуся входу, и состоянию гнезда, в виде перегнившего субстрата с наличием в нем небольшого количества голодных паразитов (Вержуцкий, 2009).

К первому типу жилых нор, обнаруживаемых в это время, можно отнести норы с общей длиной ходов равной 150 ± 25 см и длиной основного хода 150 ± 25 см, у даурского суслика данный параметр от 50 до 920 см (Беляев, 2007). Они имеют в среднем 7 ± 2 колен, тупиков чаще 2 ± 2 , а гнезда расположены на относительно небольшой (90 ± 2 см) глубине (табл. 11). Неглубокое залегание гнездовой камеры отмечает Д.Б. Вержуцкий (2009) для *S. undulatus*, обитающего в Республике Тыва и К.Г. Беляев (2007) для даурского суслика в Юго-Восточном Забайкалье. Сами гнезда состоят из сухой травы, перьев, пуха. Такие норы называют индивидуальными (рис. 32).



Рисунок 32 – Нора с индивидуальным гнездом, с. Новолетники (фото автора)

Данные норы используют, в основном, самцы и реже самки, не участвовавшие в размножении (Вержущкий, 2009). Строительство такого типа нор, как говорилось выше, начинается с временного хода, который самцы длиннохвостых сусликов сразу закапывают, затем, продвигаясь на нужную глубину, создают гнезда, а после этого делают основной ход на поверхность, заканчивающийся аккуратным округлым отверстием. Чаще ход бывает один, но иногда встречаются норы с двумя и более ходами. Яловые самки строят индивидуальные норы по такому же принципу, однако есть несколько отличий: гнездовая камера находится несколько глубже, чем у самцов, также отмечено наличие отнорков вблизи гнезда. Само гнездо у самцов заметно больше и состоит из сухой травы, перьев, пуха и шерсти со средним количеством паразитов в подстилке. Гнездо самки меньше по объему, однако состав субстрата идентичен, также заметно сходство в количестве паразитов. Часто суслики перестраивают прошлогодние норы различных назначений под индивидуальные. В таком случае, они прочищают и раскапывают старые ходы, либо закапывают их и делают новые, старое гнездо обычно закапывают.

Таблица 11 – Характеристика жилых индивидуальных гнезд *S. undulatus* в Верхнем Приангарье

№ п/п	Дата раскопки	Место Раскопки	Тип почвы	Тип норы	Общая длина, ходов, см	Максим. длина хода норы, см	Количество гнезд, шт	Размер гнезда в диаметре, см	Глубина распол. гнезда, см	Количество, шт		
										Выходов	Колен	Тушиков
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	15.05.14	с. Самара	луговые	Косая	320	80	1	17x19	88	1	4	1
2	20.05.14	с.Мордино	черноземные	Косая	186	125	1	18x18	105	1	3	4
3	05.07.14	с. Самара	луговые	Косая	165	133	1	18x20	95	1	3	2
4	05.07.14	с. Сологубово	болотно-луговые	Косая	205	150	1	20x17	76	2	6	3
5	17.07.14	с. Новолетники	луговые	косая	157	75	1	18x16	74	2	3	3
6	20.07.14	с. Новолетники	луговые	косая	193	114	1	22x20	85	1	4	2
7	08.07.15	с.Целиный	луговые (степи)	косая	224	148	1	16x14	73	2	4	2
8	15.07.15	с. Новоленино	черноземные	косая	217	85	1	22x23	93	1	2	4
9	24.07.15	п. Балаганск	черноземные	косая	289	215	1	20x16	89	2	2	6
10	24.07.15	п. Балаганск	черноземные	косая	278	189	1	22x22	100	2	2	5
11	25.08.15	с. Александровское (Боханский р-он.)	дерново-подзолистые	косая	230	103	1	16x15	91	2	2	5
12	25.08.15	с. Александровское (Боханский р-он.)	дерново-подзолистые	косая	192	115	1	24x22	76	2	2	3
13	25.08.15	с. Александровское (Боханский р-он.)	дерново-подзолистые	косая	300	145	1	26x20	138	2	2	2
14	25.08.15	с. Александровское (Боханский р-он.)	дерново-подзолистые	косая	300	185	1	19x20	125	1	2	4
15	28.08.16	п. Бохан	черноземы обыкновенные	косая	149	100	1	21x18	73	1	2	3

Продолжение таблицы 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
16	28.08.16	п. Бохан	черноземы обыкновенные	косая	283	150	1	16x14	99	2	2	5
17	02.09.16	д. Кударейка	лугово- черноземные	косая	368	135	1	21x21	140	4	2	4
18	02.09.16	д. Кударейка	лугово- черноземные	косая	280	190	1	19x20	103	2	2	3
19	02.09.16	д. Кударейка	лугово- черноземные	косая	156	89	1	16x16	90	1	2	4
20	02.09.16	д. Кударейка	лугово- черноземные	косая	245	123	1	18x20	105	2	2	5
21	06.09.16	п. Мегет	серые лесные	косая	315	215	1	20x20	130	3	2	7
22	07.09.16	п. Мегет	серые лесные	косая	109	86	1	18x18	72	1	2	4
В среднем					235	134	1	19x18	96	2	3	4

С середины мая в раскопках отмечены крупные, сложные норы с длинным основным ходом и глубоким расположением гнездовой камеры (рис. 33). Это жилые норы с общей длиной ходов от 500 ± 42 см и длиной основного хода 110 ± 42 см, у даурского суслика длина основного хода сходна, $115-667$ см (Беляев, 2007).



Рисунок 33 – Фото раскопанной «выводковой» норы, с. Окинский (фото автора)

Данные норы отличает большое количество тупиков, с одним и двумя гнездами, расположенными на большей глубине, в сравнении с гнездами нор индивидуального типа. В среднем они залегают в пределах 110 ± 2 см (табл. 12). Гнезда также отличаются большим объёмом наполнителя из перьев, пуха и шерсти. Описанные норы принято называть выводковым, и они образуются в результате перестроения прошлогодних летних нор или при изменении зимовочных, в которых самка подготавливает гнездо к рождению сусят. В норе рядом с гнездом присутствуют отнорки, которые могут служить уборными или заделами для расширения норы в будущем. К.Г. Беляев (2007) в своем исследовании предполагает, что наличие отнорков рядом с гнездом является отличительной особенностью гнездовой норы самок, как беременной, так и прохолоставшей, у нор самцов рядом с гнездом отнорков не встречается. Гнездо крупное, диаметром 20 ± 3 см, выстлано большим объёмом сухой травы, пуха, перьев, шерсти, до рождения сусят в гнезде присутствуют эктопаразиты, но в сравнительно небольшом количестве.

Таблица 12 – Характеристика выводковых гнезд *S. undulatus* в Верхнем Приангарье

№ п/п	Дата раскопки	Место раскопки	Тип почвы	Тип норы	Общая длина, ходов, см	Максим. длина хода норы, см	Количество гнезд, шт.	Размер гнезда в диаметре, см	Глубина распол. гнезда, см	Количество, шт		
										Выходов	Колен	Тушиков
1	11.05.14	с. Самара	черноземные	косая	354	195	1	20x18	110	2	5	2
2	15.05.14	д. Кустово	луговые	косая	540	220	1	22x19	115	2	8	3
3	16.05.14	д. Кустово	луговые	косая	620	225	1	24x22	110	2	11	4
4	16.05.14	д. Кустово	луговые	косая	418	240	2	19x17,18x16	134;92	3	6	2
5	17.05.14	с. Мордино	черноземные	косая	489	270	2	24x22,20x18	122	3	11	5
6	10.06.14	д. Лермонтово	серые лесные	косая	623	315	2	17x19, 18x16	110;112	3	15	6
7	23.06.14	с. Окинский	луговые	косая	683	315	2	28x20, 21x23	98;103	4	16	8
8	08.07.14	с. Сологубово	болотно-луговые	косая	745	420	2	24x22,18x16	134; 90	5	14	9
9	17.07.14	с. Новолетники	болотно-луговые	косая	452	236	2	22x20,16x14	96;101	2	15	4
10	22.07.14	г. Зима	луговые	косая	389	250	2	18x16;20x21	98;86	2	6	5
11	08.07.15	с.Целиный	луговые(степи)	косая	546	323	2	20x18;19x22	86;94	3	9	6
12	09.07.15	с.Целиный	луговые(степи)	косая	428	198	2	18x16;20x16	70;110	2	2	5
13	18.07.15	с. Новоленино	черноземые	косая	486	245	1	22x23	112	2	2	6
14	10.08.15	п. Балаганск	черноземые	косая	401	117	2	18x16;19x20	106;100	3	2	6
15	15.08.15	п. Балаганск	черноземые	косая	456	78	3	20x20;18x19;16x20	96;89;102	4	2	9
16	25.08.15	с. Александровское	дерново-подзолистые	косая	478	226	2	21x18;20x18	96;122	3	2	7
17	28.08.16	п. Бохан	черноземы обыкновенные	косая	325	123	1	20x20	115	3	2	4
18	02.09.16	д. Кударейка	лугово-черноземные	косая	340	200	2	19x18;20x20	110;115	3	2	5
В среднем					487	233	2	20	114	3	7	5

К концу июня, когда суслята подрастают, при раскопках выводковых нор нередко встречается два гнезда, одно из которых несколько меньше, но состоит также из сухой травы, шерсти и пуха. Такие гнезда называются запасными (Вержущкий, 2009). Гнезда могут быть расположены на небольшом расстоянии друг от друга, иногда и на разных глубинах и служат самке в целях отдыха.

Стоит отметить, что в это время в подстилке выводковых гнезд скапливается большое количество паразитов, иногда, раскопав нору, мы находили второе гнездо, затрамбованное плотной земляной пробкой, таким образом, самка борется с излишним беспокойством паразитов (Вержущкий, 2009). Подстилка в затрамбованных гнёздах была ещё свежей, что говорило о том, что самки зарывали гнездо недавно, второе гнездо состояло из более свежего субстрата с заметно меньшим количеством паразитов. После расселения сусят самка может вновь обновить гнездо, изменить систему ходов и отнорков и использовать его как индивидуальное в течение лета. В связи с этим, по истечении времени определить, было ли это гнездо ранее в составе выводковой норы, становится труднее. Поэтому, запасные гнезда отмечали до того момента, когда новорожденные суслята окончательно их покидали, либо если мы докапывались до второго затрамбованного гнезда (табл. 13). В летний период, с конца июня до середины августа, у длиннохвостого суслика наблюдается максимальное разнообразие типов нор и гнёзд, в первую очередь этому способствует расселение подросших сеголеток. В это время на территории только одной сусликовины замечено множество попыток сделать норы, предпринятые суслятами. Нежилыми норами в этот период являются зимовочные, выводковые, индивидуальные и запасные (Вержущкий, 2009). Гнезда могут стать нежилыми по причине гибели зверька либо при воздействии на норы внешних природных или антропогенных факторов. Косвенные признаки нежилых нор те же, что и описывались ранее, замусоренные или разрушенные вход или основной проход, состояние субстрата гнезда и наличие эктопаразитов.

Таблица 13 – Характеристика жилых запасных гнезд *S. undulatus* в Верхнем Приангарье

№ п/п	Дата раскопки	Место раскопки	Тип почвы	Тип норы	Общая длина, ходов, см	Максим. длина хода норы, см	Количество гнезд, шт.	Размер гнезда в диаметре, см	Глубина распол. гнезда, см	Количество, шт		
										Выходов	Колен	Тушиков
1	20.06.14	д. Лермонтово	серые лесные	косая	118	100	1	15x16	55	1	1	0
2	25.06.14	с. Окинский лу	луговые	косая	192	168	1	16x16	62	1	2	1
3	25.06.14	с. Окинский	луговые	косая	82	82	1	10x15	56	1	0	1
4	05.07.14	с. Самара	луговые	косая	211	180	1	17x17	85	1	2	0
5	09.07.15	с. Хареты	черноземные	косая	200	172	1	19x16	83	1	2	1
6	09.07.15	с. Хареты	черноземные	косая	135	112	1	14x16	59	1	2	0
7	15.07.15	с. Новоленино	черноземные	косая	145	93	1	16x18	50	1	2	2
8	18.07.15	с. Новоленино	черноземные	косая	146	121	1	18x18	70	1	2	1
9	24.07.15	п. Балаганск	черноземные	косая	158	138	1	16x15	73	1	2	0
В среднем					154	130	1	16x16	66	1	2	0,7

С конца июня до середины августа, у *S. undulatus* наблюдается максимальное разнообразие типов нор и гнезд, в первую очередь этому способствует расселение подросших сеголеток. В это время на территории только одной сусликовины замечено множество попыток сделать норы, Нежилыми норами в этот период являются зимовочные, выводковые, индивидуальные и запасные (Вержущкий, 2009). Гнезда могут стать нежилыми по причине гибели зверька либо при воздействии на норы природных или антропогенных факторов

Жилые норы представлены выводковыми, индивидуальными, запасными, учебными и посещаемыми (Вержущкий, 2009). В летний период ранее описанные гнезда особенных изменений не претерпевают, обновляется лишь подстилка гнезда и варьирует количество и состояние эктопаразитов.

Учебные гнезда принадлежат сеголеткам, чаще всего их обустривают в прошлогодних норах, вырытых другими сусликами, или в свежих брошенных. По строению данные норы могут быть различны, поскольку ранее могли иметь различное предназначение, молодые суслики проводят модернизацию нор под свои потребности, прочищая ходы, закапывая старые отнорки. Гнездовая камера, как правило, в таких гнёздах небольшая и находится неглубоко. Снаружи нору с таким гнездом можно определить по свежим незначительным выбросам земли у входа. Само гнездо свежее, состоит в основном из сухой травы, а количество паразитов в нем небольшое. Норы с учебными гнездами характерны также и для даурского суслика (Паулер, Мамаев, 1954). Данными норами зверьки пользуются недолго, постоянно перемещаясь по территории в поисках оптимального места обитания. Молодые суслята обзаводятся постоянными норами ближе к концу августа, которые простые по строению с относительно неглубоким залеганием гнезда. По большей части зверьки при приближении сезона спячки, перестраивают свои летние норы в зимовочные вышеописанными способами, немного углубляя расположение гнезда и закапывая вход в летнюю норку.

Таблица 14 – Характеристика жилых учебных гнезд *S. undulatus* в Верхнем Приангарье

№ п/п	Дата раскопки	Место раскопки	Тип почвы	Тип норы	Общая длина, ходов, см	Максим. длина хода норы, см	Количес тво гнезд, шт	Размер гнезда в диаметре, см	Глубина распол. гнезда, см	Количество, шт		
										Выходов	Колен	Тушиков
1	08.07.14	с. Сологубово	болотно- луговые	Косая	98	65	1	14x13	45	1	1	1
2	12.07.14	с. Новолетники	луговые	Косая	120	90	1	16x14	63	1	2	2
3	21.07.14	г. Зима	луговые	Косая	90	82	1	16x15	60	1	2	1
4	08.07.15	с. Целиный	луговые (степи)	Косая	112	75	1	16x18	42	1	3	1
5	12.07.15	с. Хареты	черноземные	Косая	98	53	1	19x16	37	1	2	1
6	13.07.15	с. Новоленино	черноземные	Косая	90	82	1	17x16	40	1	2	1
7	13.07.15	с. Новоленино	черноземные	Косая	100	60	1	19x17	38	1	2	2
8	18.07.15	с. Новоленино	черноземные	Косая	123	65	1	16x17	55	1	2	2
9	30.07.15	п. Балаганск	черноземные	Косая	159	93	1	16x18	65	1	2	3
10	30.07.15	п. Балаганск	черноземные	Косая	175	65	1	19x17	75	1	2	2
В среднем					117	73	1	17x16	52	1	2	2

При раскопках отмечены жилые норы с гнездами, наполнитель которых состоял из старой травы, но в нем находились сытые эктопаразиты, что свидетельствовало о том, что данные норы суслики посещали. По классификации Д.Б. Вержуцкого (2009), данные гнезда называют «посещаемые». Строение нор с такими гнёздами чаще всего простое и мало чем отличается от учебных. Гнезда расположены неглубоко (табл. 14). Данным типом нор суслики скорее всего пользуются кратковременно, при возникновении какой-либо опасности, или возникновении иных ситуаций, например, при незначительном разрушении основной норы. Сведений о подобных гнёздах у других видов сусликов нами не найдено, однако мы предполагаем, что такие же норы вполне могут встречаться у даурского суслика.

В летнее время, как и в весеннее, отмечены и недостроенные норы (рис. 34).



Рисунок 34 – Недостроенная нора *S. undulatus*, п. Балаганск (фото автора)

В основном, это временные ходы, брошенные своими хозяевами. Естественно, такие норы не имеют гнезд, а сам ход небольшой длинны (табл. 15).

Таблица 15 – Характеристика недостроенных нор без гнезда *S. undulatus* в Верхнем Приангарье

№ п/п	Дата раскопки	Место Раскопки	Тип почвы	Тип норы	Обитаемость	Общая длина ходов, см	Максим. длина хода норы, см	Глубина распол. Предполог. гнезда	Количество, шт.		
									Выходов	Колен	Тупиков
1	25.06.14	с. Окинский	луговые	прямая	нежилые	31	31	0	1	0	1
2	09.07.14	с. Сологубово	болотно-луговые	прямая	нежилые	46	46	46	1	0	1
3	09.07.14	с. Сологубово	луговые	прямая	нежилые	35	35	67	1	0	1
4	12.07.15	с. Хареты	черноземные	прямая	нежилые	23	23	23	1	0	1
5	30.07.15	п. Балаганск	Черноземные	прямая	нежилые	28	28	28	1	0	1
6	28.08.16	п. Бохан	черноземы обыкновенные	косая	жилые	58	58	45	1	2	1
В среднем						37	37	35	1	0	1

С середины августа и до глубокой осени суслики начинают готовить зимовочные норы к спячке. К.Г. Беляев (2007) в своём исследовании говорит о том, что некоторые особи даурского суслика начинают подготовку к спячке ещё в июне (Беляев, 2007). Мы также предполагаем, что некоторые особи длиннохвостого суслика могут перестраивать зимовочные норы уже в первый летний месяц, скорее всего, это старые самцы и яловые самки, тогда как суслики-сеголетки естественным образом самые последние, кто приступает к строительству и подготовке нор к спячке. Поэтому, строительство зимовочных нор может иметь несколько вариантов, зависящих от пола и возраста зверьков, выбора места строительства.

Гнездо может строиться совершенно новым или путём перестройки летнего гнезда (рис. 28). Выбор места строительства зимовочной норы является важным критерием для успешной зимовки сусликов, например, К.Г. Беляев (2007) приводит пример о раскопанных им зимовочных норах, расположенных в менее промерзаемых местах – под поленницами, стогами сена, кучами перепревшего навоза. Гнезда, в таких норах, находились на меньшей глубине, в сравнении с гнездами, находящимися в норах, расположенных глубже (Беляев, 2007). Поскольку наши раскопки проводились в отдаленных от населённых пунктов участках, то подтвердить такую информацию нет возможности, однако есть предположение, что подобные места расположения зимовочных нор у длиннохвостого суслика вполне могут быть.

У *S. undulatus* существуют простые зимовочные норы и сложные (Беляев, 2007). Простые не имеют хода-веснянки, при их строительстве суслик засыпает временной ход плотной пробкой длиной около 30 см, а остальную часть хода рыхлой землёй (рис. 29). После пробуждения суслик выходит на поверхность обратно, разрывая временный ход. В случае сложной зимовочной норы все ходы и отнорки до гнезда забивает плотной земляной пробкой и строит новый ход-веснянку, не достигающий до выхода на поверхность на 5–10 см (рис. 28).

После пробуждения суслик раскапывает остатки земли до поверхности и выходит наружу. Чаще всего встречаются сложные зимовочные норы, которыми суслики пользуются практически всю жизнь, из года в год меняя их структуру путём изменений ходов, постройки новых зимовочных гнёзд. Если хозяин норы погибает, ею могут воспользоваться другие суслики, например сеголетки, изменяя нору под свои потребности. Поэтому, при раскопках нор встречаются старые гнездовые камеры, расположенные на разных уровнях и засыпанные землёй и ветошью.

Основной ход в таких норах проследить довольно трудно, поскольку он очень хорошо забит землей, однако при наших раскопках средняя длина ходов норы составляла 542 ± 23 см. Ходы в зимовочной норе могут уходить с резким наклоном на глубину или по спирали, при этом отворков встречается немного (Беляев, 2007). Гнезда в таких норах большие, в среднем 22–24 см в диаметре, состоят из сухой травы, шерсти, пуха и перьев, паразитов не очень много. Глубина расположения гнезда в среднем составляла 166 см. Некоторые авторы указывают и на более глубокое расположение зимовочных гнёзд (Беляев, 2007; Вержуцкий, 2009). Поскольку раскопка зимовочных гнёзд нами проведена на одной территории, можно предположить, что в других районах глубина их размещения может как увеличиваться, так и уменьшаться (табл. 16).

В осеннее время встречаются нежилые норы – это летние сооружения, покинутые сусликами на время спячки. Данные норы различны по строению и назначению, гнезда в таких норах чаще сырые с разным количеством недавно напившихся паразитов (Вержуцкий, 2009).

Таблица 16 – Характеристика жилых зимовочных нор *S. undulatus* в Верхнем Приангарье

№ п/п	Дата раскопки	Место раскопки	Тип почвы	Тип норы	Общая длина ходов, см	Максим. длина хода норы, см	Размер гнезда в диаметре, см	Глубина распол. гнезда, см	Количество, шт		
									Выходов	Колен	Тушиков
1	20.09.16	с. Самара	луговые	косая	345	285	22x22	162	2	2	3
2	23.09.16	с. Самара	луговые	косая	495	245	23x24	153	2	2	4
3	26.09.16	д. Кустово	луговые	косая	679	420	25x23	260	2	2	2
4	26.09.16	д. Кустово	луговые	косая	549	280	22x22	160	2	2	3
5	29.09.16	д. Кустово	луговые	косая	498	301	21x23	170	2	2	3
6	30.09.16	с. Самара	луговые	косая	600	418	24x23	183	2	2	3
7	30.09.16	с. Самара	луговые	косая	650	380	20x23	203	2	2	4
8	02.10.16	с. Самара	луговые	косая	523	290	22x24	176	2	2	3
	В среднем				542	327	22x23	183	2	2	3

Таблица 17 – Характеристика нежилых нор *S. undulatus* в Верхнем Приангарье

№ п/п	Дата раскопки	Место раскопки	Тип почвы	Тип норы	Общая длина ходов, см	Максим. длина хода норы, см	Размер гнезда в диаметре, см	Глубина распол. гнезда, см	Количество, шт		
									Выходов	Колен	Тушиков
1	06.09.16	п. Мегет	серые лесные	косая	152	86	18x17	52	1	2	2
2	06.09.16	п. Мегет	серые лесные	косая	199	132	17x20	63	2	2	2
3	06.09.16	п. Мегет	серые лесные	косая	249	130	19x20	104	2	2	4
4	07.09.16	п. Мегет	серые лесные	косая	382	180	18x18;16x18	109;120	3	2	6
5	07.09.16	п. Мегет	серые лесные	косая	160	73	18x18	45	1	2	4
6	07.09.16	п. Мегет	серые лесные	косая	245	115	20x20	95	2	2	5
7	07.09.16	п. Мегет	серые лесные	косая	215	99	20x20	89	1	2	2
8	20.09.16	с. Самара	Луговые	косая	119	72	18x16	52	1	2	1
9	20.09.16	с. Самара	Луговые	косая	248	100	18x17	65	3	2	5
10	23.09.16	с. Самара	Луговые	косая	201	120	19x18	90	2	2	3
В среднем					217	110,7	18x18	80	2	2	3

Для дифференциации нор по их назначению нами применён дискриминантный анализ. В модели расчётов отдельно использовали наиболее характерные переменные жилых и нежилых нор (табл. 18, 20).

Таблица 18 – Переменные в модели многомерного анализа для жилых нор

Переменные в модели	Wilks' Лямбда	Частная Лямбда	F-remove (4,60)	p-level	Toler.	1-Toler. (R-Sqr.)
Общая длина ходов	0,052238	0,762379	4,675253	0,002372	0,400638	0,599362
Длина гнезда в диаметре, min	0,051545	0,772619	4,414497	0,003406	0,623924	0,376076
Количество гнезд	0,058038	0,686183	6,860048	0,000129	0,739963	0,260037
Кол-во тупиков	0,052618	0,756873	4,818387	0,001947	0,601727	0,398273
Максимальная длина хода норы	0,051067	0,779848	4,234516	0,004379	0,408522	0,591478
Кол-во выходов	0,051487	0,773487	4,392709	0,003511	0,537602	0,462398
Глубина расположения гнезда	0,043492	0,915692	1,381057	0,251282	0,527129	0,472872

Наибольший вклад (p-level) в распределение жилых нор по группам внесли следующие семь показателей: «общая длина ходов», «длина гнезда в диаметре min», «количество гнезд», «количество тупиков», «максимальная длина хода норы», «количество выходов», «глубина расположения гнезда» (табл. 18). Общий процент дискриминации составил 80,3 %.

Различные переменные, вошедшие в модель дискриминации, имеют разные значения лямбды Уилкса (первый столбец), при этом частная лямбда (второй столбец) характеризует единичный вклад соответствующей переменной в разделительную силу модели. Известно, что чем меньше значение частной лямбды Уилкса, тем больше вклад в общую дискриминацию. Отсюда следует, что переменная «количество гнезд» даёт наибольший вклад. Переменная «количество

тупиков» имеет второй по значению вклад. Переменная «общая длина ходов» – третьей и т.д. Наименьший вклад в общую дискриминацию вносит «уровень глубины расположения гнезда».

Таблица 19 – Квадрат расстояний между центроидами групп гнезд жилых нор (D² – расстояние Махаланобиса)

Квадрат расстояний Махаланобиса					
	Индивидуальные	Выводковые	Запасные	Зимовочные	Летние
Индивидуальное	0,00000	13,33776	7,92013	34,78171	0,82782
Выводковые	13,33776	0,00000	23,95400	29,15860	14,51834
Запасное	7,92013	23,95400	0,00000	42,42507	6,11342
Зимовочная	34,78171	29,15860	42,42507	0,00000	41,25876
Летняя	0,82782	14,51834	6,11342	41,25876	0,00000

Наибольшее расстояние между центроидами групп «зимовочное» и «запасное» расстояние Махаланобиса составило 42,43 (табл. 19). Это свидетельствует о наибольшей удалённости этих групп друг от друга (рис. 35).

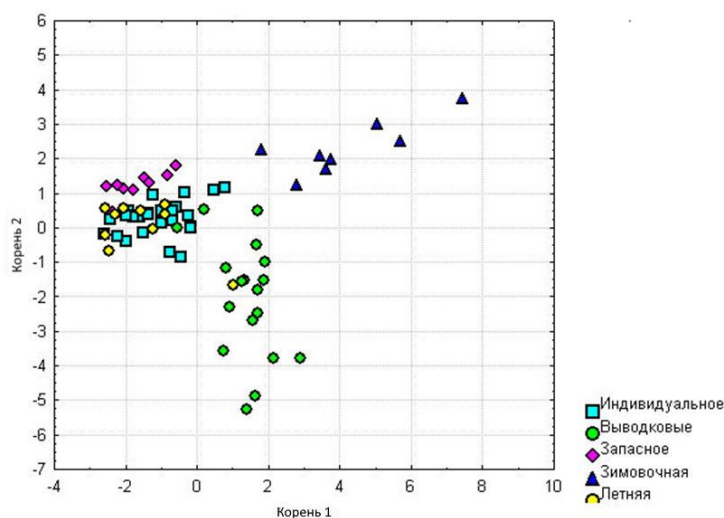


Рисунок 35 – Расстояние Махаланобиса между центроидами групп гнёзд жилых нор

Самое маленькое расстояние Махаланобиса между группами «летнее» и «запасное» 6,11 (табл. 19). Эти группы меньше всех отличаются между собой по совокупности всех показателей. «Летнее» и «индивидуальное» практически не различаются, расстояние составляет 0,82 (табл. 19).

Наибольший вклад (p-level) в распределение нежилых нор по группам вносят: «длина гнезда в диаметре», «максимальная» и «общая» длина ходов (табл. 20). Общий процент дискриминации составил 79,4%.

Таблица 20 – Переменные в модели многомерного анализа для нежилых нор

Переменные в модели	Wilks' Лямбда	Частная Лямбда	F-remove (3,27)	p-level	Toler.	1-Toler. (R-Sqr.)
Длина гнезда в диаметре max	0,260468	0,260591	25,53690	0,000000	0,464759	0,535241
Общая длина ходов	0,113561	0,597701	6,05769	0,002723	0,446914	0,553086
Кол-во тупиков	0,082873	0,819034	1,98856	0,139439	0,785047	0,214954
Кол-во выходов	0,079183	0,857202	1,49928	0,237170	0,695751	0,304249

У нежилых нор различные переменные, вошедшие в модель дискриминации, имеют разные значения лямбды Уилкса и частной лямбды. Переменная «длина гнезда в диаметре max» дает наибольший вклад, переменная «общая длина ходов» – вторая по значению вклада, переменная «количество тупиков» – третья. Наименьший вклад в общую дискриминацию вносит переменная «количество выходов».

Наибольшее расстояние между центроидами групп отмечается у «недостроенное» и «учебное», что свидетельствует о том, что эти группы наиболее отдалены друг от друга (рис. 36).

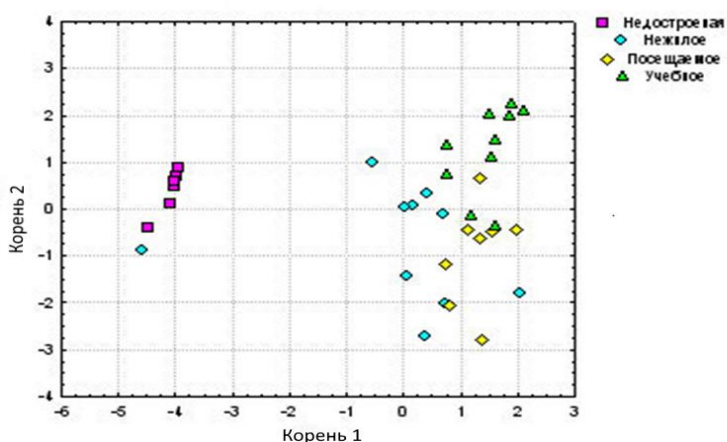


Рисунок 36 – Расстояние Махаланобиса между центроидами групп гнезд нежилых нор

Максимальное расстояние Махаланобиса между группами «учебное» и «недостроенное» составило 36,3 (табл. 21). Эти группы больше всех отличаются между собой по совокупности всех показателей. Группы гнёзд «посещаемое» и «нежилое» практически не различаются, это определено наименьшим расстоянием 4,6 (табл. 21).

Таблица 21 – Квадрат расстояний между центроидами групп гнезд нежилых нор (D 2 – расстояние Махаланобиса)

Квадрат расстояний Махаланобиса				
	Недостроенное	Нежилое	Посещаемое	Учебное
Недостроенное	0,00000	21,15114	34,90725	36,25813
Нежилое	21,15114	0,00000	4,61090	7,79758
Посещаемое	34,90725	4,61090	0,00000	6,14230
Учебное	36,25813	7,79758	6,14230	0,00000

Раскопанные норы длиннохвостого суслика, по строению практически не отличаются от строения нор других видов суслика кроме обитающих в условиях Крайнего Севера. Норы постоянно подвергаются изменениям как строения, так и назначения. *S. undulatus* в процессе своей жизни может использовать до девяти типов нор, отличных по строению и назначению.

5.6. Характеристика местообитаний

Зверькам характерно образовывать поселения в различных ландшафтах: луга, пашни, пастбища, залежи, разреженные леса, окраины населенных пунктов, городские кладбища (Огнев, 1947; Бадмаев, 2007; Сони́на, Дурнев, 2011). Наибольшее количество поселений *S. undulatus* располагается в местообитаниях с преобладанием мятликов (45%) и с преобладанием злаков (33%). Большая часть экотипов представлены мезофитными сообществами в которых отмечено 75% поселений. Остальная часть поселений в равных долях распределена по ксерофитным и ксеромезофитным стациям (табл. 22).

Таблица 22 – Основные растительные сообщества Верхнего Приангарья, заселяемые *S. undulatus*

Сообщество	Проективное покрытие, %	Число видов растений	Высота растений, см		Экотип	<i>S. undulatus</i> особ./га
			min	max		
Полевично-разнотравное	75	12	10	40	Мезофитное	15
Мятликово-разнотравное	55	9	10	40	Мезофитное	14
Пырейно-разнотравное	40	8	10	30	Ксерофитное	8
Кострецово-люцерновое	80	13	15	70	Мезофитное	6
Мятликово-разнотравное	50	13	15	20	Ксеромезофитное	6
Овсяницево-тысячелистниковое	90	13	15	60	Ксеромезофитное	6
Полынно-разнотравное	60	4	10	40	Мезофитное	6
Разнозлаково-бесстебельнолапчатковое	40	13	15	30	Ксерофитное	5
Мятликово-кострецовое	85	15	10	40	Мезофитное	5
Пырейно-мятликово-разнотравное	60	11	10	30	Мезофитное	5
Разнотравно-полынное	45	8	10	30	Мезофитное	5
Мятликово-лапчатковое	40	10	10	45	Мезофитное	5
Кострецово-люцерновое	40	11	15	60	Мезофитное	4
Мятликово-люцерно-разнотравное	50	11	15	60	Мезофитное	4
Мятликово-осоковое	70	19	15	60	Мезофитное	4
Мятликово-осоковое	60	15	15	60	Ксеромезофитное	4
Мятликово-разнотравное	100	22	15	30	Мезофитное	4
Мятликово-разнотравное	45	9	15	30	Ксеромезофитное	4
Разнотравное	40	8	20	20	Мезофитное	4
Мятликово-люцерновое	70	12	15	60	Мезофитное	3
Мятликово-разнотравное	60	14	15	50	Мезофитное	3
Пырейно-разнотравное	70	27	15	40	Мезофитное	3
Злаково-холоднополынное	40	13	25	70	Ксерофитное	2
Полынно-разнотравное	45	15	25	60	Ксерофитное	2
Злаково-разнотравное	65	13	30	40	Мезофитное	1
Кострецово-разнотравное	40	18	30	80	Мезофитное	1
Мятликово-кострецовое	70	20	20	80	Мезофитное	1
Разнозлаковые	85	17	45	80	Мезофитное	1
Холоднополынное	40	11	25	30	Мезофитное	1
Холоднополынное	100	10	30	100	Мезофитное	0
Мятликово-разнотравное	90	19	30	80	Мезофитное	0
Кострецово-разнотравное	40	12	30	90	Мезофитное	0
Мятликово-кострецовое	70	14	40	120	Мезофитное	0

В исследованных сообществах разнообразие растений колеблется от четырёх до 27 видов. Связь плотности населения *S. undulatus* с числом видов в сообществе не прослеживается. Так в пырейно-разнотравных станциях на разных участках отмечена разница в 19 видов растений; в полынно-разнотравных – 11, при колебаниях плотности населения *S. undulatus* от 2 до 8 особей/га.

Оценка связи проективного покрытия с плотностью населения *S. undulatus* также показывает независимость друг от друга данных показателей. Только в случаях техногенного изменения проективного покрытия (ниже 20%) поселений сусликов не наблюдается, но в дальнейшем появится с восстановлением растительного покрова, они могут появиться с восстановлением растительного покрова.

Умеренная связь ($r=0,69$) обнаруживается между численностью суслика и минимальными значениями высоты растительного покрова. В местах расположения поселений высота растений обычно неоднородна. Высокие растения располагаются локально, куртинами или одиночно и занимают всегда меньшие площади занятые сусликовинами. Не высокие растения в большинстве случаев представлены видами, которые обкусываются или домашним скотом или длиннохвостым сусликом. Все поселения суслика с высокой средней численностью встречаются в растительных сообществах, где минимальная высота растений колеблется от 10 до 20 см. Распределение поселений с низкой численностью заметной связи с высотой растительного покрова не имеет (табл. 22).

Зависимость численности сусликов от наличия в сообществе высоких растений (от 40 до 120 см) несколько слабее ($r=0,58$) и чаще проявляется в тех местообитаниях, где при высоком травостое вид не находит условия для обитания и покидает или не заселяет подобные станции. В некоторых случаях в местах с высоким травостоем отмечаются жилые сусликовины с низкой численностью зверьков (табл. 22).

Следует отметить из общего числа поселений две колонии с высокой плотностью населения (14 и 15 особей/га) в окрестностях поселков Хохорск и

Каменка (Боханский район Иркутской области). В одном случае поселение сформировалось в полевично-разнотравном сообществе в другом – мятликово-разнотравном. При не высоком видовом разнообразии трав на исследуемой территории высота травянистого покрова варьировала в пределах 10–40 см, при проективном покрытии в 55-75%. Местность представляет собой луга с интенсивным выпасом лошадей, что создаёт оптимальные условия для формирования крупных поселений *S. undulatus*.

Другие виды сусликов: *S. pygmaeus*, *Spermophilus major* (Pallas, 1779), *Spermophilus fulvus* (Lichtenstein, 1832) и *Spermophilus suslicus* (Guldenstaedt, 1770), также как и *S. undulatus* занимают различные растительные сообщества и встречаются в большинстве случаев в местах интенсивного выпаса скота (Зверев, 1936; Фетисов, 1936; Бибииков, 1949; Опарин, Опарина, 2000; Смирнов, Минаков, 2005; Попов, Удовиков, Санджиев и др., 2006). Так, в Саратовском Заволжье малый, большой и желтый суслики встречаются на выпасах, обочинах дорог и развалинах полевого стана в ромашниково-полынно-эфемеровых, полынно-эфемеровых, ковыльно-типчаковых, низкотравных полынных ассоциациях (Опарин, Опарина, 2000; Попов, Удовиков, Санджиев и др., 2006). В Боргойских степях суслики заселяют различные типы растительности по-разному: наибольшая численность отмечена в осоковых и злаково-осоковых растительных ассоциациях, где производится выпас скота; наименьшая в высокотравных сообществах злаков и типчаков (Фетисов, 1936). Даурские суслики *Spermophilus dauricus* (Brandt, 1844) юго-восточного Забайкалья также избирательны в выборе растительного покрова и плотно их заселяют даже при небольшой площади, основные растительные сообщества: осоковая, злаково-осоковая, танацетовая (Бибииков, 1949), меньше сусликов встречается в пикульниковых ассоциациях и высокотравье лугов и степей (Бибииков, 1949). М.Д. Зверев отмечал излюбленной низкотравную «четырёхзлаковую степь» для длиннохвостых сусликов левобережья Енисея (Зверев, 1936). В Красноярском крае для сусликов наиболее благоприятными и заселенными являются типчаковые, злаковые и ковыльные

сообщества различных ландшафтов (Минаков, Смирнов, Никитенко, 2005). В целом предпочтения суслика Приангарья не отличаются от таковых описанных другими авторами и выбор места для размещения поселений не зависит от видового состава кормовой базы, экотипа сообщества, а большей степени связан с высотой травяного покрова. В условиях Верхнего Приангарья оптимальные условия формируются при его высоте до 20 см.

5.7. Факторы среды

Поселения сусликов постоянно подвергаются влиянию множества природных и антропогенных факторов. Изучение закономерностей воздействия тех или иных факторов на животных, помогут понять изменения численности и их пространственного распределения (Хомушку, Чульдун, Галацевич, 2016; Золотарева, 2006; Некрасов, 1980; Смирнов, Минаков и др., 2005; Сапельников, Сапельникова, 2020; Пиванова, Шубина, 2011).

В естественных условиях температура и осадки оказывают прямое и косвенное воздействие на выживаемость и распространение длиннохвостого суслика в течение всего года (Гончаров, Неустроева, Кузнецова, 2016; Гончаров, Неустроева, Кузнецова, 2016, Гончаров, Неустроева, 2016; Гончаров, Саловаров, 2020).

Многие исследователи подчёркивают, что весенняя численность для большинства видов сусликов зависит от физиологического состояния особи, ушедшей в спячку, глубины промерзания почв в зимний период и от стабильности благоприятных температур в период весеннего выхода зверьков (Гончаров, Саловаров, 2020; Калабухов, 1985; Лобков, 1999; Некрасов, 1980; Слудский, Варшавский, Исмагилов и др., 1969).

Известно, что промерзание почвы до глубины гнездовых камер приводит к повышенному расходованию энергии сусликов и их гибели (Калабухов, 1985; Лобков, 1999). Промерзание почвы зависит от комплекса факторов: температура, влагонасыщенность, высота снегового покрова и особенности рельефа (Медведев,

Анисимов, Губарев, Азаров, 2015). На территории верхнего Приангарья термические условия почв в холодный период года признаны как умеренно холодные в Иркутском районе и холодные в Зиминском районе (Трофимова, Балыбина, 2016). Умеренно-холодный тип почв характеризуется слабым охлаждением и сезонным промерзанием до глубин 0,8–1,6 м. Холодный – большей глубиной промерзания – 1,6–2,6 м, а продолжительность нахождения сезонной мерзлоты в почве может составлять шесть-семь месяцев (Трофимова, Балыбина, 2016). Промерзание почв во всех случаях достигает глубин, где суслики располагают свои зимовочные гнезда, однако интервал наименьших температур на глубине 0,8–1,6 м, в среднем составляет минус 4,8 – минус 1 °С (Трофимова, Балыбина, 2016), что говорит о суровых условиях зимовки для особей, не накопивших достаточных жировых запасов.

Оценка связи отрицательных зимних температур с количеством осадков (в виде снега) и с весенней численностью длиннохвостого суслика показала различные степени влияния на Мегетской и Зиминской площадках (табл. 25).

Таблица 25 – Зависимость численности *S. undulatus* от температур и осадков с ноября по март

Факторы	п. Мегет, г	г. Зима, г
температура – численность	0,77	0,32
осадки – численность	0,52	0,8
температура – осадки	0,54	0,05
множественная корреляция	0,78	0,89

В Зиминском районе зависимость численности перезимовавших сусликов от температуры статистически не была подтверждена, тогда как южнее, на Мегетской площадке, отмечена высокая корреляция весеннего числа сусликов с зимними температурами. Высокая связь с температурой на южной площадке объясняется более поздним наступлением отрицательных среднесуточных температур осенью и ранним потеплением весной. Вегетационный период на юге Приангарья на 10–15 дней дольше (Агрофакт, 2019), что позволяет выходить сусликам из нор с большим запасом питательных веществ. С другой стороны,

обилие осадков в виде снега имеет большую связь с численностью сусликов в северных районах Приангарья. Зиминский район характеризуется нестабильным установлением снежного покрова и отсутствием связи такового с отрицательными температурами (табл. 25). В случае обильных ранних снегопадов, снижается глубина промерзания грунтов, обеспечивая более комфортные условия для зимовки длиннохвостого суслика (Трофимова, Балыбина, 2012). В целом, значение множественной связи между совместным действием осадков и температур в период спячки с количеством особей, выходящих из спячки, имеет высокие значения ($r = 0,88$ и $r = 0,78$).

В зависимости от зимних условий и расходования жировых запасов сусликов, погодные условия, сложившиеся к моменту выхода из спячки, также способны влиять на выживаемость сусликов. Как отмечает В.А. Лобков, значение фактора погоды в весеннее время незначительно сказывается на численности крапчатого суслика распространенного в Северо-Западном Причерноморье (Лобков, 1999), так как данным территориям присущи относительно теплые зимы, а накопленные запасы, как правило, позволяют пережить, в том числе, и неблагоприятные весенние условия (Лобков, 1999). В Верхнем Приангарье климат более суров, поэтому есть предположение, что весенняя численность длиннохвостых сусликов, может зависеть от весенних метеоусловий.

Результаты множественной корреляции показывают высокую значимость погодных условий для окрестностей п. Мегета $r = 0,93$ и меньшую для окрестностей г. Зима $r = 0,65$ (табл. 26).

Таблица 26 – Зависимость численности *S. undulatus* от весенних температур и осадков (апрель – май)

Факторы	п. Мегет, r	г. Зима, r
температура – численность	0,88	0,56
осадки – численность	0,23	0,54
температура – осадки	0,55	0,43
множественная корреляция	0,93	0,65

Разницу в силе зависимости численности *S. undulatus* от факторов среды можно объяснить сроками весеннего появления зверьков на поверхности. Так, в районе п. Мегета первые суслики выходят из спячки на две недели раньше, чем суслики, обитающие в окрестностях г. Зима (Гончаров, Саловаров, 2020). Нестабильность температурно-влажностного режима на юге Приангарья в средневесенний период очень высока (Латышева и др., 2010), поэтому у вышедших на поверхность зверьков имеется большая вероятность испытать на себе неблагоприятные погодные условия (заморозки, снегопады, задержка роста растительности), что может влиять на их активность и жизнеспособность.

Число дней с положительной температурой ко времени выхода сусликов после зимовки в Зиминском районе больше, чем в Ангарском. В связи с этим, сравнительно мягкие климатические условия имеют меньшее действие и численность зверьков стабильна. Суммы осадков весной в Приангарье не оказывают существенного воздействия на динамику численности поселений суслика. Гидрометеорологический режим во время таких фенологических фаз, как рождение сусят и их вскармливание, наживровка и расселение сусликов способен значительно влиять на осеннюю численность сусликов (Магомедов, 1982; Лобков, 1999).

В Зиминском районе прослеживается зависимость осенней численности от осадков, что дополняется наличием обширной гидрологической сети в районе поселений. Обильные осадки могут спровоцировать подъем уровня вод, привести к затоплению жилищ и гибели молодых сусят, как это произошло в 2019 г. (Гончаров и др., 2022). В этом отношении исследуемый участок в районе п. Мегет достаточно благоприятный, поскольку находится на возвышенности и обильные длительные осадки могут только сократить время для нагула жировых запасов, но существенного влияния на состояние колоний сусликов не оказывают ($r=0,63$) (табл. 27).

Таблица 27 – Зависимость численности *S. undulatus* от летних температур и осадков (июнь – октябрь)

Факторы	п. Мегет, r	г. Зима, r
температура – численность	0,23	-0,44
осадки – численность	0,63	-0,91
температура – осадки	0,37	0,3
множественная корреляция	0,8	0,93

Обратной стороной снижения численности *S. undulatus* к осени может оказаться дефицит влаги и повышенные температуры, приводящие к засухе, что влечёт снижение уровня кормовой базы, а соответственно и гибель зверьков. Так, в 2018 г. отмечено общее снижение осенней численности сусликов в сравнении с весенней из-за продолжительного засушливого периода (Агрофакт, 2019). В 2021 г. в начале вегетации май и июнь отличались обильными осадками: их выпало в 2 раза выше нормы, а в июле – августе температурный режим был умеренными, что благоприятно сказалось на вегетационном периоде (Агрофакт, 2022) и численности сусликов.

Общие значения множественной корреляции при взаимодействии описанных факторов высокие: $r = 0,8$ – для участка около п. Мегет и $r = 0,9$ – для участка в Зиминском районе.

В целом, абиотические факторы среды влияют на жизнедеятельность длиннохвостого суслика в условиях Приангарья. В случаях небольших отклонений от среднегодовых климатических норм их влияние малозначимо. При экстремальных погодных изменениях (засухах и наводнения) происходит снижение численности сусликов.

Большинство биотических факторов в естественной среде обитания сусликов влияют на жизнедеятельность сусликов лишь во время их активности. В литературе отмечен прессинг хищников на разные виды сусликов, в основном, это нападение всевозможных птиц, собак, кошек, лисиц, степного хоря (Некрасов, 1980; Рябцев, 1997; Рябцев, 2016; Пиванова, Шубина, 2011; Сапельников, Сапельникова, 2020; Минаков, и др., 2005; Фефелов, 1997). Е.С. Некрасов (1980)

считает, что для сусликов хищники большой роли в снижении численности не оказывают. Другие авторы говорят о значительном влиянии птиц и млекопитающих на численность сусликов, особенно в период выхода молодых сусликов из нор (Лобков, 1999; Фефелов, 1997; Рябцев, 2015).

В условиях Верхнего Приангарья гнездится множество птиц, представляющих угрозу для жизни длиннохвостого суслика (Саловаров, 2006; Фефелов, 1997). Например, в Прибайкалье он является основным объектом питания балобана (Рябцев, 1997). В.В. Рябцев (2016) находил в гнездах большого подорлика останки длиннохвостого суслика. Суслик служит основным видом добычи для орла-могильника, что подтверждено и в работах И.В. Фефелова (1997), В.О. Саловарова (2006). Перечисленные птицы являются достаточно редкими для изучаемых пространств и можно предположить, что большого влияния на изменение численности они не оказывают. Наиболее распространён в Верхнем Приангарье черный коршун, который способен наносить большой вред поселениям суслика. Практически каждое наше исследование колоний сопровождалось присутствием парящих коршунов и мы не раз были свидетелями удачной охоты. Возможно, крупные врановые тоже представляют угрозу жизни молодым особям суслика (Лобков, 1999). При наблюдении за колонией сусликов в местности Сарма на оз. Байкал, нами зафиксирована удачная охота чайки хохотуньи на молодого суслика. Скорее всего это не единичный случай и урон, наносимый численности зверьков чайками и он в этой местности может быть значительным.

Из млекопитающих врагом для длиннохвостого и других видов сусликов является степной хорь (Лобков, 1999; Некрасов, 1980; Смирнов и др., 2005). В Верхнем Приангарье это довольно редкий вид, селится в основном в местах обитания сусликов, но конкретных случаев нападения хорька на суслика нами не отмечено. Доказательством присутствия хорька на территории поселений сусликов служит факт его браконьерской добычи, произошедший летом 2015 года. Многие авторы отмечают хищничество, исходящее от собак и кошек

(Лобков, 1999; Некрасов, 1980; Смирнов, Минаков и др., 2005). Практически во всех поселениях, которые находятся рядом с населенными пунктами, такой прессинг отмечен. Собаки могут активно раскапывать норы, а кошки караулить у выходов. При этом в условиях Приангарья наши наблюдения свидетельствуют о том, что собаки более удачливы, чем кошки. Лисы теоретически тоже могут добывать сусликов, но при наших наблюдениях этого не отмечено.

В.А. Лобков (1999) писал об агрессивном поведении крапчатых сусликов к другим особям весной во время гона, это также характерно и для длиннохвостого суслика (Бадмаев, 2007; Гончаров и др., 2016). Весной наблюдались жестокие схватки самцов, заканчивавшиеся тяжёлыми травмами, что в дальнейшем могло привести к гибели раненых зверьков.

Деятельность человека может оказывать как негативное, так и положительное действие на сусликов (Гончаров, Саловаров, 2021; Канина, 2012; Лобков, 1999; Пиванова, Шубина, 2011; Золотарева, 2006; Сапельников, Сапельникова, 2020). Из негативного можно выделить влияние на энергетический обмен и на образования энергетических запасов в организме зверьков из-за беспокойства сусликов со стороны человека (Золотарева, 2006). На численность и жизнедеятельность сусликов значительное влияние оказывает изменение их местообитаний в результате хозяйственной деятельности. Это может быть связано с распашкой лугов и степей, и напротив, образованием залежей на заброшенных полях, строительством автодорог, выпасом скота, появлением стихийных свалок, затоплением земель. Примеры положительных и отрицательных процессов, действующих на крапчатых сусликов в XIX и XX веках отражены в работе В.А. Лобкова (1999). Автор отмечает, что до прихода человека в места жизнедеятельности, суслики не были многочисленными и занимали небольшие пространства. С освоением людьми новых территорий в XIX веке постепенно увеличивались земли, занятые этими животными, чему способствовало занятие скотоводством и немеханизированным земледелием. При механизации земледелия в XX веке, распаханые территории многократно увеличивались, а

сроки уборки сокращались, это отрицательно сказалось на численности сусликов, поскольку оставалось меньше целинных земель, куда они могли уходить зимовать, а быстрый сбор урожая не давал возможности накопить достаточное количество питательных веществ (Лобков, 1999).

На численность и жизнедеятельность сусликов практически не оказывает влияние изменение площадей сельскохозяйственных земель в целом ($r=0,4$). Прослеживается умеренная зависимость численности вида от распаханых площадей (рис. 37).

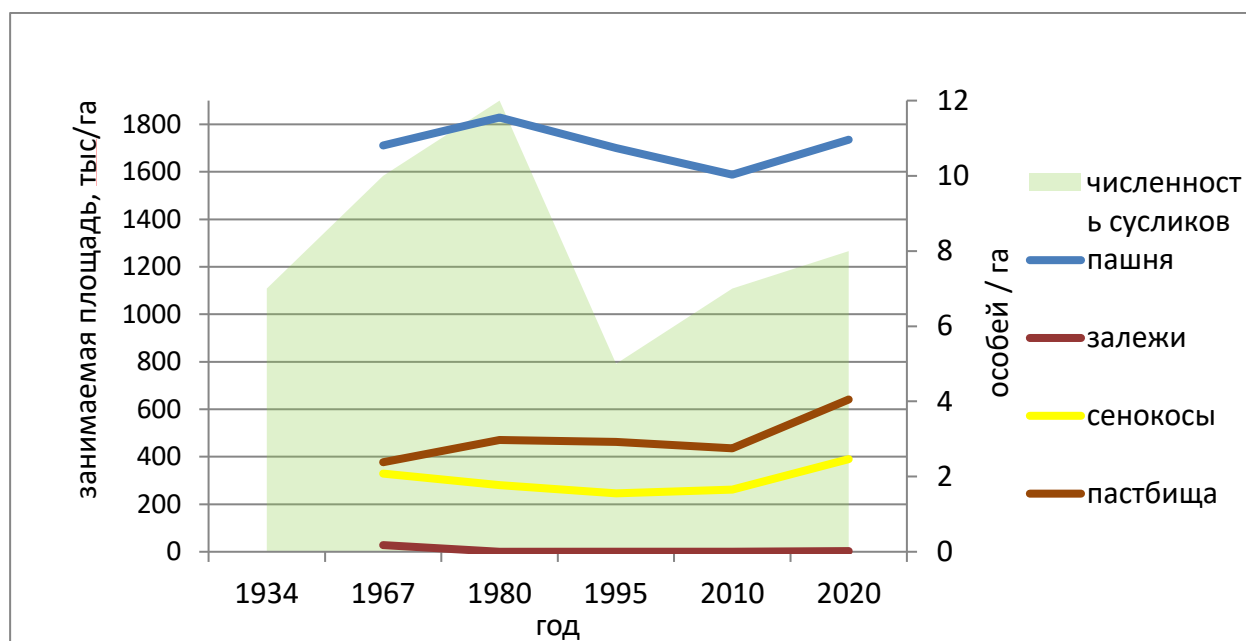


Рисунок 37 – Связь численности *S. undulatus* с площадью сельскохозяйственных земель в Верхнем Приангарье

За время наших наблюдений в Зиминском районе рядом с д. Кустова была распашана залежь, на которой селились суслики. Зверьки переселись на нетронутый луг, расположенный недалеко от пашни. Последующие наблюдения показали, что суслики возделанное поле с пшеницей не посещали. Это также подтверждает, что в современных условиях распашка новых территорий под поля приносит больше вреда для сусликов и выражается в разрушении их убежищ и сокращении площади местообитаний.

Следует отметить, что стабильный выпас скота благоприятно сказывается на образовании оптимальных угодий для всех видов сусликов (Гончаров,

Саловаров, 2021; Лобков, 1999). При приемлемом выпасе скота сохраняется баланс между растительными и животными сообществами. При интенсивном или недостаточном выпасе скота возможны нежелательные изменения в видовом составе растительного покрова, ухудшении состояния почв, изменении микрорельефа, зарастании местности, уменьшении разнообразия животных, изменении высоты травянистого покрова и его проективного покрытия (Гончаров, Саловаров, 2021; Новиков, 1949; Токарский, 2007).

Оптимальная высота травянистого покрова сказывается в первую очередь на безопасности поселений длиннохвостого суслика и его распространении (Холин и др., 2020). Для большинства видов сусликов и сурков оптимальная высота травянистого покрова составляет 5-20 см. При таких значениях зверьки чувствуют себя в безопасности и охотно организуют поселения (Плятер-Плохоцкий, 1934; Шилова и др., 1980). Овцы при выпасе поедают все вегетативные части растений, поэтому травянистый покров, значительно страдает и может полностью исчезнуть. Однако при оптимальном количестве выпасаемых овец для сусликов создаются благоприятные условия. Крупный рогатый скот, в том числе коровы, поедает траву выборочно и не формирует большие участки с необходимой высотой трав, поэтому в местах выпаса только коров, суслики не охотно образуют поселения. При совместном выпасе коров и овец среда обитания для сусликов становится подходящей, формируются как открытые участки, так и места с необходимой высотой травянистого покрова, что способствует заселению территорий зверьками.

Оптимальные условия для суслика создаются при выпасе лошадей. Лошадь, питаясь, скусывает вегетативные части растения равномерно по всей площади пастбища, поэтому на лугах и остепненных участках, где их пасут, существует большая вероятность встречи поселений длиннохвостого суслика (Гончаров, Саловаров, 2021; Новиков, 1949; Токарский, 2007). Связь исторического колебания плотности *S. undulatus* в Иркутской области хорошо прослеживается в сравнении с изменением поголовья домашнего скота ($r=0,78$) (рис. 38).

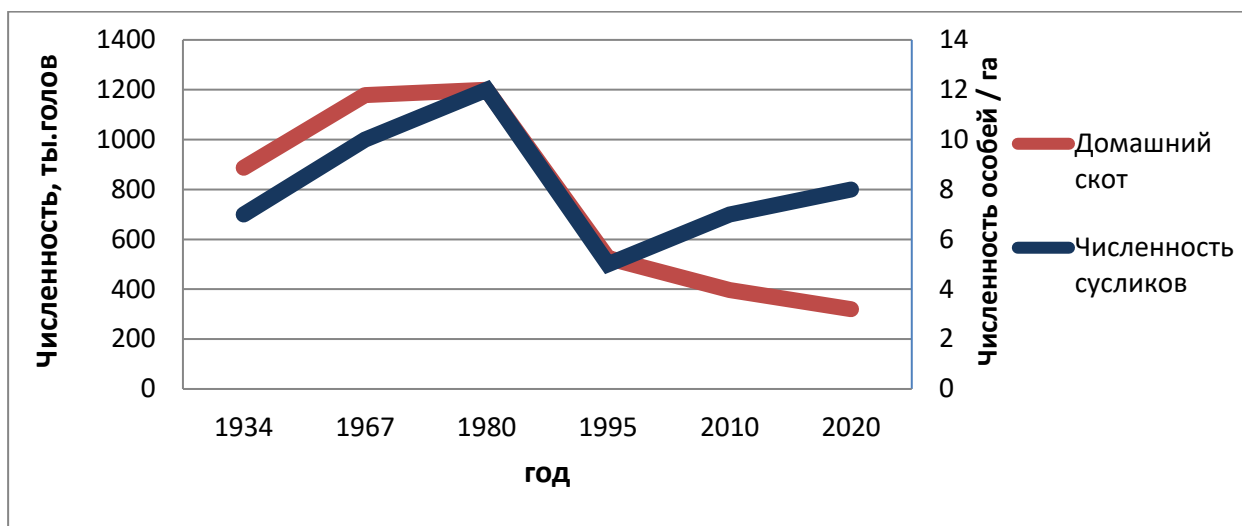


Рисунок 38 – Изменение поголовья сельскохозяйственных животных и средней плотности поселений длин *S. undulatus* в Верхнем Приангарье

На стационарных местах наших наблюдений количество выпасаемого скота менялось вместе с численностью сусликов (рис. 39).

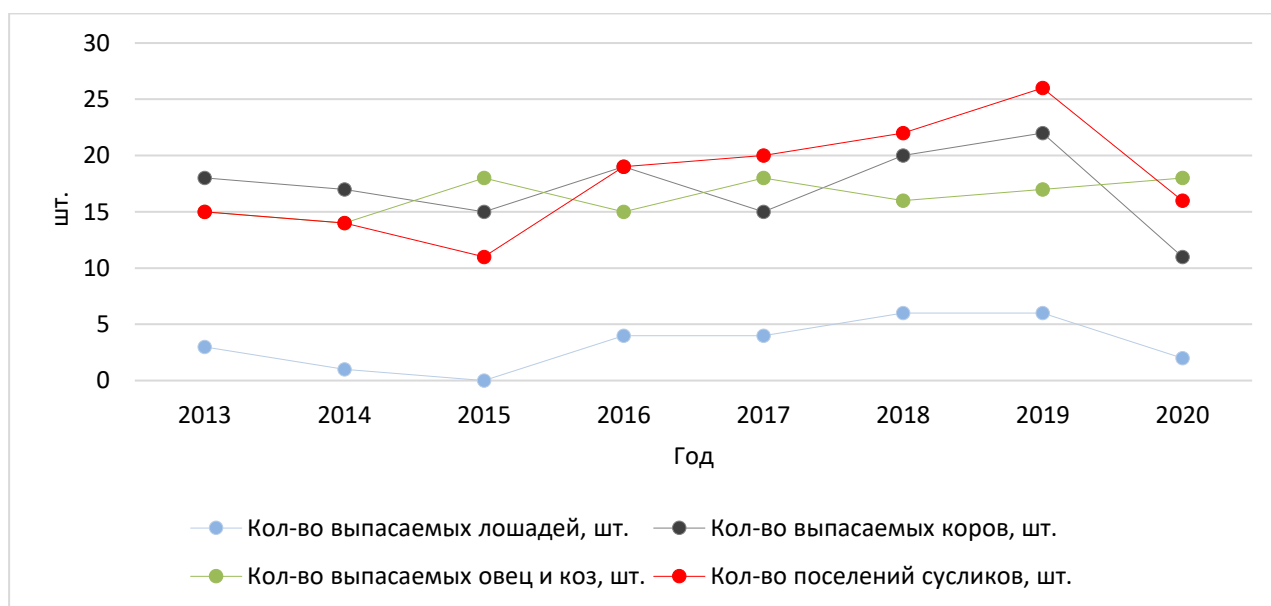


Рисунок 39 – Изменение поголовья сельскохозяйственных животных и поселений *S. undulatus* на учетной площадке в Зиминском районе

В 2013 г. на модельном участке преобладали остепненные и ксерофитные луга. Их площадь доходила до 60 %, от чего длиннохвостые суслики располагались практически по всей территории, образовав 15 элементарных поселений. В 2014 и 2015 гг. число выпасаемых животных уменьшалось, вследствие чего площадь оптимальных пространств за 2 года уменьшилась к

концу вегетационного периода 2015 г. до 50 %. По большей части ухудшение условий сводилось к ее зарастанию высокотравьем, в результате чего произошло снижение числа поселений. В 2016-2017 гг. количество выпасаемого скота увеличилось, к животным добавились 4 лошади, что положительно сказалось на увеличении площадей лугов и остепненных участков, а соответственно и на числе элементарных поселений сусликов. В 2018 г. роста поголовья выпасаемого скота в пределах контрольного участка не было, и суслики расселились практически по всей территории, образовав 22 жилые сусликовины (Приложение А.1е, А.1ж). Весной 2019 г. поголовье скота немного выросло, увеличилась и площадь подходящих мест для расселения сусликов. Летом этого года произошло сильное наводнение, после которого часть пастбищ была испорчена, пастухи на какое-то время перестали гонять скот, а колонии сусликов пострадали, зверьков стало меньше. В 2020 г. выпас скота на исследуемом участке возобновился, но пасущихся лошадей и коров стало меньше, что не привело к увеличению элементарных поселений сусликов (рис. 39).

В формировании условий обитания длиннохвостого суслика, обитающего в Зиминском районе и, как показывает опыт, на территории всего Верхнего Приангарья, выпас скота играет значительную роль ($r=0,7$). При приемлемом его уровне образуются экосистемы, в которых создаются условия для увеличения численности длиннохвостого суслика и его более широкого распространения.

Из других антропогенных факторов, влияющих на распространение длиннохвостого суслика, можно выделить: строительство Иркутской и Братской ГЭС. При поднятии уровня воды в водохранилищах наибольший урон был нанесен поселениям, заселявшим побережье Ангары и множества ее притоков от поселка Листвянка до Братска (Бром, 1959; Швецов, 1977; Холин, 2020).

Обширная сеть автодорог, проходящих в том числе и в лесостепных районах, дала возможность образовывать поселения по обочинам. Подобные колонии встречаются практически по всем автодорогам, наиболее заняты участки в Балаганском, Нукутском, Заларинском, Иркутском, Зиминском, Куйтунском,

Боханском районах. Нами замечено, что суслики селятся на обочинах, где автодорога проходит вдоль степей или лугов и участков, на которых дорожные службы следят за высотой травянистого покрова. Однако, в таких местах смертность сусликов достаточно высокая. Так за неделю ежедневного маршрута в начале июля по автодороге 25Н-046 (п. Залари – п. Балаганск), было насчитано 18 погибших сусликов разного возраста. Необходимо отметить, что это время наибольшей активности длиннохвостого суслика в Верхнем Приангарье. В августе такой гибели сусликов от колес автотранспорта уже не наблюдается.

Из других частных случаев антропогенной нагрузки на поселения длиннохвостого суслика можно отметить несколько стихийных свалок в Зиминском и Боханском районах. Свалки зверькам не мешали, наоборот они искали там пропитание и делали норы под завалами хлама (рис. 40).



Рисунок 40 – Стихийная свалка в Зиминском районе (фото автора)

В районе п. Мегет, на месте заброшенной деревни, обосновались колонии длиннохвостых сусликов, которых в течение некоторого времени тревожили искатели старины, перекапывающие верхние слои почв и частично или полностью разрушавшие норы сусликов. Через некоторое время суслики вернулись и перестроили свои прежние норы. В том же районе начал активно работать карьер по добыче песчано-гравийной смеси. За несколько лет такой деятельности было

уничтожено несколько гектаров земель с условиями пригодными для обитания суслика.

Для благополучного преодоления чрезмерного прессинга различных негативных факторов, суслики обладают регуляционными механизмами в популяциях (Лобков, 1999). По мнению В.А. Лобкова (1999), если суслики долгое время живут в хороших условиях и не подвергаются пагубным воздействиям от абиотических, биотических или антропогенных факторов, поселения постепенно деградируют и исчезают. В случае возникновения экстремальных условий в сохранившихся поселениях появляются наиболее плодовитые поколения, восстанавливающие численность в популяции за короткий срок (Лобков, 1999).

Вышесказанное говорит о том, что *S. undulatus* обладает высокой экологической адаптацией. Несмотря на большое количество факторов косвенно или напрямую влияющих на жизненные процессы длиннохвостых сусликов, зверьки сохраняют способность благополучно их преодолевать в условиях Приангарских лесостепей.

Выводы

1. В Верхнем Приангарье наиболее крупные поселения *S. undulatus* с плотностью от 6 и выше особей/га, сосредоточены по долинам рек, впадающих в р. Ангару. Большинство сусликовин средней плотности 4-5 особей/га располагается в Аларском, Нукутском и Заларинском районах. Поселения с низкой численностью до 3 особей/га равномерно распределены по всей лесостепи.

2. Сезонная динамика количественных показателей поселений характеризуется высоким уровнем стабильности (IS больше 0,8). Экологическая пластичность *S. undulatus* позволяет подстроиться к широкому диапазону неблагоприятных факторов, в том числе и экстремальным, что проявляется в её восстановлении уже на следующий год.

3. Состояние численности длиннохвостого суслика в XX-XXI веках в целом стабильное ($IS=0,69$). Отмеченные флуктуации не являются критическими, а дальнейшие прогнозы роста его плотности населения положительны.

4. Поселения *S. undulatus* занимают площади от 655 м² и до 1001 м². Связь числа колоний с занимаемой территорией прослеживается в случаях, когда они имеют среднюю и высокую плотность и друг с другом не контактируют. В случаях близкого расположения поселений и роста численности населения *S. undulatus* в них, такие колонии объединяются, что в свою очередь изменяет значения связи числа поселений с площадью в сторону уменьшения.

5. Сезонная активность *S. undulatus* в Верхнем Приангарье складывается из двух основных периодов: спячки и активности. Время активности разделено на конкретные фенофазы: выход из спячки, брачный период, рождение и вскармливание сусят, выход новорожденных сусят из нор, нажировка, уход в спячку. Сроки прохождения конкретных фенофаз зависят от климатических условий географической широты, в которой обитает *S. undulatus*

6. Суточная активность *S. undulatus* состоит из набора определенных действий: питание – 41% от всего бюджета времени, груминг - 6%, исследовательская деятельность - 19%, социальное поведение - 11%, отдых - 1%,

нахождение в норах - 16%, звуковая вокализация – 6%. Продолжительность времени, затрачиваемого на формы поведения связана с протяжённостью светового дня ($r = 0,91$).

7. *S. undulatus* в естественных условиях использует два основных тревожных сигнала: сигнал с гармонической структурой спектра, слышимый человеком как «свист», сигнал с широкополосной формой, слышимый человеком как «чеканье». Оба сигнала индивидуально специфичны. Суслики четко не дифференцируют использование сигналов по характеру опасности с земли или воздуха, однако поведение при каждом виде сигнала специфично.

8. *S. undulatus* использует девять типов нор: зимовочные, выводковые, индивидуальные, запасные, учебные, посещаемые, нежилые, недостроенные и летние. Назначение нор в большинстве случаев соответствует их строению. Общий процент дискриминации для жилых нор составляет 80,3 %, для нежилых – 79,4%. Наибольший вклад в разделение жилых нор на группы вносят: «общая длина ходов», «минимальный диаметр гнезда», «количество гнезд», «количество тупиков», «максимальная длина хода норы», «количество выходов», «глубина расположения гнезда»; для нежилых: «диаметр гнезда», «максимальная» и «общая» длина ходов.

9. Численность *S. undulatus* в поселениях не зависит от видовой разнообразия растений, экотипа сообщества или его проективного покрытия. Высокие показатели плотности населения связаны с высотой растений, которая ниже 20 см ($r=0,69$).

10. Во время спячки в северных районах Верхнего Приангарья важным лимитирующим фактором отмечается высота снежного покрова ($r=0,8$); в южных районах – сумма отрицательных температур ($r=0,77$). В позднелетний период независимо от географического расположения поселений на гибели сусликов сказывается влагообеспеченность в виде засухи или затяжных дождей ($r=0,8-0,93$). Связь численности *S. undulatus* с антропогенным воздействием проявляется только с выпасом домашнего скота ($r= 0,78$).

Список литературы

1. Артемьев Ю. Т. Эколого-морфологический очерк сусликов Волжско-Камского края: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Ю. Т. Артемьев. – Казань, 1966. – 24 с.
2. Атутова, Ж. В. Природные и природно-антропогенные геосистемы Верхнего Приангарья: автореф. дис. ... канд. геогр. наук / Ж. В. Атутова. – Иркутск, 2002. – 19 с.
3. Багова, В. З. Лесные пожары в бассейне реки Хилок / В. З. Багова, Л. М. Фалейчик // География и природные ресурсы. – 2006. – №. – 1. – С. 54-59.
4. Бадмаев, Б. Б. Длиннохвостый суслик в условиях Западного Забайкалья / Б. Б. Бадмаев. – Новосибирск: Наука, 2007. – 108 с.
5. Балахонов С. В., Вержуцкий Д. Б., Корзун В. М., Куликалова Е. С., Холин А. В., Шаракшанов М. Б. Особенности современной эпизоотической ситуации и эпидемиологической обстановки по чуме в Южной Сибири, Монголии и Китае (обзор) // Санитарный врач, 2021. – Вып. 8. – С. 34-40.
6. Белых, Л. И. Влияние лесных пожаров на численность популяций охотничьей фауны на территории Иркутской области / Л. И. Белых, Е. А. Садовская // XXI век. Техносферная безопасность. – 2021. – Т. 6. – № 1 (21). – С. 9-28.
7. Беляев, А. М. Суслики Казахстана / А. М. Беляев // Тр. Республ. станции защиты растений / Каз. фил. ВАСХНИЛ. – Алма-Ата, 1955. – Вып. 2. – С. 3-102.
8. Беляев, К. Г. Норная и гнездовая деятельность даурского суслика в Юго-Восточном Забайкалье / К. Г. Беляев // Сибирский экологический журнал. – 2007. – Т. 14. – №. 4. – С. 653-668.
9. Беляева, Н. В. Обилие и константность как показатели участия вида в сложении растительной ассоциации / Н. В. Беляева, О. И. Григорьева, М. М.

- Гуталь // Актуальные проблемы лесного комплекса. – 2009. – № 22. – С. 68-75.
10. Бережная, Н. С. Трансформация сосновых лесов Верхнего Приангарья, загрязняемых фторсодержащими эмиссиями: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Н. С. Бережная. – Иркутск, 2005. – 19 с.
 11. Бибииков, Д. И. К экологии даурского суслика (*Citellus dauricus*) / Д. И. Бибииков // Изв. Иркутского противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока.– 1949. – Т. 7. – С. 145-158.
 12. Бируля, Н. Б. Устройство нор малого суслика и эффективность цианплава и хлорпикрина / Н. Б. Бируля, И. Б. Литвинов // Грызуны и борьба с ними. – 1941. – №. 1. – С. 69-94.
 13. Блохина, Н. Н. К истории деятельности противочумной службы России в начале XX века / Н. Н. Блохина // Эпидемиология и инфекционные болезни. – 2012. – №. 1. – С. 56-61.
 14. Бояркин, В. М. География Иркутской области (история, природа, население, хозяйство, экология) / В. М. Бояркин, И. В. Бояркин. – 7-е изд., перераб. и доп. – Иркутск: Сарма, 2011. – 255 с.
 15. Бояркин, В. М. География Иркутской области: учеб. пособие для учащихся ст. кл. / В. М. Бояркин. – 4-е изд., перераб. – Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1995. – 200 с.
 16. Бояркин, И. В. Сравнительная экология зайцеобразных и грызунов западной части Тувинской АССР / И. В. Бояркин. – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1984. – 170 с.
 17. Бром, И. П. Грызуны – носители инфекций в зоне водохранилища Иркутской гидроэлектростанции / И. П. Бром // Изв. Иркутского противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока.– 1959. – Т.21. – С. 314-320.

18. Бром, И. П. Количественный учет некоторых видов степных грызунов / И. П. Бром // Изв. Иркутского противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока.– 1958. – Т. 19. – С. 3-37.
19. Бром, И. П. Опыт истребления длиннохвостых сусликов / И. П. Бром // Изв. Иркутского противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока.– 1968. – Т. 27. – С. 382-391.
20. Бром, И. П. Размножение длиннохвостых сусликов и его влияние на сроки истребительных работ / И. П. Бром, П. А. Обухов // Докл. Иркутского противочумн. ин-та. – Иркутск, 1971. – Вып. 9. – С. 192-193.
21. Булыгин, Н. Е. Дендрология: учеб. пособие для вузов / Н. Е. Булыгин. – М.: Агропромиздат, 1985. – 280 с.
22. Быков, Н. Т. Восприимчивость суслика Эверсмана (*Citellus undulatus* Pallas) к чумной инфекции и заметки по его эпизоотологии / Н. Т. Быков, А. В. Коротаева // Изв. Иркутского противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока.– 1949. – Т. 7. – С. 64-77.
23. Василевич, В. И. Статистические методы в геоботанике / В. И. Василевич. – Л.: Наука, 1969. – 232 с.
24. Васильев, Г. И. Сезонная активность длиннохвостого суслика Тункинской котловины / Г. И. Васильев, Н. И. Литвинов // Изв. Иркутского противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока.– 1976. – С. 3-10.
25. Васильев, Г. И. Наблюдения за условиями перезимовки длиннохвостого суслика и его эктопаразитов / Г. И. Васильев, И. Ф. Жовтый // Докл. Иркутского противочумн. ин-та. – Иркутск, 1974. – Вып. 10. – С. 218-226.
26. Васильев, Г. И. О спячке длиннохвостого суслика в Прибайкальской лесостепи / Г. И. Васильев // Особо опасные инфекции Сибири и Дальнего Востока. – 1966. – №. 7. – С. 176-178.
27. Вержуцкий, Д. Б. Агрегации самок длиннохвостого суслика и неравномерность распределения блох в Тувинском природном очаге чумы /

- Д. Б. Вержуцкий, В. В. Попов // Бюллетень ВСНЦ СО РАМН. – 2004. – Т. 2. – №. 1. – С. 54-58.
28. Вержуцкий, Д. Б. Методика учета длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus* Pall., 1778) / Д. Б. Вержуцкий, А. В. Холин // Вестник ИрГСХА. – 2017. – №. 82. – С. 143-151.
29. Вержуцкий, Д. Б. Пространственная организация населения хозяина и его эктопаразитов теоретические и прикладные аспекты (на примере длиннохвостого суслика и его блох): автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Д. Б. Вержуцкий. – Иркутск, 2005. – 46 с.
30. Вержуцкий, Д. Б. Различие гнезд длиннохвостого суслика в зависимости от характера их использования / Д. Б. Вержуцкий // Байкальский зоологический журнал. – 2009. – № 2. – С. 17-21.
31. Вержуцкий, Д. Б. Эпизоотологическая роль популяционной организации населения блох длиннохвостого суслика в Тувинском природном очаге чумы / Д. Б. Вержуцкий // Паразитология. – 1999. – Т. 33. – № 3. – С. 242-249.
32. Вержуцкий, Д. Б. Эпизоотологическое значение накопления блох в агрегациях самок длиннохвостого суслика в Тувинском природном очаге чумы / Д. Б. Вержуцкий, Г. Б. Зонов, В. В. Попов // Паразитология. – 1990. – Т. 24. – №. 3. – С. 186-192.
33. Верхнее Приангарье [Электронный ресурс] // Географическое описание Восточной Сибири: сайт. – Режим доступа: <https://vostok-sibir.ru/verhnee-priangare.html> / (дата обращения: 12.04.2022).
34. Винокуров, В. Н. Популяционная экология длиннохвостых сусликов Якутии / В. Н. Винокуров, А. К. Ахременко. – Якутск: Якут. книж. изд-во, 1982. – 164 с.
35. Виньковская, О. П. Флора Иркутской городской агломерации и ее динамика за последние 125 лет: автореф. дис. ... канд. биол. наук / О. П. Виньковская. – Пермь, 2005. – 24 с.

36. Володин, Н. М. Биология и хозяйственное значение длиннохвостого суслика в Верхоянском районе Якутской АССР / Н. М. Володин // Труды НИИСХ Крайнего Севера. – 1959. – Т. 1. – С. 143-153.
37. Воронов, А. Г. Геоботаника: учеб. пособие для ун-тов и пед. ин-тов / А. Г. Воронов. – М.: Высш. школа, 1973. – 384 с.
38. Гашев, С. Н. Математические методы в биологии: анализ биологических данных в системе STATISTICA / С. Н. Гашев, Ф. Х. Бетляева, М. Ю. Лупинос. – М.: ЮРАЙТ, 2018. – 207 с.
39. Гвоздецкий, Н. А. Физическая география СССР. Азиатская часть: учеб. для университетов / Н. А. Гвоздецкий, Н. И. Михайлов. – М.: Гос. изд-во географ. литературы, 1963. – 572 с.
40. Генетическая и пространственная структура популяций длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus*) в Туве и сопредельной Монголии: роль физико-географических, биотопических и внутривидовых преград / А. В. Чабовский, С. О. Ондар, С. В. Титов [и др.] // Вестник Тувинского государственного университета. Естественные и сельскохозяйственные науки. – 2014. – № 2. – С. 47-59.
41. Геоботаническое районирование СССР. – М.-Л.: Академия наук СССР, 1947. – 272 с.
42. Гептнер, В. Г. Систематическое положение длиннохвостых сусликов / В. Г. Гептнер // Сб. тр. гос. зоол. музея. – 1939. – Т. V. – С. 184.
43. Гончаров, Д. О. Влияние выпаса скота на численность и распространение длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus* Pallas, 1778) в Зиминском районе / Д. О. Гончаров, В. О. Саловаров // Вестник ИрГСХА. – 2021. – № 106. – С. 87-94.
44. Гончаров, Д. О. Гибель поселений длиннохвостого суслика в результате наводнения 2019 г. в Зиминском районе Иркутской области / Д. О. Гончаров, В. О. Саловаров, Д. В. Кузнецова // Теория и практика современной аграрной науки: сборник V национал. (всероссийской) науч.

- конф. с междунар. участием (г. Новосибирск, 28 февраля 2022 г.). – Новосибирск, 2022. – С. 279-281.
45. Гончаров, Д. О. Пространственные особенности выхода длиннохвостого суслика из спячки (*Spermophilus Indulatus Pallas, 1778*) в Приангарской лесостепи / Д. О. Гончаров, В. О. Саловаров // Проблемы и перспективы устойчивого развития агропромышленного комплекса: материалы II Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, посвящ. памяти Александра Александровича Ежевского, (5-6 ноября 2020 г.). – Молодежный, 2020. – С. 238-243.
46. Гончаров, Д. О. Пространственные особенности выхода длиннохвостого суслика из спячки (*Spermophilusundulatus Pallas, 1778*) в Приангарской лесостепи / Д. О. Гончаров, В. О. Саловаров // Проблемы и перспективы устойчивого развития агропромышленного комплекса: материалы II Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, п. Молодежный, 05–06 ноября 2020 года. – п. Молодежный, 2020. – С. 238-243.
47. Гончаров, Д. О. Распределение поведенческих актов в брачный период у длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus Pallas, 1778*) в Приангарских лесостепях / Д. О. Гончаров, В. О. Саловаров, Д. В. Кузнецова // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – 2016. – № 6 (159). – С. 49-56.
48. Гончаров, Д. О. Сезонная активность длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus Pallas, 1778*) в Приангарской лесостепи. Сообщение 2. Лето-осень / Д. О. Гончаров, Е. С. Неустроева, Д. В. Кузнецова // Вестник ИрГСХА. – 2016. – Вып. 74. – С. 33-41.
49. Гончаров, Д. О. Сезонная активность длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus Pallas, 1778*) в Приангарской лесостепи. Сообщение 1. Весна / Д. О. Гончаров, Е. С. Неустроева, Д. В. Кузнецова // Вестник ИрГСХА. – 2016. – Вып. 73. – С. 35-47.

50. Гончаров, Д. О. Суточная активность длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus* Pallas, 1778) западного участка Приангарской лесостепи / Д. О. Гончаров, Е. С. Неустроева, В. О. Саловаров, Д. В. Кузнецова // Вестник КрасГАУ. – 2015. – Вып. № 4(103). – С. 20-24.
51. Гончаров, Д. О. Тревожные звуки, издаваемые длиннохвостым сусликом (*Spermophilus undulatus* Pall., 1778) в естественных условиях Южного Предбайкалья / Д. О. Гончаров, Д. В. Кузнецова, Е. С. Неустроева, В. О. Саловаров // Вестник ИрГСХА. – 2017. – Вып. 82. – С. 71-80.
52. Гончаров, Д. О. Фенологические явления жизни длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus* Pallas, 1778) обитающего в условиях Приангарской лесостепи / Д. О. Гончаров, Е. С. Неустроева; науч. рук. В. О. Саловаров // Научные исследования и разработки к внедрению в АПК: материалы регион. науч.-практ. конф. молодых учёных, (14 апр. 2016 г.). – Иркутск, 2016. – С. 221-229.
53. Гончаров, Д. О. Характеристика стадий длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus* Spallas, 1778) в некоторых районах Приангарской лесостепи / Д. О. Гончаров, М. М. Исайкина // Климат, экология, сельское хозяйство Евразии. Секция "Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов": материалы V междунар. науч.-практ. конф., (26-29 мая 2016 г.). – Иркутск, 2016. – С. 155-163.
54. Горно-Алтайский природный очаг чумы. Ретроспективный анализ, Эпизоотологический мониторинг, современное состояние / под ред. С.В. Балахонова, В.М. Корзуна. – Новосибирск: Наука-Центр, 2014. – 272 с.
55. Горно-Алтайский природный очаг чумы: Ретроспективный анализ, эпизоотологический мониторинг, современное состояние / С. В. Балахонов, В. М. Корзун, Е. В. Чипанин [и др.]; под редакцией С.В. Балахонова, В.М. Корзуна. – Новосибирск: Наука-Центр, 2014. – 272 с.
56. Горышина, Т. К. Экология растений: учеб. пособие / Т. К. Горышина. – М.: Высш. школа, 1979. – 368 с.

57. Государственный доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Иркутской области в 2021г.». – Ижевск: Принт, 2022. – 252 с.
58. Громов, И. М. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны / И. М. Громов, М. А. Ербаева. – СПб.: ЗИН, 1995. – 520 с.
59. Данилов-Данильян, В. И. Причины и уроки торфяных и лесных пожаров 2010 года / В. И. Данилов-Данильян // Экология и жизнь. – 2010. – №. 10. – С. 20-28.
60. Дезинфектология. Неспецифическая профилактика клещевого вирусного энцефалита и иксодовых клещевых боррелиозов [Электронный ресурс]: МУ 3.5.3011-12. – Режим доступа: <https://docs.cntd.ru/document/1200095239> (дата обращения: 13.06.2021).
61. Деловеров, А. Т. Систематический анализ подлесочной флоры Верхнего Приангарья / А. Т. Деловеров, О. П. Виньковская // Вестник ИрГСХА. – 2014. – Вып. 60. – С. 43-51.
62. Динамика видового состава пищевых и лекарственных растений под влиянием хозяйственных мероприятий / Н. В. Ковалев, А. С. Ходачек, А. В. Грязькин, Нгуен Тхи Тху Ха // Леса России в XXI веке. – СПб., 2011. – С. 64-67.
63. Динец, В. Л. Звери: [Описания и цветные изображения всех видов млекопитающих нашей страны] / В. Л. Динец, Е. В. Ротшильд. – 2-е изд., доп. и перераб. – М.: АБФ, 1998. – 350 с
64. Дорогостайская, Е. В. Сорные растения Крайнего Севера СССР / Е. В. Дорогостайская // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение / под общ. ред. Б. А. Тихомирова. – Л.: Наука, 1972. – Вып. 13. – 172 с.
65. Дулицкий, А. И. Большой тушканчик (*Allactaga major*) и малый суслик (*Spermophilus rugmaeus*) – обитатели открытых пространств Крыма / А. И. Дулицкий, Н. Н. Товпинец, И. Л. Евстафьев // Вісник Луганського університету. – 2002. – №. 1. – С. 45.

66. Дылис, Н. В. Растительность / Н. В. Дылис, М. А. Решиков, Л. И. Малышев // Предбайкалье и Забайкалье. – М., 1965. – С. 225-281.
67. Жигарев, И. А. Оценка стабильности численности популяций мелких млекопитающих / И. А. Жигарев // Доклады Академии наук. – 2005. – Т. 403, № 6. – С. 843-846.
68. Закономерности климатических изменений в XX в. и основные физические процессы, ответственные за эти изменения / Г. А. Жеребцов, В. А. Коваленко, С. И. Молодых, О. А. Рубцова // Известия Иркутского гос. ун-та. Сер. «Науки о Земле». – 2011. – Т. 4, № 1. – С. 87-108.
69. Зарубин, А. М. Луносемянник даурский / А. М. Зарубин // Красная книга Иркутской области. – Иркутск, 2010. – С. 210.
70. Зверев, М. Д. Особенности размножения восточно-сибирских сусликов / М. Д. Зверев // Изв. Иркутского противочумного. ин-та Сибири и Дальнего Востока. – 1935. – Т.2. – С. 105-106.
71. Зверев, М. Д. Сибирские суслики / М. Д. Зверев // Изв. Иркутского противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока.– 1936. – Т. 4. – С. 231-261.
72. Золотарева, Н. Н. Влияние антропогенного фактора на жизнедеятельность длиннохвостого суслика (*Citellus uroditellus undulatus*) / Н. Н. Золотарева // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 2006. – Т. 111, № 3. – С. 15-18.
73. Зонов, Г. Б. Разнокачественность популяций носителей и ее роль в энзоотии природных очагов чумы Сибири и МНР / Г. Б. Зонов, Д. Б. Вержуцкий, В. В. Попов // Природная очаговость чумы в МНР: материалы науч. конф. – Иркутск, 1988. – С. 15-17.
74. Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий: карта (масштаб 1:8 000 000) / под ред. Г. Н. Огуревой. – М.: Экор, 1999. – 2 л.
75. Ивантер, Э. В. Элементарная биометрия: учеб. пособие / Э. В. Ивантер, А. В. Коросов. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. – 2010. – 104 с.

76. Ильминских, Н. Г. Флорогенез в условиях урбанизированной среды (На примере городов Вятско-Камского края): автореф. дис. ... д-ра. биол. наук / Н. Г. Ильминских. – СПб., 1993. – 36 с.
77. Иркутская область (природные условия административных районов) / Н. С. Беркин, С. А. Филиппова, В. М. Бояркин [и др.]. – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1993. – 304 с.
78. Иркутская область. Экологические условия развития: атлас / отв. ред. А. Р. Батуев, А. В. Белов, Б. А. Богоявленский. – М.: Роскартография; Иркутск: Ин-т географии СО РАН, 2004. – 90 с.
79. Казанский, К. А. Забайкальский суслик Эверсмана и опыты борьбы с ним в Бурят-Монгольской республике Восточно-Сибирского края / К. А. Казанский – М.: Иркутск: ОГИЗ, 1932. – 48 с.
80. Калабухов, Н. И. Спячка млекопитающих / Н. И. Калабухов. – М.: Рипол Классик, 1985. – 264 с.
81. Канина, М. В. Влияние человеческой деятельности на степные геосистемы Прибайкалья / М. В. Канина // Байкал–Родина–Планета: материалы Первой Всерос. науч.-педагог. школы (г. Иркутск, 22-23 ноября 2012 г.). – Иркутск, 2012. – С. 108-111.
82. Карасева, Е. В. Методы изучения грызунов в полевых условиях / Е. В. Карасева, А. Ю. Телицина, О. А. Жигальский. – М.: ЛКИ, 2008. – 416 с.
83. Карасева, Е. В. Методы изучения грызунов в полевых условиях. Учеты численности и мечение / Е. В. Карасева, А. Ю. Телицина. – М.: Наука, 1996. – 220 с.
84. Картографирование населения грызунов и зайцеобразных Азиатской России / Отв. ред. А. В. Белов. – Иркутск: Ин-т географии СО РАН, 1988. – 59 с.
85. Кириллов, В. В. К разработке методов борьбы с блохами длиннохвостого суслика / В. В. Кириллов, В. А. Кириличева // Изв. Иркутского

- противочумного. ин-та Сибири и Дальнего Востока. – Иркутск, 1969. – №. 8. – С. 344-346.
86. Кичигина, Н. В. Динамика характеристик стока рек бассейна Ангары на фоне региональных климатических изменений / Н. В. Кичигина // География и природ. ресурсы. – 2010. – № 2. – С. 69-74.
87. Коваленко, С. А. Биология и биоценотическое значение длиннохвостого суслика в лесостепных формациях Кузбасса / С. А. Коваленко, А. С. Павлов // Наука и студенты: новые идеи и решения: сб. материалов X внутривуз. науч.-практ. студенч. конф. (г. Кемерово, 12 апреля 2011 г.). – Кемерово, 2011. – С. 306-309.
88. Комарова, С. Э. Необычное использование двух типов предупреждающего сигнала длиннохвостым сусликом (*Rodentia, Sciuridae, Spermophilus undulatus*) / С. Э. Комарова, Н. А. Формозов, О. В. Брандлер, А. А. Никольский // Зоологический журнал. – 2014. – Т. 93, №. 7. – С. 901-905.
89. Комплексный мониторинг грозовой активности и лесных пожаров по данным наземных и спутниковых наблюдений / В. С. Соловьев, В. И. Козлов, Р. Р. Каримов, М. С. Васильев // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2010. – Т. 7. – №. 4. – С. 218-222.
90. Конспект флоры Иркутской области (сосудистые растения) / В. В. Чепинога, Н. В. Степанцова, А. В. Гребенюк [и др.]. – Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2008. – 327 с.
91. Конюхова, Г. П. Методы корреляционного анализа : Направление подготовки 034400 Физическая культура для лиц с отклонениями в состоянии здоровья (адаптивная физическая культура) (бакалавр) / Г. П. Конюхова, В. В. Бритвина, В. Г. Конюхов. – Москва : Российский государственный социальный университет, 2012. – 73 с.

92. Коропачинский, И. Ю. Древесные растения Азиатской России / И. Ю. Коропачинский, Т. Н. Встовская. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2002. – 707 с.
93. Кочугова, Е. А. Тенденции изменения годовых экстремумов приземной температуры воздуха на территории Иркутской области / Е. А. Кочугова, Д. А. Кошкин // География и природ. ресурсы. – 2010. – № 2. – С. 63-69.
94. Красная книга Иркутской области / редколл.: О. Ю. Гайкова [и др.]. – Иркутск: Время странствий, 2010. – 480 с.
95. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 855 с.
96. Крюков, И. Л. Взаимосвязь сезонной жизнедеятельности длиннохвостого суслика и блохи *Ceratophyllus tesquorum* в Тувинском природном очаге чумы / И. Л. Крюков // Современные аспекты профилактики зоонозных инфекций: тез. докл. к Всесоюз. науч. конф. специалистов противочумн. учрежд. – Иркутск, 1984. – С. 85-87.
97. Кузнецова, А. И. Агрохимическая характеристика почв Иркутской области / А. И. Кузнецова. – Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1964. – 100 с.
98. Лисицын, А. А. Некоторые особенности жизнедеятельности малых сусликов в условиях Северо-Западного Прикаспия / А. А. Лисицын, А. М. Карпушев // Грызуны и борьба с ними. – 1957. – № 5. – С. 142.
99. Литвинов, Н. И. Фауна млекопитающих Иркутской области / Н. И. Литвинов. – Иркутск: ИрГСХА, 2000. – 80 с.
100. Лобков, В. А. Крапчатый суслик Северо-Западного Причерноморья: биология, функционирование популяций / В. А. Лобков. – Одесса: Астропринт, 1999. – 272 с.
101. Магомедов, М.-Р. Д. Регуляция численности малого суслика в полупустыне Северного Прикаспия: автореф. дис. ... канд. биол. наук / М.-Р. Д. Магомедов. – М., 1982. – 21 с.

102. Мазарака, Л. Ю. Динамика численности волка (*Canis lupus* L., 1758) в Иркутской области / Л. Ю. Мазарака // Научные исследования студентов в решении актуальных проблем АПК: материалы всероссийской научно-практической конференции (5-6 марта 2020 г.). – Молодежный, 2020. – Т. 4. – С. 228-234.
103. Малеев, В. Г. Влияние сельского хозяйства на биоразнообразие наземных позвоночных в условиях Верхнего Приангарья / В. Г. Малеев // Климат, экология, сельское хозяйство Евразии: сб. ст. Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 75-летию образования ИрГСХА (25-29 мая 2009 г.). – Иркутск, 2009. – С. 293-298.
104. Малышев, Л. И. Количественная характеристика флоры Путорана / Л. И. Малышев // Флора Путорана. – Новосибирск, 1976. – С. 163-186.
105. Малышев, Л. И. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье) / Л. И. Малышев, Г. А. Пешкова. – Новосибирск: Наука, 1984. – 265 с.
106. Малышев, Ю. С. Современные задачи зоогеографии и экологии млекопитающих и актуальность формирования региональных информационных систем / Ю. С. Малышев, В. А. Преловский // Байкальский зоологический журнал. – 2010. – № 1. – С. 78-89.
107. Маркировочное поведение [Электронный ресурс] // Биология для абитуриентов и учителей: сайт. – Режим доступа: <http://jbio.ru/markirovochnoe-povedenie> (дата обращения: 12.03.2021).
108. Матурова, Р. Т. Грызуны и зайцеобразные западной части Заганского хребта и Тугнуйской котловины / Р. Т. Матурова, Ц. З. Доржиев, Г. И. Иванова // Насекомые и позвоночные Забайкалья. – Улан-Удэ, 1977. – С.149-170.
109. Машкин, В. И. Биология промысловых зверей России / В. И. Машкин. – Киров: Альфа-Ком, 2007. – 424 с.
110. Межова, О. Н. Кадастрово-справочная карта ареала длиннохвостого суслика *Citellus undulatus* Pallas (1778) (Rodentia, Sciuridae) / О. Н. Межова, Л. В.

- Фрисман // Вопросы изменчивости и зоогеографии млекопитающих. – Владивосток, 1984. – С. 55-75.
111. Минаков, И. А. Распространение и численность длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus* Pall.) в Красноярском крае / И. А. Минаков, М. Н. Смирнов, Б. В. Никитенко // Суслики Евразии (роды *Spermophilus*, *Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, сохранение видового разнообразия: материалы рос. науч. конф. – М., 2005. – С. 63-65.
112. Миркин, Б. М. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций) / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. – Уфа: Гилем, 1998. – 413 с.
113. Млекопитающие Казахстана: в 4 т. / А. А. Слудский [и др.]; под ред. А. А. Слудского. – Алма-Ата: Наука, 1969. – Т. 1, ч. 1. Грызуны (сурки и суслики). – 452 с.
114. Млекопитающие Казахстана. Грызуны (сурки и суслики) / А. А. Слудский, С. Н. Варшавский, М. И. Исмагилов [и др.]. – Алма-Ата, 1969. – Т. 1. – С. 159-177.
115. Некоторые популяционные показатели длиннохвостых сусликов (*Spermophilus undulatus* Pall.), населяющих Северо-Хакасскую межгорную котловину / М. Н. Смирнов, И. А. Минаков [и др.] // Суслики Евразии (роды *Spermophilus*, *Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видового разнообразия: мат-лы науч. конф. – М., 2005. – С. 100-101.
116. Некоторые черты пространственно-этологической структуры популяции длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus* Pall.) и попытки ее направленного изменения / С. А. Шилова, А. И. Шилов, Л. Е. Левина, Е. И. Родионова // Зоологический журнал. – 1979. – Т. 58, № 7. – С. 1042-1046.
117. Некрасов, Е. С. Структура популяции и динамика численности большого суслика на северной границе ареала / Е. С. Некрасов // Внутри- и

- межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. – Свердловск, 1980. – С. 101-108.
118. Нельзина, Е. Н. Летние норы сусликов и их роль в формировании микробиоценозов / Е. Н. Нельзина // Зоологический журнал. – 1966. – Т. 45. – С. 1235.
119. Никипелов, Н. В. Материалы по экологии грызунов в окрестностях озера Барун-Торей / Н. В. Никипелов // Изв. Иркутского противочумного. ин-та Сибири и Дальнего Востока – 1935. – Т.2. – С. 64-102.
120. Никольский, А. А. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе / А. А. Никольский. – М.: Наука, 1984. – 200 с.
121. Ниценко, А. А. Растительная ассоциация и растительное сообщество, как первичные объекты геоботанического исследования / А. А. Ниценко. – Л.: Наука, 1971. – 184 с.
122. Новак, Л. Б. Курс лекций по фенологии: учеб. пособие / Л. Б. Новак. – Иркутск, 2007. – 74 с.
123. Новиков, Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных / Г. А. Новиков. – М.: Советская наука, 1949. – 283 с.
124. Номоконов, Л. И. Растительность / Л. И. Номоконов // Атлас Иркутской области. – М.-Иркутск: Главное управление геодезии и картографии Министерства геологии и охраны недр СССР, 1962. – С. 83-90.
125. О восприимчивости тарбаганов и длиннохвостых сусликов к экспериментальной чуме / Э. И. Клец, В. П. Хрусцелевский, Р. С. Колесник [и др.] // Изв. Иркутского противочумного. ин-та Сибири и Дальнего Востока. – 1957. – Т. 14. – С. 3-18.
126. О поселениях крапчатого суслика *Spermophilus suslicus* (Guldenstaedt, 1770) на юге Московской области (Зарайский район) / О. Н. Шекарова, Е. Д. Краснова, А. В. Щербаков, Л. Е. Савинецкая // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 2003. – Т. 108, № 2. – С. 9-16.

127. Обухов, П. А. Питание длиннохвостого суслика в Туве / П. А. Обухов // Изв. Иркутского противочумного. ин-та Сибири и Дальнего Востока. – Иркутск, 1969. – № 8. – С. 218-220.
128. Огнев, С. И. Звери СССР и прилежащих стран / С. И. Огнев. – М.: Академия наук СССР, 1947. – Т. 5: Грызуны. – 811 с.
129. Олькова, Н. В. Сезонная восприимчивость тарбаганов и длиннохвостых сусликов к экспериментальной чуме / Н. В. Олькова, Л. А. Смирнова // Изв. Иркутского противочумного. ин-та Сибири и Дальнего Востока. – 1959. – Т. 21. – С. 70-81.
130. Олькова, Н. В. Цитологические данные об экспериментальной чумной инфекции у длиннохвостых сусликов / Н. В. Олькова // Изв. Иркутского противочумного. ин-та Сибири и Дальнего Востока. – 1959. – Т. 20. – С. 31-41.
131. Опарин, М. Л. Изменение ареалов сусликов (*Citellus pygmaeus* Pall., *C. Major* Pall., *C. Fulvus* Licht.) в Саратовском Заволжье на протяжении двадцатого столетия / М. Л. Опарин, О. С. Опарина // Вопросы степеведения. – 2000. – Т. 2. – С. 137-141.
132. Основные местообитания малого суслика *Spermophilus pygmaeus* (Rodentia, Sciuridae) в зональных условиях степной и полупустынной ландшафтных зон Северного и Северо-Западного Прикаспия / Н. В. Попов, Л. И. Удовиков, В. Б.-Х. Санджиев [и др.] // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. – 2006. – № 5. – С. 156-164.
133. Основные факторы формирования глубины промерзания почвы в агроландшафте / И. Ф. Медведев, Д. А. Анисимов, Д. И. Губарев, К. А. Азаров // Аграрный научный журнал. – 2015. – № 8. – С. 29-32.
134. Охотничье хозяйство РСФСР / В. В. Дежкин, В. А. Кузякин, Р. А. Горбушин и др.; под общ. ред. В. В. Дежкина. – М.: Лесн. пром-сть, 1978. – 253 с.
135. Охотничье хозяйство РСФСР / В. В. Дежкин, В. А. Кузякин, Р. А. Горбушин [и др.]. – М.: Лесн. пром-сть, 1978. – 256 с.

136. Павлинов, И. Я. Краткий определитель наземных зверей России / И. Я. Павлинов. – М.: Изд-во МГУ, 2002. – 165 с.
137. Павлинов, И. Я. Систематика млекопитающих СССР. Дополнения (Исследования по фауне) / И. Я. Павлинов, О. Л. Россолимо. – М.: Изд-во Моск. ун-та. – 1998. – 190 с.
138. Паулер, О. Ф. Наблюдение над температурным режимом сусличьего гнезда как метод изучения среды обитания блох / О. Ф. Паулер, В. Е. Мамаев // Изв. Иркутского противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. – 1954. – Т.12. – С. 279-286.
139. Петров, П. К. Математико-статистическая обработка и графическое представление результатов педагогических исследований с использованием информационных технологий: учеб. пособие / П. К. Петров. – Ижевск: Изд-во “Удмуртский университет”, 2013. – 179 с.
140. Пешкова, Г. А. Растительность Сибири (Предбайкалье и Забайкалье) / Г. А. Пешкова. – Новосибирск: Наука, 1985. – 145 с.
141. Пешкова, Г. А. Степная флора Байкальской Сибири / Г. А. Пешкова. – М.: Наука, 1972. – 207 с.
142. Пиванова, С. В. Экологические особенности локальной популяции крапчатого суслика *Spermophilus suslicus* (Guldenstaedt 1770), населяющей городское кладбище / С. В. Пиванова, Ю. Э. Шубина // Региональные геосистемы. – 2011. – Т. 14. – №. 3 (98).
143. Пинигин, А. Ф. Длиннохвостый суслик (*Citellus undulatus* pall) и клещи (*Dermacetur marginatus*) в условиях Восточной Сибири в связи с проблемой бруцеллеза: автореф. дис. ... канд. биол. наук / А. Ф. Пинигин. – Иркутск, 1954. – 28 с.
144. Плятер-Плохоцкий, К. Материалы к монографии по *Citellus evermanni jacutensis* Brandt на Дальнем Востоке [Электронный ресурс] / К. Плятер-Плохоцкий. – Режим доступа: <http://lib.rgo.ru/reader/flipping/Resource-2888/RuPRLIB12039835/index.html> (дата обращения: 10.08.2020).

145. Попков, А. Ф. Внутривидовая изменчивость эколого-физиологических и морфологических признаков сибирского длиннохвостого суслика / А. Ф. Попков // Вестник зоологии. – 1985. – №. 5. – С. 63-68.
146. Попов, В. В. Миграционная активность длиннохвостого суслика при низкой численности / В. В. Попов, Д. Б. Вержуцкий, В. А. Ткаченко // Териофауна России и сопредельных территорий. – М., 2003. – С. 273-274.
147. Попов, В. В. Ранневесенний период жизни длиннохвостого суслика / В. В. Попов, Д. Б. Вержуцкий // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1990. – Т. 95, № 3. – С. 38-42.
148. Попов, М. Г. О взаимоотношении леса (тайги) и степи в Средней Сибири / М. Г. Попов // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1953. – Т. 58, № 6. – С. 3-15.
149. Попов, Н. В. Особенности пространственной структуры поселений *Spermophilus rugtaeaeus* Pallas, 1778 в регионе Северо-Западного Прикаспия / Н. В. Попов, С. А. Яковлев, В. Б.-Х. Санджиев // Известия Саратовского университета. Сер. Химия. Биология. Экология. – 2016. – Т. 16, № 1. – С. 64-70.
150. Попов, С. В. Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе / С. В. Попов, О. Г. Ильченко // Руководство по науч. исслед. в зоопарках. – М.: Экосистема, 2008. – С. 42.
151. Предбайкалье и Забайкалье / отв. ред. В. С. Преображенский [и др.]. – М.: Наука, 1965. – 492 с.
152. Пространственно-функциональная структура популяций длиннохвостого суслика в условиях энзоотичной территории Тувинского очага чумы / В.А. Ткаченко, С.В. Ткаченко, Д.Б. Вержуцкий, В.В. Попов // Байкальский зоологический журнал. – 2013. – № 2 (13). – С. 113-120.
153. Раковская, Э. М. Физическая география России: учеб. для студ. пед. высш. учеб. заведений: в 2 ч. / Э. М. Раковская, М. И. Давыдова. – М.: ВЛАДОС, 2001. – Ч. 2. – 304 с.

154. Реймерс, Н. Ф. Популярный биологический словарь / Н. Ф. Реймерс. – М.: Наука, 1990. – 544 с.
155. Реконструкция климата Забайкалья в голоцене на основе изотопно-кислородного анализа створок ископаемых диатомовых водорослей оз. Котокель / С. С. Кострова, Х. Майер, Б. Чаплыгин [и др.] // Доклады академии наук – 2013. – Т. 451, № 1. – С. 76-80.
156. Рожнов, В. В. Маркировочное поведение млекопитающих / В. В. Рожнов // Этологические и экологические аспекты химической коммуникации наземных позвоночных. – М.: Изд-во ВИНТИ, 1988. – С. 152-211.
157. Рысин, Л. П. Влияние рекреационного лесопользования на растительность / Л. П. Рысин, Г. А. Полякова // Природные аспекты рекреационного использования леса. – М., 1987. – С. 4-26.
158. Рябцев В. В. Орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla* в Прибайкалье / В. В. Рябцев // Русский орнитологический журнал. – 1997. – Экспресс-выпуск № 20. – С. 3-12.
159. Рябцев, В. В. Балобан *Falco cherrug* в Прибайкалье / В. В. Рябцев // Русский орнитологический журнал. – 1997. – № 10. – С. 3-14.
160. Рябцев, В. В. О встречах большого подорлика *Aquila clanga* в западном Прибайкалье летом 2007 / В. В. Рябцев // Русский орнитологический журнал. – 2016. – Т. 25. Экспресс-выпуск № 1387. – С. 5148-5149.
161. Рябцев, В. В. Экология и охрана орла-могильника *Aquila heliaca* в Предбайкалье / В. В. Рябцев // Русский орнитологический журнал. – 2015. – Т. 24. Экспресс-выпуск № 1188. – С. 3274-3281.
162. Саловаров, В. О. Влияние угледобычи на пространственное размещение птиц в Верхнем Приангарье / В. О. Саловаров, Д. В. Кузнецова // География и природ. ресурсы. – 2006. – № 1. – С. 76-81.
163. Саловаров, В. О. Формирование и современное состояние колоний серой цапли *Ardea cinerea* на Братском водохранилище / В. О. Саловаров, Д. В.

- Кузнецова // Русский орнитологический журнал. – 2019. – Т. 28. Экспресс-выпуск № 1802. – С. 3560-3562.
164. Сапельников, С. Ф. Результаты реакклиматизации крапчатого суслика на пастбище и возможные перспективы сохранения вида / С. Ф. Сапельников, И. И. Сапельникова // Пространственно-временные аспекты функционирования биосистем. – Белгород, 2020. – С. 112-117.
165. Сердюк, В. А. Строение нор арктического длиннохвостого суслика / В. А. Сердюк // Зоологический журнал. – 1976. – Т. 55, № 4. – С. 628-631.
166. Серебряков, И. Г. Жизненные формы растений и их изучение / И. Г. Серебряков // Полевая геоботаника. – М.-Л.: Наука, 1964. – Т.3. – С. 146-208.
167. Серебряков, И. Г. Экологическая морфология растений: жизненные формы покрытосеменных и хвойных / И. Г. Серебряков. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.
168. Сибирский, П. С. Из истории учительства Бурятии / П. С. Сибирский; Бурят-Монгольск. област. отд. Союза работников просвещения. – Верхнеудинск: Изд-во журн. "Жизнь Бурятии", 1927. – 21 с.
169. Скурат, Л. Н. Строение и значение специфических кожных желез грызунов: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Л. Н. Скурат. – М., 1972. – 21 с.
170. Смирнов, М. Н. Материалы к познанию фенологии, поведения и практического значения суслика длиннохвостого (*Spermophilus undulatus* Pallas, 1778) в Красноярском крае и Хакасии / М. Н. Смирнов, И. А. Минаков // Вестник КрасГАУ. – 2011. – № 10. – С. 80-86.
171. Смирнов, М. Н. Особенности морфологических и популяционных показателей длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus* Pallas, 1778) в Красноярском крае и Хакасии / М. Н. Смирнов, И. А. Минаков // Вестник КрасГАУ. – 2011. – № 11. – С. 110-115.

172. Современные изменения климата на территории Иркутской области / И. В. Латышева, Е. П. Белоусова, С. В. Олемской, К. А. Лощенко // Известия Иркут. гос. ун-та. Сер. «Науки о Земле». – 2010. – Т. 3, № 2. – С. 110-125.
173. Современные особенности распределения потоков влаги на территории Евразии / И. В. Латышева, Е. П. Белоусова, С. В. Олемской [и др.]. // Известия Иркут. гос. ун-та. Сер. «Науки о Земле». – 2010. – Т. 3, № 1. – С. 62-79.
174. Соколов, В. Е. Химическая коммуникация млекопитающих / В. Е. Соколов // Успехи современной териологии. – М.: Наука, 1977. – С. 229-254.
175. Соколов, С. Я. География древесных растений СССР / С. Я. Соколов, О. А. Связева. – М.-Л.: Наука, 1965. – 264 с.
176. Сони́на, М. В. Животный мир Иркутских кладбищ: современное состояние и проблемы оптимизации / М. В. Сони́на, Ю. А. Дурнев / Байкальский зоологический журнал. – 2011. – № 2 (7). – С. 106-112.
177. Сунцова, Л. Н. Древесные растения в условиях техногенной среды города Красноярска / Л. Н. Сунцова, Е. М. Иншаков // Хвойные Бореальной Зоны. – 2007. – Т. 24, № 1. – С. 95-99.
178. Суточная активность длиннохвостого суслика (*Spermophil usundulatus* Pallas, 1778) западного участка Приангарской лесостепи / Д. О. Гончаров, Е. С. Неустроева, В. О. Саловаров, Д. В. Кузнецова // Вестник КрасГАУ. – 2015. – Вып. 4. – С. 20-24.
179. Тарасов, М. П. Блохи длиннохвостого суслика юго-восточной части монгольского Алтая / М. П. Тарасов, М. Г. Петухов // Изв. Иркутского противочум. ин-та Сибири и Дальнего Востока. – 1960. – Т. 23 – С. 292-299.
180. Тарасов, М. П. Грызуны юго-восточной части Монгольского Алтая и прилегающей Гоби / М. П. Тарасов // Изв. Иркутского противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. – 1958. – Т. 19. – С. 60-71.
181. Терентьева, Е. Ю. Учебно-методический комплекс дисциплины " Методы феномониторинга" / Е. Ю. Терентьева. – Екатеринбург, 2008. – 180 с.

182. Ткаченко В.А. Пространственная структура популяций и особенности распространения длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus*) в Туве // Байкальский зоол. журн., 2010. – Вып. 2 (5). – С. 90-100.
183. Ткаченко, В. А. Пространственная структура популяции длиннохвостого суслика в Юго-Западной Туве / В. А. Ткаченко // Актуальные вопросы эпиднадзора в природных очагах чумы: тез. докл. науч.-практ. конф. – Иркутск, 1985. – С. 199-201.
184. Токарский, В. А. Влияние выпаса как зоогеографического фактора на популяцию степного сурка на заповедных территориях / В. А. Токарский // Заповідна справа в Україні. – 2007. – Т. 13, № 1-2. – С. 61-65.
185. Толмачёв, А. И. Введение в географию растений / А. И. Толмачёв. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. – 244 с.
186. Трофимова, И. Е. Классификация и географические закономерности термического режима почв Иркутской области / И. Е. Трофимова, А. С. Балыбина // География и природ. ресурсы. – 2016. – № 4. – С. 81-90.
187. Трофимова, И. Е. Мониторинг температуры почвы и толщины снежного покрова на территории Иркутской области / И. Е. Трофимова, А. С. Балыбина // Лёд и снег. – 2012. – Т. 52, № 1. – С. 62-68.
188. Тувинский природный очаг чумы / С. В. Балахонов, Д. Б. Вержуцкий, А. В. Холин [и др.]. – Иркутск: Иркутский государственный университет, 2019. – 286 с.
189. Туганаев, В. В. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья / В. В. Туганаев, А. Н. Пузырев. – Свердловск: Изд-во Уральского ун-та, 1988. – 128 с.
190. Фауна СССР. Млекопитающие / И. М. Громов, Д. И. Бибииков, Н. И. Калабухов, М. Н. Мейер. – М.: Наука, 1965. – Т. 3, вып. 2. – С. 163-212.
191. Фауна СССР. Млекопитающие / И. М. Громов, Д. И. Бибииков, Н. И. Калабухов, М. Н. Мейер. – М.: Наука, 1965. – Т. 3, вып. 2. – С. 163-212.
192. Фетисов, А. С. Экологические наблюдения над грызунами Баргойских степей в связи с вопросом эпидемиологии чумы в Забайкалье / А. С. Фетисов

- // Изв. Иркутского противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. – 1936 – Т. 4. – С. 93-150.
193. Фефелов, И. В. Редкие виды птиц в Куйтунском районе Иркутской области / И. В. Фефелов // Русский орнитологический журнал. – 1997. – Т. 6. Экспресс-выпуск № 7. – С. 7-10.
194. Флинт, В. Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих / В. Е. Флинт. – Наука, 1977. – 183 с.
195. Флора Сибири: в 14 т. / под ред. Л. И. Малышева. – Новосибирск: Наука, 1988–2003.
196. Флора СССР: в 30 т. / Ботанический институт АН СССР; гл. ред. В. Л. Комаров. – Ленинград: Изд-во АН СССР, Наука, 1934–1964.
197. Флора Центральной Сибири: в 2 т. / под ред. Л. И. Малышева, Г. А. Пешковой. – Новосибирск: Наука, 1979. – Т. 1: Оноклеевые – Камнеломковые / В. В. Бусик [и др.]. – 536 с.
198. Флора Центральной Сибири: в 2 т. / под ред. Л. И. Малышева, Г. А. Пешковой. – Новосибирск: Наука, 1979. – Т. 2: Розоцветные – Астровые / В. В. Бусик [и др.]. – 512 с.
199. Формозов, А. Н. Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосных угодьях Западного Казахстана и ее хозяйственное значение / А. Н. Формозов, А. Г. Воронов // Ученые записки МГУ. – 1939. – Т. 20. – С. 3-122.
200. Хлонов, Ю. П. Атлас деревьев и кустарников Сибири (ивы, тополя, чозения) / Ю. П. Хлонов; отв. ред. И. Ю. Коропачинский. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2000. – 93 с.
201. Ходашова, К. С. Наблюдения за сезонными особенностями подвижности малых сусликов и изменениями величин их кормовых участков в глинистой полупустыне Заволжья / К. С. Ходашова, А. Н. Солдатова // Тр. Ин-та географии. – 1955. – Т. 66. – С. 166-187.
202. Холин А.В., Вержуцкий Д.Б. Млекопитающие Тувинского природного очага чумы и их роль в поддержании эпизоотического процесса //

- Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии. Мат. XI съезда Териологического общества при РАН (М., 14-18 марта 2022 г.). – М.: КМК, 2022. – С. 389.
203. Холин, А. В. Материалы по современному распространению и популяционной структуре длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus*) в Иркутской области и западной Бурятии / А. В. Холин, Д. Б. Вержуцкий, В. В. Попов // Байкальский зоологический журнал. – 2020. – № 2. – С. 93-104.
204. Холин, А. В. Парцеллярные группировки длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus*) в Южной и Юго-Западной Туве / А. В. Холин, Д. Б. Вержуцкий // Байкальский зоологический журнал. – 2009. – № 3. – С. 102-104.
205. Холин, А. В. Поселения длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus* Pallas, 1778) на степных участках дельты р. Голоустная (Южное Прибайкалье) / А. В. Холин, Д. Б. Вержуцкий // Байкальский зоологический журнал. – 2011. – № 1. – С. 79-82.
206. Холин, А. В. Современное распространение длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus*) на побережье Байкала / А. В. Холин, Д. Б. Вержуцкий // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 2012. – Т. 117, вып. 1. – С. 26-32.
207. Холин, А. В. Субвидовые группировки длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus* Pallas, 1778) в Южной Сибири (на примере Юго-Западной Тувы и Предбайкалья): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / А. В. Холин. – Иркутск, 2013. – 25 с.
208. Хомушку, Е. Ч. Влияние сезонных климатических факторов на индексы обилия и доминирования блохи длиннохвостого суслика *Citellophilus tesquorum altaicus* (Ioff, 1936) в долине реки Каргы (юго-западная Тыва) / Е. Ч. Хомушку, А. Ф. Чульдум, Н. Ф. Галацевич // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2016. – Т. 18, № 2(2). – С. 559-562.

209. Худоногова, Е. Г. Характеристика пастбищ степного природного комплекса юго-западного Предбайкалья / Е. Г. Худоногова, А. А. Михляева // Вестник АлтГАУ. – 2018. – № 3. – С. 67-71.
210. Цветков, П. А. Исследование природы пожаров в северной тайге Средней Сибири / П. А. Цветков // Хвойные Бореальной Зоны. – 2006. – № 2 – С. 186-195.
211. Цвирка, М. В. Генетическая изменчивость и дифференциация длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus*) по данным RAPD-PCR-анализа / М. В. Цвирка, В. П. Кораблёв // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2012. – № 4 (20). – С. 145-161.
212. Цитогенетическое и аллозимное исследование сусликов группы "major" (*Spermophilus*, *Sciuridae*, *Rodentia*) / В. П. Кораблев [и др.] // Проблемы эволюции. – Владивосток, 2003. – Т. 5. – С. 150-166.
213. Чепинога, В. В. Состояние растительного мира / В. В. Чепинога, О. П. Виньковская // Государственный доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Иркутской области в 2014 г.». – Иркутск, 2015. – С. 58-63.
214. Чернышева, О. А. Неморальные реликтовые сосудистые растения Верхнего Приангарья / О. А. Чернышева, А. С. Плешанов, А. В. Верхозина // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Тематический выпуск. – 2011. – Т. 13, № 1 (6). – С. 1533-1536.
215. Чипанин Е.В., Денисов А.В., Корзун В.М., Холин А.В., Шестаков В.А., Рощупкин С.Е., Базарова Г.Х., Мищенко А.И. Результаты эпизоотологического обследования труднодоступных участков Горно-Алтайского высокогорного природного очага чумы в 2019 г. // Дальневосточный журнал инфекционной патологии. 2019. № 37. С. 52-53.
216. Шабанова, В. Д. Биология, хозяйственное значение длиннохвостого суслика в Горном Алтае и меры борьбы с ним / В. Д. Шабанова, Ю. П. Шабанов //

- Материалы научной конференции зоологов педагогических институтов. – Горький, 1970. – С. 473-474.
217. Швецов, Ю. Г. Мелкие млекопитающие Байкальской котловины / Ю. Г. Швецов. – Новосибирск, 1977. – 159 с.
218. Швецов, Ю. Г. Современное распространение и численность основных видов грызунов в пограничной полосе юго-западного Забайкалья / Ю. Г. Швецов, А. А. Московских // Изв. Иркутского противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. – 1958. – № 3. – С. 154-157.
219. Шевлюк, Н. Н. Биология размножения наземных грызунов из семейства беличьих (морфологические, физиологические и экологические аспекты) / Н. Н. Шевлюк, В. Н. Руди, А. А. Стадников. – Екатеринбург: УрО РАН, 1999. – 146 с.
220. Шенников, А. П. Введение в геоботанику / А. П. Шенников. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. – 446 с.
221. Шилов, И. А. Популяционный гомеостаз у животных / И. А. Шилов // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1982. – Т. 87, № 4. – С. 23-32.
222. Шилова, С. А. Динамика численности и биомассы малого суслика (*Spermophilus ruggmaeus* Pall., 1778) в пастбищных экосистемах Калмыкии за 28-ми летний период / С. А. Шилова, Л. Е. Савинецкая, В. В. Неронов // Аридные экосистемы. – 2009. – Т. 15, № 38. – С. 28-37.
223. Шилова, С. А. Земляные белки / С. А. Шилова // Природа. – 2004. – № 3. – С. 41-48.
224. Шилова, С. А. Некоторые пути искусственного изменения популяционной структуры у мелких млекопитающих / С. А. Шилова // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1982. – Т. 82, вып. 6. – С. 51-57.
225. Шкилев, В. В. Зональное распределение грызунов в чумных очагах Южного Хангая / В. В. Шкилев // Изв. Иркутского н.-и. противочум. ин-та Сибири и Дальнего Востока. – 1968. – № 27. – С. 189-194.

226. Шкилев, В. В. О суточной активности грызунов Приморского края / В. В. Шкилев, В. В. Москаленко // Изв. Иркутского противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. – 1958. – № 19. – С. 110-116.
227. Шмидт, В. М. О двух направлениях развития метода конкретных флор / В. М. Шмидт // Ботанический журнал. – 1976. – Т. 61, № 12. – С. 1658-1669.
228. Шовен, Р. Поведение животных / Р. Шовен. – М.: Мир, 1972. – 490 с.
229. Юдин, Б. С. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны / Б. С. Юдин, Л. И. Галкина, А. Ф. Потапкина. – Новосибирск: Наука, 1979. – 296 с.
230. Challenges in the quest for keystones: identifying keystone species is difficult-but essential to understanding how loss of species will affect ecosystems / M. E. Power, D. Tilman, J. A. Estes [et al.] // *BioScience*. – 1996. – Т. 46, № 8. – С. 609-620.
231. Engler A. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten insbesondere den Nutzpflanzen / A. Engler, K. Prantl. – Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1887. – 130 s.
232. Habitat requirements of the long-tailed ground squirrel (*Spermophilus undulatus*) in the southern Altai / V. Ricankova, Z. Fric, J. Chlachula [et al.] // *Journal of zoology*. – 2006. – Т. 270, № 1. – С. 1-8.
233. Hershkovitz, P. Status of names credited to Oken, 1816 / P. Hershkovitz // *Journal of Mammalogy*. – 1949. – Т. 30, № 3. – С. 289-301.
234. Individual-based acoustic variation of the alarm calls in the long-tailed ground squirrel / D. Goncharov, R. Policht, L. Hambalkova [et al.] // *Royal Society Open Science*. – 2021. – Vol. 8. – No 2. – P. 200147.
235. Kotliar, N. B. Application of the new keystone-species concept to prairie dogs: how well does it work? / N. B. Kotliar // *Conservation Biology*. – 2000. – Т. 14, № 6. – С. 1715-1721.
236. *Mammal Species of the World. A taxonomic and geographic reference* / D. E. Wilson, D. M. Reeder (Eds.). – Ed. 3. – Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005. – 2142 p.

237. Pavlinov, I. Y. The mammals of Russia: a taxonomic and geographic reference / I. Y. Pavlinov, A. A. Lissovsky // Archives of the Zoological Museum of Moscow State University. – 2012. – T. 52. – C. 1-602.
238. Taxonomic boundaries and geographic distributions revealed by an integrative systematic overview of the mountain coatis, *Nasuella* (Carnivora: Procyonidae) / K. M. Helgen, L. Helgen, R. Kays, M. T. N. Tsuchiya // Small Carnivore Conservation. – 2009. – Vol. 41. – P. 65–74.
239. The paradox of keystone species persecuted as pests: a call for the conservation of abundant small mammals in their native range / M. Delibes-Mateos, A. T. Smith, C. N. Slobodchikoff, J. E. Swenson // Biological Conservation. – 2011. – T. 144, № 5. – C. 1335-1346.
240. Zoogeography of transferrins in arctic and long-tailed ground squirrel populations / N. N. Vorontsov, R. S. Hoffmann, I. I. Formichova, C. F. Nadler // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B: Comparative Biochemistry. – 1973. – T. 44, № 1. – C. 33-40.
241. Wistrand H. Individual, social, and seasonal behavior of the thirteen-lined ground squirrel (*Spermophilus tridecemlineatus*) // Journ. Mammalogy, 1974. – V. 55, № 2. – P. 329-347.
242. Boag D.A., Murie J.O. Population ecology of Columbian ground squirrels in southwestern Alberta. // Can. Journ. Zool., 1981. – Vol. 59, №. 12. – P. 2230-2240.
243. Braun-Blanquet J. 3 Aufl //Pflanzensoziologie. – 1964.
244. Michener G.R. Kin identification, matriarchies and the evolution of sociality in ground-dwelling sciurids // Advanced in the study of mammalian behavior: Spec. publish. American Society of Mammalogists. – NY, 1983. – P. 528-572.
245. McLean I.J. The association of female kin in the Arctic ground squirrel *Spermophilus parryii* // Behav. Ecol. Sociobiol., 1982. – V. 10. – P. 91-99.
246. King J.W. Spacing of female kin in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*) // Can. Journ. Zool., 1989. – V. 67. – P. 91-95.

247. Агрофакт [Электронный ресурс]: информационный бюллетень Минсельхоза Иркутской области. – 2019. – № 2. – Режим доступа: <https://irkobl.ru/sites/agroline/Agrofact%20Fevral%20№2%2003-03-2019.pdf> (дата обращения: 08.04.2022).
248. Агрофакт [Электронный ресурс]: информационный бюллетень Минсельхоза Иркутской области. – 2019. – № 1. – Режим доступа: https://irkobl.ru/sites/agroline/legal_base/norma%20exp/Agrofact%2001-2019.pdf (дата обращения: 06.05.2022).
249. Агрофакт [Электронный ресурс]: информационный бюллетень Минсельхоза Иркутской области. – 2022. – № 1. – Режим доступа: https://irkobl.ru/sites/agroline/Shema_GP/АГРОФАКТ%20№1%202022%20А4.pdf (дата обращения: 06.05.2022).
250. Медицинская статистика [Электронный ресурс]: критерий корреляции Пирсона – Режим доступа: <https://medstatistic.ru/methods/methods8.html> (дата обращения: 28.09.2020).

Приложение А

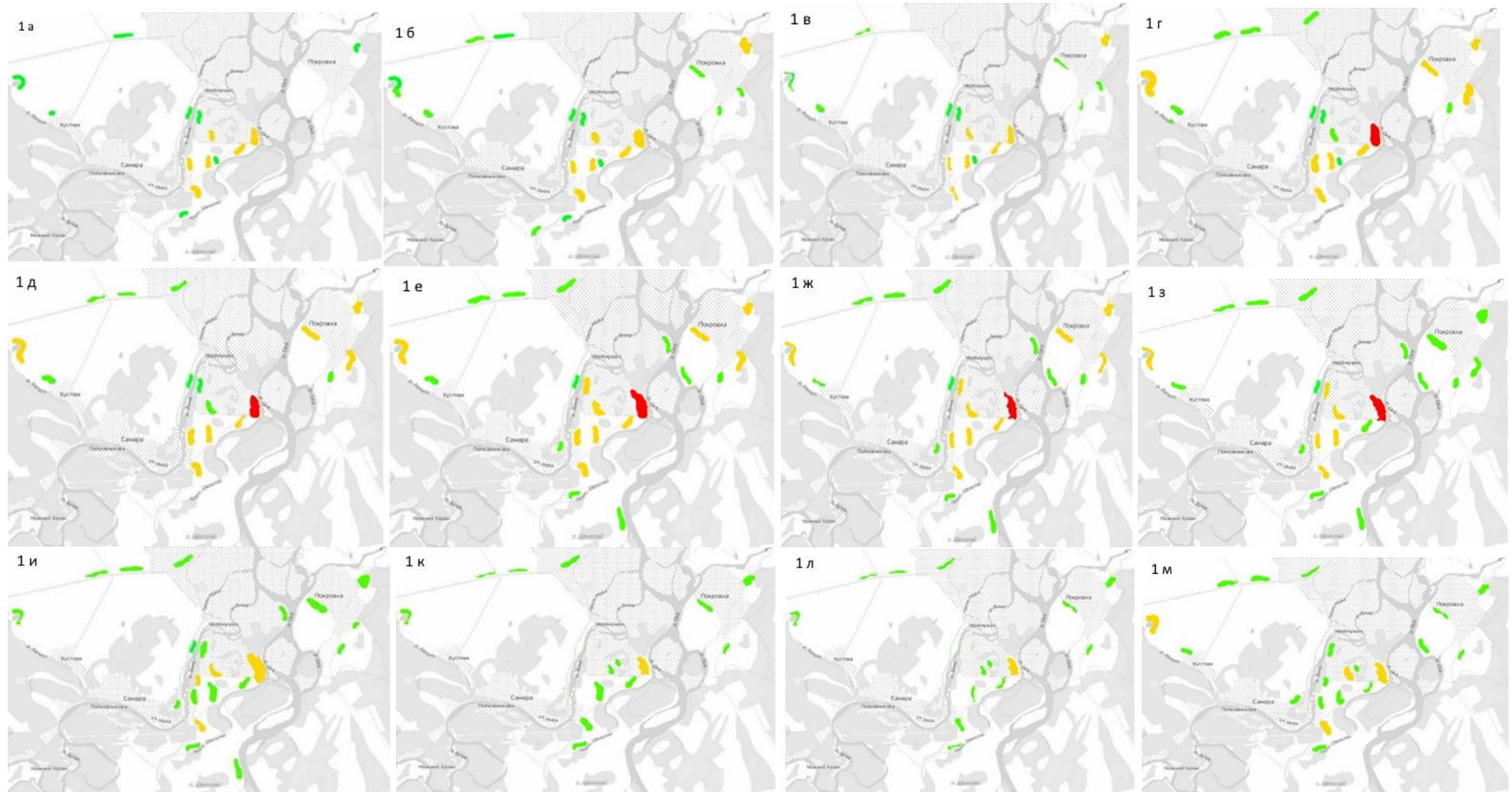


Рисунок А.1 - Расположение элементарных поселений *S. undulastus* и их плотность в Зиминском районе. Территории по степени обитания этого вида: Серым цветом обозначены – субоптимальные (леса и кустарниковые заросли); белым цветом обозначены – оптимальные (степные и луговые участки); точечная окраска показывает – несвойственные (территории населенных пунктов). Поселения длиннохвостого суслика: Зеленым цветом обозначены поселения – с низкой численностью (1-3 особей/га); Желтым цветом обозначены поселения – со средней численностью (4-6 особей/га); Красным цветом обозначены поселения – с высокой численностью (свыше 6 особей/га)

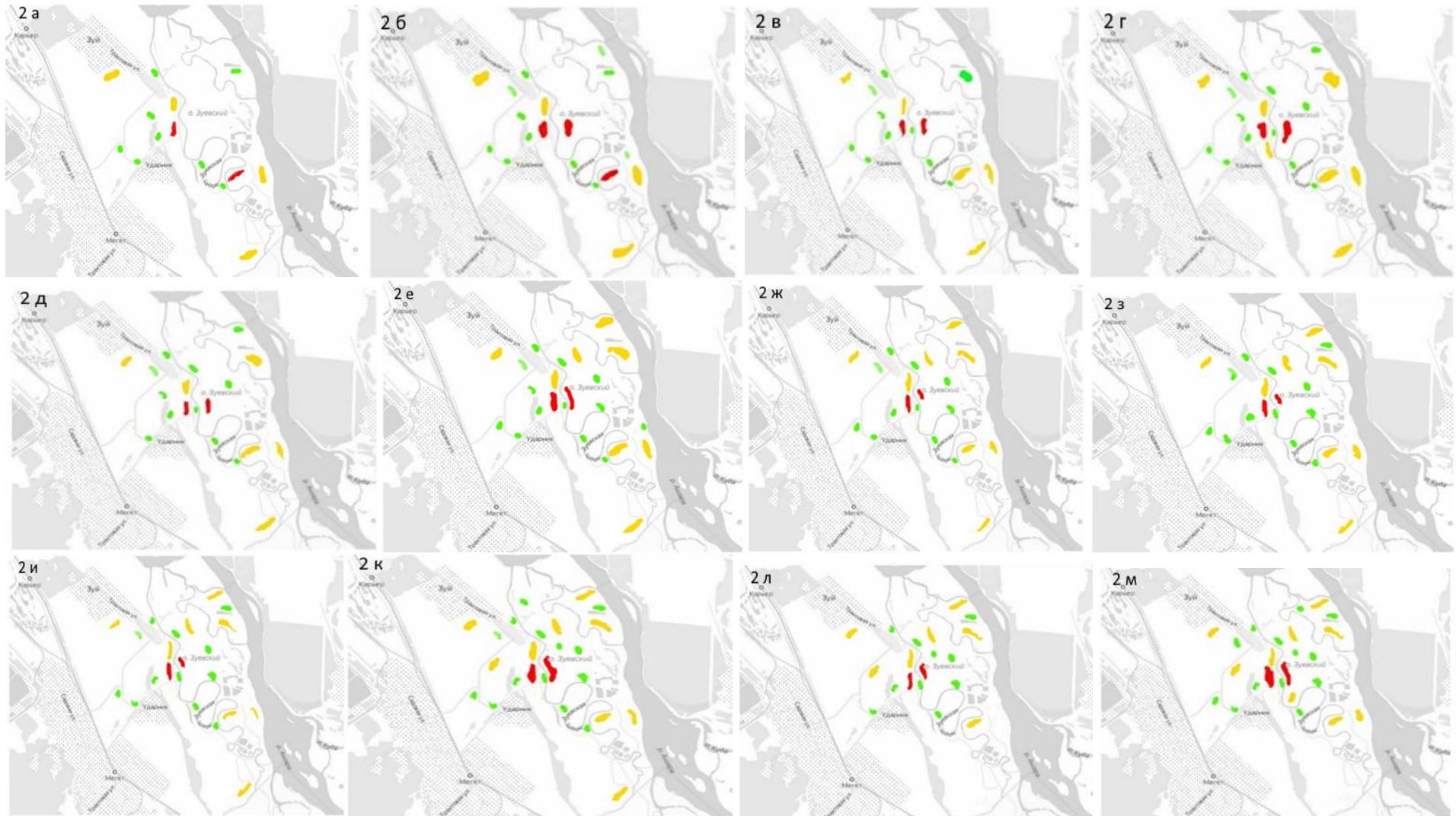


Рисунок А.2 - Расположение элементарных поселений длиннохвостого суслика и их плотность в Меgetском районе
Обозначения как на рис. А.1