БУ ВО Ханты-Мансийского автономного округа – Югры
«Сургутский государственный университет»

УДК [599.32+599.35./37]:591.91

На правах рукописи

БОРОДИН АНДРЕЙ ВЛАДИМИРОВИЧ

# МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ДОЛИННЫХ КОМПЛЕКСОВ СЛИЯНИЯ РЕК ОБИ И ИРТЫША

1.5.12. – Зоология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
доктор биологических наук,
профессор
В.П. Стариков

Сургут – 2022

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ……4

ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР…….....9

1.1. Изучение экологии мелких млекопитающих в пойменных и припойменных биоценозах……..……9

1.2. Изучение мелких млекопитающих в долинных комплексах слияния рек Оби и Иртыша ……...19

1.3. Мелкие млекопитающие и их эктопаразиты как компоненты природного очага туляремии в слиянии рек Оби и Иртыша ……22

ГЛАВА 2. ОПИСАНИЕ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ……. 25

2.1. Рельеф……...…...26

2.2. Климат…….……27

2.3. Гидрография ……...……...31

2.4. Почвы и растительность…..……...…….…….34

2.5. Краткая характеристика мест проведения работ……...37

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ……44

ГЛАВА 4. СООБЩЕСТВА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ДОЛИННЫХ БИОТОПОВ В СЛИЯНИИ РЕК ОБИ И ИРТЫША ……...49

ГЛАВА 5. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЧИСЛЕННО ПРЕОБЛАДАЮЩИХ ВИДОВ.……66

5.1. Обыкновенная бурозубка *Sorex araneus* Linnaeus, 1758……66

5.2. Средняя бурозубка *Sorex caecutiens* Laxmann, 1785……...74

5.3. Малая бурозубка *Sorex minutus* Linnaeus, 1766……...…79

5.4. Красная полёвка *Myodes rutilus* Pallas, 1779……..……85

5.5. Полёвка-экономка*Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776……90

ГЛАВА 6. ЭКТОПАРАЗИТЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ……..98

6.1. Гамазовые клещи……...98

6.2. Иксодовые клещи……...103

6.3. Вши……...103

6.4. Блохи……106

ВЫВОДЫ……...……115

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ……..……..116

# ВВЕДЕНИЕ

Площадь, занимаемая Ханты-Мансийским автономным округом – Югра (534,8 тыс. км$^2$) сопоставима с территорией крупнейших европейских государств: Францией (551 тыс. км$^2$) и Испанией (504,9 тыс. км$^2$). Около 5% территории округа занимает речная пойма (Экология…, 1997). Пойма, как интразональный ландшафтный комплекс имеет свои особенности по видовой структуре мышевидных грызунов и насекомоядных. А.С. Николаев (1969) указывает, что из 25 видов мелких млекопитающих, отмеченных в пойме Оби, 10 видов характерны для верхнего, среднего и нижнего участков реки. На эти 10 видов приходится 78,33% от всех учтённых в пойме особей. Это формирует достаточно однотипные сообщества и подтверждает самостоятельность и своеобразие пойменных комплексов.

Речные долины могут как препятствовать перемещению животных, так и являться путём для их расселения. А.С. Николаев (1972) отмечает в пойме Оби (средняя тайга) из отряда грызунов три вида лесостепной фауны, шесть видов таёжной и один синантропный вид. Важным фактором, влияющим на разнообразия сообществ животных и их численность является ландшафтная неоднородность (Уиттекер, 1980; Пианка, 1981; Одум, 1986). В биогеоценозах долины реки и прежде всего поймы, формируются протяженные биогеоценотические границы (Беляченко, Шляхтин, 2005). Поймы, являясь типом интразонального ландшафта выступают как места концентрации и переживания. По пойменным биотопам животные проникают в другие природные зоны (Телегин 1963).

Большая протяжённость Средней Оби с запада на восток, делает актуальными исследования на разных её участках. А.А. Максимов с соавт. (1981) отмечал для среднего течения Оби в пределах Томской области (Коломинская пойма) 18 видов: 8 видов насекомоядных и 10 видов грызунов. Видовой состав и обилие будут изменяться при движении с запада на восток.

Пойменные биоценозы и, в частности, мелкие млекопитающие, как составная их часть, находятся под влиянием весенне-летнего половодья, выступающего как важнейший абиотический фактор. Периодически повторяющиеся высокие половодья вносят изменения в сукцессионные ряды (Максимов и др. 1981; Фомин, 1981). Высокое половодье, выступающее как элиминирующий фактор, в то же время, может являться причиной формирования в пойме благоприятных условий в последующие годы. В качестве примера можно привести водяную полёвку, численность которой заметно возрастает на второй и третий год после высокого половодья (Максимов, 1958, 1974). Высокий уровень половодья так же может выступать как фактор, стимулирующий переход вялотекущей эпизоотии туляремии в острую фазу. В ряде зарубежных исследований отмечается как положительное влияние половодий, приводящих к элиминации части популяции грызунов, являющихся вредителями сельхоз угодий, так и изменения в популяциях мелких млекопитающих, возникающие с введением регулирования гидрологического режима, которые могут носить негативный характер для сельского хозяйства (Zhang et. al. 2007).

Особый интерес, на наш взгляд, представляет изучение сообществ мелких млекопитающих в слиянии рек Оби и Иртыша в связи с их ролью в поддержании природного очага туляремии. В 2013 г. в г. Ханты-Мансийске была зарегистрирована эпидемическая вспышка туляремии, число заболевших составило 1005 человек (Демидова и др., 2014; Попов, 2014; Пахотина и др., 2014; Транквилевский и др, 2014; Остапенко и др., 2015). Природный очаг туляремии на территории слияния Оби и Иртыша относится к пойменно-речному типу (Максимов, 1947; Равдоникас, 1964; Алгазин, 1986). Основным резервуаром и массовым источником туляремийной инфекции в Западной Сибири является водяная полёвка (Максимов, 1956; Крыжановская, 1963; Гриценко, 1981 и др.), однако только в годы высокой численности, водяная полёвка выполняет роль распространителя возбудителя туляремии.

Разработка нефтяных и газовых месторождений, развитие транспортной сети, урбанизационные процессы в заметной мере затрагивают пойменные биотопы. Тем важнее становится своевременное изучение и дальнейший мониторинг пойменных экосистем. Принимая во внимание, что во всем мире речные долины и прежде всего поймы подвергнуты сильному антропогенному воздействию. Так, из крупных рек Европы относительно незатронутая пойма сохранилась на реке Дунай в пределах Словакии и Венгрии около 650 км$^2$ с учетом изменений вызванных строительством плотин дноуглубительными работами, и прокладкой каналов (Bacalbasa-Dobrovici 1989, Pearce 1994). Процессы преобразования поймы активно происходят и в развивающихся странах. К примеру, в настоящее время практически на всех крупных реках Африки имеются плотины (Obeng 1981). Очевидно, что подобные тенденции делают изучение наименее преобразованных человеком пойменных комплексов чрезвычайно актуальным.

Город Ханты-Мансийск – самый крупный населённый пункт в слиянии рек Оби и Иртыша, находящийся в стадии перехода от малого города к среднему. За последние 15 лет численность населения Ханты-Мансийска увеличилась в два раза и на 1.01.2020 г. в нём проживало 101 466 человек (admhmansy.ru). Городская черта включает или имеет соприкосновение с пойменными биотопами. С появлением моста через Иртыш активно стало застраиваться пойменное левобережье.

**Цель работы**: выявить особенности экологии мелких млекопитающих в слиянии рек Оби и Иртыша; оценить роль мелких млекопитающих в прокормлении эктопаразитов.

**Задачи исследования:**

1. Установить видовой состав мелких млекопитающих.
2. Выявить биотопическое распределение и обилие.

3. Определить особенности демографической структуры и размножения численно преобладающих видов насекомоядных и мышевидных грызунов.
4. Исследовать видовой состав паразитических членистоногих.
5. Оценить степень потенциальной вовлечённости отдельных видов мелких млекопитающих и паразитирующих на них клещей и насекомых в циркуляции *Francisella tularensis*.

**Научная новизна работы.** Впервые установлены видовой состав и структура сообществ мелких млекопитающих в слиянии рек Оби и Иртыша. Выявлены популяционные особенности численно преобладающих видов насекомоядных и мышевидных грызунов. Определена степень вовлечённости местных популяций в эпизоотический процесс.

**Теоретическая и практическая значимость.** Результаты исследования дополняют информацию о биологическом разнообразии фауны долинных комплексов Средней Оби и Нижнего Иртыша. Уточняется видовой состав, обилие, особенности демографии и размножения численно преобладающих видов мелких млекопитающих.

Полученные материалы могут быть использованы в инвентаризации фауны и мониторинговых исследованиях памятника природы “Луговские мамонты”. Материалы исследования применяются в образовательных мероприятиях музея “Природы и Человека” так же часть коллекционного материала будет принято в фонды музея. Полученные сведения о мелких млекопитающих и их эктопаразитах дополняют картину функционирования пойменного очага туляремийной инфекции.

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Население мелких млекопитающих биотопов речной долины в слиянии рек Оби и Иртыша отличается от такового водораздельных пространств, за счет преобладания обыкновенной бурозубки и полевки-экономки. Красная полевка и частично средняя бурозубка чаще доминируют в населении грызунов и насекомоядных коренных

берегов и особенно - междуречий. В обследованных речных долинах наиболее велико обилие европейских видов, на плакорах доминируют сибирские виды.

2. Видовое разнообразие мелких млекопитающих и их эктопаразитов на исследуемой территории формирует благоприятные условия для поддержания природного очага туляремии: почти все виды мелких млекопитающих и около половины видов эктопаразитов вовлекаются в поддержание туляремийного очага в межэпизоотический период на фоне депрессии численности водяной полёвки. Специфические виды эктопаразитов водяной полевки прокармливаются на представителях других видов мелких млекопитающих, преимущественно на полевке-экономке.

**Личный вклад автора.** Автор лично проводил учёты мелких млекопитающих и их эктопаразитов, камеральную обработку материала и статистический анализ; осуществлял подготовку научных публикаций лично или при непосредственном участии.

**Степень достоверности результатов** подтверждается использованием стандартных «классических» эколого-зоологических методов учёта и обработки материала, достаточной выборкой, использованием методов статистического анализа.

**Апробация работы.** Результаты работы были представлены на Международном совещании «Териофауна России и сопредельных территорий (X Съезд Териологического общества при РАН) (1-5 февраля 2016 г., г. Москва); Всероссийской научной конференции «Региональные проблемы экологии и охраны животного мира» (1-2 февраля 2019 г., г. Улан-Удэ); Всероссийской научной конференции «XVII Зыряновские чтения» (5-6 декабря 2019 г., г. Курган); Научно-практической конференции «Роль полевых исследований в сохранении историко-культурного и природного наследия Югры» в рамках IX Югорской полевой музейной биеннале (1-3 декабря 2020 г., г. Ханты-Мансийск); IV Всероссийской научно-практической конференции

«Безопасный Север – чистая Арктика» (11-12 ноября 2021 г., г. Сургут); Научной конференции с международным участием «Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии» (XI Съезд Териологического общества при РАН) (14–18 марта 2022 г., г. Москва).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 17 печатных работ, 8 из них в изданиях, входящих в перечень ВАК, 1 статья в издании, индексируемом в Scopus.

**Структура и объем работы.** Диссертация изложена на 144 страницах, включает 46 таблиц, 15 рисунков. Состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы, включающего 243 наименование, из них 28 на иностранных языках.

**Благодарности.** Приношу искреннюю и глубокую благодарность своему научному руководителю д-ру биол. наук, профессору В. П. Старикову за всестороннюю помощь и поддержку. Признателен всем членам кафедры биологии и биотехнологии СурГУ, особенно канд. биол. наук В. А. Петухову за ценные советы и рекомендации. Выражаю признательность д-ру биол. наук С. В. Егорову, канд. биол. наук Н. П. Винарской, канд. биол. наук Е.А. Вершинину, канд. биол. наук А. Д. Майоровой за помощь в определении эктопаразитов.

# ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

## 1.1. Изучение экологии мелких млекопитающих в пойменных и припойменных биоценозах

Структура долины реки проявляется в рельефе и связанных с ним растительных сообществах. Основные элементы речной долины русло, прирусловый вал, центральная часть поймы, осложнённая наличием русел проток и их прирусловых валов, гривами и межгривными понижениями, надпойменные террасы и коренной берег. Во всём этом комплексе основными

привносящими элементами интразональности являются пойменные комплексы и части структуры долины реки, граничащие с поймой и испытывающие её прямое влияние. Важнейшая роль пойменных природных комплексов отмечена автором учения о биосфере В.И. Вернадским. В «Очерках геохимии» (Вернадский, 1934). Владимир Иванович характеризовал поймы как «скопления жизни в бассейнах великих рек». Как один из примеров пойменных «сгущений жизни» он приводил великие реки Западной Сибири – Обь и Иртыш. Б.В. Фащевский (2007) отмечая большую роль поймы в жизни водных и околоводных экосистем проводит сравнение рек Енисея и Оби. Указывая на основании ряда параметров таких как потенциальные запасы сена, средние уловы рыбы, запасы водоплавающих птиц, более высокую, природно-хозяйственную продуктивность Оби, основанную на большей развитости поймы, превышающей пойму Енисея в шесть раз. Поймы рек, это почти 3% территории суши нашей планеты (Чернов 1999), пойма реки Обь в пределах ХМАО – Югры, занимает около 5 % территории (Экология…1997). В.Ю. Дубровский (2021) предложил концепцию «исключительно важного биоценотического и биогеографического значения речных систем». Отмечая исключительно важную роль речных систем как экологических русел расселения и мест формирования устойчивых поселений, формирующих так называемые «кружева» ареала автор пишет, что среди интразональных комплексов только долины рек способны долгосрочно влиять на формирование «кружева ареала». «Суть концепции состоит в том, что в силу единства структуры долин рек всех категорий в них, по сравнению с относительно бедной средой водоразделов, складываются условия, определяющие высокую мозаичность и биоценотическую ёмкость комплекса долинных биотопов» (цит. по: Дубровский 2021, С. 7)

Мелкие млекопитающие – важный элемент пойменных природных комплексов. Много внимания исследователи уделяли мелким млекопитающим в связи их участием в эпизоотических и эпидемиологических процессах. Здесь, главным образом, изучались вопросы популяционной

динамики и изменения пойменных сообществ под воздействием весенне-летних половодий и паводков. Постепенно оформились представления о формировании природных циклов колебания численности и развитии сукцессий животного населения в поймах (Максимов, 1977; Евдокимов, 1980; Фомин, 1981; Ердаков, 1981; Максимов, Ердаков, 1985).

Л.П. Бородин (1951) разделяет млекопитающих по их отношению к паводку на четыре группы: 1) связанные с водой, 2) мало стесняемые водой, 3) угнетаемые водой, 4) изгоняемые водой.

В работе А.С. Николаева (1972) характеризуется огромная территория, включающая верхнее течение Оби, Среднюю Обь (в пределах Молчановской, Коломинской и Александровской пойм, Томской области) и Нижнюю Обь (Шурышкарская пойма, ЯНАО), рассматривается видовой состав и условия обитания мелких млекопитающих в различных частях поймы (прирусловых валах, центральной части, останцах и притеррасной части поймы). Так, для прирусловых валов для всех участков Обской поймы отмечаются мышь-малютка, водяная и красная полёвки, полёвка-экономка, обыкновенная и малая бурозубки. Для центральной части поймы (Александровская пойма – самый западный участок Средней Оби в исследованиях А.С. Николаева) установлены: мышь-малютка, полёвки рыжая, красная, водяная, тёмная и экономка; из насекомоядных зарегистрированы алтайский крот, обыкновенная, крупнозубая, средняя и малая бурозубки. Видовой состав мелких млекопитающих по притеррасной части поймы приводится только по Верхней Оби.

Н.Г. Евдокимов (1980) в своих исследованиях, проведённых в пойме р. Сакмары отмечает, что при заселении участков, освободившихся от паводковых вод, видовой состав грызунов зависит от их доминирующего или соподчинённого положения на окружающей территории. Корреляция динамики численности и видовой структуры населения мелких млекопитающих с величиной и продолжительностью весенних паводков

отмечена и для малой реки Пра (Окский государственный заповедник) (Маркина, 2010).

А. А. Путилов и В. И. Фалеев (1981) исследовали особенности переживания половодья мелкими млекопитающими на изолированных островах в период разлива р. Обь летом 1975 г. (д. Кузурово Чаинского района Томской области). Вслед за А.А. Максимовым с соавторами (1981) они отмечают отсутствие специальных и полных адаптаций к разливам как аритмичным природным явлениям. Рассматривая адаптации к условиям половодья, исследователи выделяют такие неспецифические адаптации как приспособление к полуводному образу жизни, способности добывать корм под водой (обыкновенная кутора, водяная полёвка), хорошо плавать и ориентироваться на воде (полёвка-экономка, серая крыса), длительное время жить на незатопленных объектах (водяная полёвка, азиатский бурундук, серая крыса), переживать наводнение на увлажнённых участках (обыкновенная и малая бурозубки, полёвка-экономка). Недостаток амфибионтности отчасти компенсирует эврифагия и синантропия. Концентрация животных в стациях переживания возможна при трофической специализации, десинхронизации суточной активности, изменении индивидуального и коммуникативного поведения.

Экологические сукцессии сообществ мелких млекопитающих в долине р. Обь в пределах Томской области были изучены на примере Коломинской (д. Кузурово) и Молчановской (д. Чебаново) пойм (Максимов и др., 1981). На исследуемых участках поймы они установили обитание 18 видов мелких млекопитающих: 8 видов насекомоядных (крупнозубая, обыкновенная, средняя, равнозубая, малая, крошечная, арктическая (тундряная) бурозубки и обыкновенная кутора) и 10 видов грызунов (полёвки: водяная, тёмная, красная, рыжая, красносерая, экономка; лесная мышовка, полевая мышь, мышь-малютка, лесной лемминг). Авторы условно делят население мелких млекопитающих на три группы, которые по-разному адаптированы к условиям поймы: аборигенные (6 видов), фоновые (5 видов) и редкие (7 видов).

Описывая сукцессии, связанные с разливом, за точку отсчёта начала и конца серии авторы выбирают высокое и продолжительное половодье, обуславливающее «резкое преобразование ценоза». Восстановление сообществ мелких млекопитающих пойменных биоценозов после сверхвысоких половодий авторы определяют в соответствии с представлениями В. Н. Сукачёва (1972) как вторичную кратковременную сукцессию. В рассматриваемой работе описано несколько серий сукцессий в пределах которых выделяют 4 стадии (ряда) в случае, если серия не прерывается очередным экстремальным половодьем; кроме того, авторы обращают внимание на отличие изменения видовой структуры таксоценов пойменных насекомоядных и грызунов в пределах кратковременных сукцессий.

Б. Н. Фомин (1981) проводил исследования на этой же территории (окр. с. Коломино). По результатам кластерного анализа он выделил 4 группы, объединяющие разные стадии восстановления сообщества. Для процесса восстановления сообщества мелких млекопитающих в пойменных биоценозах характерна цикличность и наличие климакса. В исследовании Б.Н. Фомина установлено, что от начальных стадий сукцессии к последующим снижается выравненность – один из компонентов общего разнообразия сообщества.

Сообщества землероек поймы р. Обь подробно описаны В.Е. Сергеевым. География его исследований простирается от степных районов (Барнаульская пойма) до тундры (Приустьевая или Шурышкарская пойма). По его данным в степной, лесостепной и лесной зонах доминирующее положение в уловах землероек принадлежит обыкновенной бурозубке (Сергеев, 1975). На примере семи видов бурозубок рассматривается связь периодического затопления с биологией этих животных (питание, способность к голоданию, продолжительность плавания, ориентация на воде, поведение при разливе, способность к лазанию), анализируется сезонная цикличность пойменных популяций бурозубок (Сергеев, 1981).

В пойменных комплексах на территории Верхне-Кондинского заказника в 2008 г. были отмечены обыкновенная, малая, средняя и крошечная бурозубки, красная, тёмная полёвки и полёвка-экономка, в 2009 г. к ним добавилась лесная мышовка; полёвка-экономка и красная полёвка являлись доминирующими видами, а обыкновенная бурозубка субдоминантом (Стариков и др., 2009).

В околоводных и переувлажнённых биотопах г. Сургута в 2009 г. зарегистрировано 9 видов: обыкновенная, средняя и малая бурозубки, полёвки – красная, экономка, тёмная и восточноевропейская, а также мышь-малютка и домовая мышь (Стариков и др., 2009). Обычными видами были обыкновенная бурозубка и полёвка-экономка (83,7% от суммарного обилия).

Среди всех видов, обитающих в пойменных комплексах, видом, привлёкшим наибольшее внимание исследователей, является водяная полёвка. Это объясняется прежде всего ролью водяной полёвки в распространении и поддержании очагов туляремии (Формозов, 1947; Максимов, 1959). В рамках настоящего диссертационного исследования интересны, прежде всего, пойменные популяции, характерные для лесной зоны Западной Сибири. В целом, литературы, посвящённой данному виду насчитывается более 2000 источников (Водяная полёвка…, 2001). Хорошо выраженные колебания численности делают этот вид интересным для изучения популяционной динамики.

А.Н. Формозов (1947) отмечал, что после года или ряда лет с низким уровнем половодья, в поймах рек можно ожидать роста численности водяной полёвки. После высокого паводка или ряда лет с высоким уровнем паводковых вод следует ожидать депрессии численности данного вида.

С 1952 по 1954 гг. проводились работы по изучению экологии водяной полёвки в северной части Волго-Ахтубинской поймы (Кучерук и др., 1958). Для водяной полёвки, обитающей на данной территории выделено 6 периодов жизни, в том числе и период половодья, приводящий к усиленной гибели полёвок. Молодняк первого и частично второго помёта, родившийся в

половодье, погибает. Авторы отмечают, что промысел водяной полёвки, особенно успешный в половодье, приводит к разрежению популяции к началу эпизоотического сезона (пик половодья), что препятствует развитию эпизоотии.

В окрестностях Ханты-Мансийска в 2013 г. нами было показано широкое присутствие и достаточно высокая численность водяной полёвки. По результатам учётов она входила в состав доминирующих видов практически во всех околоводных биотопах (Стариков и др., 2014). Этот год характеризовался массовым размножением водяной полёвки, её туляремийной эпизоотией и эпидемией жителей г. Ханты-Мансийска и Ханты-Мансийского района (Мещерякова и др., 2014). В осенних учётах 2014 г. в пойменных биотопах (памятник природы «Луговские мамонты» она встречалась единично. В 2015 г. в бесснежный период (май-сентябрь) в окрестностях Ханты-Мансийска водяная полёвка не регистрировалась (Стариков и др., 2015). Показательно, что период с 2013 по 2017 гг. характеризовался высокими и продолжительными половодьями.

Водяная полёвка является одним из самых конкурентно способных видов в пойменных биотопах, для неё характерны высокие колебания численности, а потому она оказывает заметное влияние на видовую структуру сообществ мелких млекопитающих (Максимов, Ердаков, 1985). Периодические массовые размножения водяной полёвки приводят к снижению численности всех остальных видов, снижение следует с запаздыванием на один год (Литвинов и др., 2013). В литературе (Максимов, 1958) неоднократно было показано, что соотношение в биоценозе водяных полёвок и полёвок-экономок резко меняется по годам. Водяные полёвки, занимающие в депрессиях рельефа те же гнездовые убежища, что и полёвки-экономки, в годы массовых размножений вытесняют последних из этих местообитаний (Самусенко, 1958).

В околоводных и пойменных территориях г. Сургута полёвка-экономка занимает место субдоминанта (Стариков и др., 2009).

Вопрос изученности пойменных сообществ различных территорий отчасти зависим как от природных факторов: преобладающие речные системы, размеры рек и степень выработанности речной долины, так и от исторических факторов, к примеру, степени освоенности речной поймы в различных регионах она заметно отличается.

Для зарубежных исследований пойменных биотопов характерно то, что исследователю чаще всего приходится изучать ландшафты, подвергшиеся значительному антропогенному воздействию. Ричард Спаркс (Sparks, 1995) отмечает, что все крупные реки в умеренной зоне были изменены хозяйственной деятельностью человека и выделяет наличие естественных биотопов на реках Миссисипи и Дунае. Для большинства речных систем характерно осушение и выравнивание поймы для сельскохозяйственного использования, зарегулированость гидрологического режима, устраняющая импульсы наводнений. Заметная доля исследований посвящена вопросам восстановления пойменных экосистем и популяций мелких млекопитающих являющихся их компонентами.

К исследованиям в пойме крупных рек можно отнести материалы по населению мелких млекопитающих в зрелых и восстанавливающихся пойменных лесах в нижнем течении реки Миссури (Williams et al., 2001). Отлов проводился живоловками, основу сообщества составили шесть видов с наличием доминирующих оленьих хомячков (определялись до рода), доля в сообществе от 94 до 98 %. Объем материала позволил авторам проанализировать данные лишь по оленьим хомячкам, так как в зрелых пойменных лесах, наводнение не оказало существенного влияния на выживание оленьих хомячков. Наши авторы (Максимов и др., 1981) так же отмечают лучшую выживаемость лесных видов мышевидных грызунов за счет умения лазить по деревьям. По восстанавливающимся пойменным лесам объем материала позволил авторам лишь с осторожностью высказаться о более низкой выживаемости оленьих хомячков в данных видах биотопов.

Описание сообщества мелких млекопитающих поймы Дуная после крупного наводнения 2013 г. представлено в статье Питера Миклоша с соавторами (Miklós et al., 2015). Основу сообщества за исследуемый период составили 9 видов, доминантом выступала полевая мышь *Apodemus agrarius* в ряде местностей, составляющая 90 % населения. Как редкие виды отмечены домовая мышь и обыкновенная бурозубка. Почти полное отсутствие представителей рода бурозубок в сборах авторы связывают с высоким и продолжительным наводнением 2013 года.

Перемещение мелких млекопитающих под влиянием регулярных половодий основная проблема, рассматриваемая в статье Д. К. Андерсена с соавт. (Andersen et al., 2000). В ходе исследований авторы отметили отсутствие направленных миграций в сторону высокой поймы и надпойменной террасы. Как отмечено в статье изучаемые виды перемещались на ближайшую возвышенность в том числе находившуюся в направлении русла и в последствии могущую быть затопленной половодьем. Также была зафиксирована большая степень перемещения у особей в затапливаемых участках по сравнению с не затапливаемыми.

Реколонизация пойменных биотопов после наводнения на реке Ваал (Нидерланды) рассмотрена в статье С. Вейнховен и соавторы (Wijnhoven et. al., 2006). Отмечена низкая скорость реколонизации поймы между наводнениями, указано влияние растительного покрова на заселение территории, а также влияние стаций переживания на заселение поймы и плотность населения мелких млекопитающих.

Мелкие млекопитающие пойменных лесов рек Морава и Дунай (Словакия) исследовались в работе Я. Криштофика (Kristofik, 1999), всего автором отмечено 10 видов для пойменных лесов, 7 видов для лиственных и 9 видов для пойменных. Для тематики нашей работы наиболее интересны отмеченное отсутствие существенных изменений в сообществах мелких млекопитающих пойменных лесов под влиянием наводнений.

Влияние весеннего половодья в дельте реки Неман в исследовании Л. Бальчаускаса и соавторов (Balčiauskas et. al., 2012). Как отмечено в работе высокое половодье приводит к элиминации мелких млекопитающих, но восстановление сообществ происходит достаточно быстро; так же в статье указывается на положительное влияние половодья, приводящее к активации сукцесии, увеличению видового разнообразия изучаемых сообществ и снижению индекса доминирования.

В исследованиях на реке Унструт (Германия) Й. Якоб (Jacob, 2003) рассмотрено влияние половодья на популяции полёвок обыкновенной, рыжей и желтогорлой мыши. Отмечено полная депопуляция обыкновенной полёвки в затапливаемых биотопах и выживание рыжей полёвки и желтогорлой мыши в пойменных лесах. Так как затапливаемые луга относились к сельскохозяйственными угодьям, авторы отмечают важную роль наводнения как фактора предотвращающего вспышки численности мелких млекопитающих осуществляя «сброс» многолетних популяционных циклов.

Проблематика исследований зарубежных авторов, изучающих пойменные биотопы во многом совпадает с исследованиями отечественных учёных. К примеру, Грег Голет с соавторами (Golet et. al., 2011) своё исследование посвятили теме как переживают наводнение различные виды мелких млекопитающих, как меняется сообщество грызунов после наводнения и в последующий период восстановления. В то же время нужно отметить, что объектом исследований зарубежных учёных, преимущественно являются участки поймы, либо активно вовлеченные в сельскохозяйственную деятельность, либо участки выводимые из хозяйственного оборота с целью восстановления природных биотопов. Так, работа выше указанных авторов (Golet et. al., 2011) связана с беспокойством фермеров, опасающихся, что восстановление природных пойменных биотопов приведет к созданию очагов размножения мышевидных грызунов, выступающих как вредители сельхоз продукции.

Полевка-экономка в исследованиях по территории Центральной Европы Андраш Губани и др. (Gubanyi et. Al. 2009), выступает как вид находящийся на границе ареала (послеледниковый реликт), и в условиях сильного антропогенного влияния в пойменных биотопах, приводящего к фрагментации её ареала и сокращению подходящих мест обитания.

В исследовании околоводных биотопов проточного озера Донтинг после строительства ГЭС, расположенной выше по течению, отмечены изменения в составе и структуре фауны мелких млекопитающих под влиянием регуляции гидрологического режима Чжан Мэйвень и др. (Zhang et. al. 2014).

## 1.2. Изучение мелких млекопитающих в долинных комплексах слияния рек Оби и Иртыша

Начало научных исследований мелких млекопитающих на территории таёжной зоны Западной Сибири было ознаменовано экспедицией П.С. Палласа в 1771 г. Академические экспедиции исследователей XVIII в. заложили основу изучения фауны непромысловых видов млекопитающих. С открытием Томского университета (1888 г.) исследования фауны млекопитающих стали носить систематический характер (Лаптев, 1958).

В XX в. заметный вклад в изучение млекопитающих внесло начавшее активно развиваться охотничье хозяйство. В 1929 г. создаются Сибирская (г. Новосибирск) и Уральская (г. Екатеринбург) охотничье-промысловые станции, в дальнейшем преобразованные в отделения Всесоюзного научно-исследовательского института животного сырья и пушнины (ВНИИЖП) (Лаптев, 1958).

Непосредственно в окрестностях г. Ханты-Мансийска в 1943-1944 гг. сборами мелких млекопитающих и блох с них занималась О.Н. Сазонова. По итогам полевых работ ею была опубликована статья (Сазонова, 1947), в которой приведён список из 10 видов насекомоядных и грызунов, в том числе

включающий европейского крота (в наших исследования 2016 г. отмечен алтайский крот) и полевую мышь.

В 1953 г. в окрестностях с. Самарово и г. Ханты-Мансийска работает экспедиция Томского государственного университета под руководством И.П. Лаптева. Материалы исследований вошли в монографию И.П. Лаптева «Млекопитающие таёжной зоны Западной Сибири» (1958). В ходе этой экспедиции исследователями были отмечены 4 вида насекомоядных (в том числе, алтайский крот) и 8 видов грызунов. Не были отмечены тёмная, красносерая полёвки и лесная мышовка. Поставленный в данной работе вопрос о границе ареалов европейского и алтайского кротов по-прежнему остаётся открытым. Не обнаружена ими и отмечаемая О.Н. Сазоновой полевая мышь, но зарегистрирована на полях домовая мышь. Вполне вероятно, что популяция полевой мыши в 1950-е гг. существовала, так как здесь были развиты агроценозы. Исчезновение же популяции может быть связано как с сокращением сельскохозяйственных угодий, так и катастрофическим воздействием половодий.

С 1974 по 1977 гг. на правобережье Оби между устьями рек Иртыш и Назым проводились стационарные исследования учёными Тюменского государственного университета под руководством С.В. Пучковского. Сбор материала проводился преимущественно на плакорных биотопах и, в меньшей степени, в долинных стациях. С.В. Пучковским приводятся сведения по семи видам насекомоядных (обыкновенная, равнозубая, крупнозубая, средняя, малая, крошечная бурозубки, обыкновенная кутора и алтайский крот) и семи видам грызунов (красная, рыжая, тёмная полёвки, полёвка-экономка, лесной лемминг, мышь-малютка, лесная мышовка) (Пучковский, 1985, 1989).

На этой же территории с 1974 по 1978 гг. работал отряд медицинских зоологов из Тюменского НИИ краевой инфекционной патологии. Основным направлением было изучение очагов клещевого энцефалита. В рамках этой темы изучались мелкие млекопитающие как основные прокормители личинок и нимф таёжного клеща. Отмечено, что в составе населения преобладают

обыкновенная и средняя бурозубки и красная полёвка, в то время как, кутора, крошечная бурозубка, тёмная и рыжая полёвки малочисленны (Галимов, Ермаков, 1980). Всего ими для данной местности указывается 17 видов, в том числе, ласка, а также водяная полёвка, полёвка-экономка, мышь-малютка, алтайский крот, азиатский бурундук; интересно также присутствие серой крысы.

С 2004 г. систематические исследования в пределах описываемой территории проводятся сотрудниками и студентами Сургутского государственного университета под руководством В.П. Старикова. Учёты в двух точках природного парка «Самаровский чугас» - остров Большой Чухтинский и природные биотопы в черте города позволили установить среднюю плодовитость полёвки-экономки на уровне 6,3 эмбриона на самку и соотношение полов, которое к середине лета было близко к 1:1 и, кроме того, выявить биотопы с наивысшим обилием – пойменный осоковый и разнотравный луга, а наименьшее обилие было характерно для берёзово-пихтово-кедрового зеленомошного леса (о. Большой Чухтинский) (Стариков, Гатина, 2005). В некоторых характерных для экономки биотопах численность её оказалась невысокой, что авторы связывают с развитием осокового травостоя и обилием главного конкурента экономки – водяной полёвки.

С 2014 г. териологические исследования в рамках настоящего диссертационного исследования проводятся в окрестностях и черте города Ханты-Мансийска, на территории памятника природы «Луговские мамонты», в окрестностях д. Шапша. За время исследования зарегистрировано 18 видов: 7 видов насекомоядных и 11 грызунов. Особое внимание уделяется инвентаризации разнообразия фауны памятника природы «Луговские мамонты». Памятник природы организован в 2008 г., имеет площадь 161,2 га, современная фауна мышевидных грызунов и насекомоядных ранее не изучалась. В тоже время, проводимые на территории памятника палеонтологические раскопки, представляют интересную информацию о

позднеплейстоценовой фауне мелких млекопитающих, что даёт возможность проследить изменения в природных экосистемах.

## 1.3. Мелких млекопитающие и их эктопаразиты как компоненты природного очага туляремии в слиянии рек Оби и Иртыша.

Место проведения исследования находится в природном очаге туляремии пойменно-речного типа (Максимов, 1959, 1969). Так же в отечественной литературе исследуемую территорию относят к одному из вариантов пойменно-болотного типа очага (Олсуфьев и Дунаева, 1970). Туляремия особо опасное инфекционное природно-очаговое, зоонозное заболевание, вызываемое бактериями *Francisella tularensis* (Попова и др. 2016). В 2013 году в Ханты-Мансийском автономном округе зафиксировано заболевание туляремией 1005 человек (Гирина и др. 2015). На территории России наличие возбудителя туляремии или антител к нему отмечено для 101 вида млекопитающих (Тарасов и др. 2019).

Выделяют три группы млекопитающих по степени восприимчивости и чувствительности к туляремии (Дунаева, 1954):

I группа. высоковосприимчивые и высокочувствительные к возбудителю туляремии;

II группа виды высоковосприимчивые, но малочувствительные;

III группа маловосприимчивые и практически нечувствительные к возбудителю туляремии виды млекопитающих.

К первой группе в наших сборах относятся: алтайский крот (*Talpa altaica*), обыкновенная бурозубка (*S. araneus*), малая бурозубка (*S. minutus*), средняя бурозубка (*S. caecutiens*), крупнозубая (тёмнозубая) бурозубка (*S. daphaenodon*), равнозубая бурозубка (*S. isodon*), крошечная (Черского) бурозубка (*S. minutissimus*), лесная мышовка (*Sicista betulina*), красносерая полёвка (*Craseomys rufocanus*), рыжая полёвка (*Myodes glareolus*), красная полёвка (*M. rutilus*), водяная полёвка (*A. amphibius*), полёвка-экономка

(*Alexandromys oeconomus*), тёмная полёвка (*Agricola agrestis*), мышь-малютка (*M. minutus*), домовая мышь (*M. musculus*) и азиатский бурундук (*Eutamias sibiricus*).

Из второй группы нами отмеченна обыкновенная кутора (*Neomys fodiens*)

Для оценки эпизоотической ситуации необходимо изучение паразитоценоза мелких млекопитающих.

Учение о природной очаговости инфекционных и паразитарных болезнях разработанное в 1939 г. академиком Е.Н. Павловским представлено на данный момент огромным количеством фактологического материала. Так, только за период с 1939 по 1974 гг. библиографический список отечественной литературы по природной очаговости насчитывает 5055 наименований (Петрович, Безукладникова, 1978).

Одно из самых ранних исследований, имеющее географическую привязку к изучаемой территории, ранее уже затронутая работа О.Н. Сазоновой «О блохах с грызунов и насекомоядных низовьев Иртыша» (1947). В сборах представлено 19 видов блох; отмечается, что в обследованных стациях лес – вырубка «млекопитающие тесно контактируют через посредство блох». Наиболее активно обмен происходит между красными полёвками и экономкой, на которых встречено 10 общих видов блох.

Изучение иксодовых клещей на территории Тюменской области (в том числе на территории ХМАО) проводила Е.П. Малюшина (Малюшина, 1963, 1969, 1983). Для Тюменской области автор приводит 6 видов иксодовых клещей, устанавливает границы ареалов и приводит данные по экологии (Малюшина, Колчанова, 2008).

Отмечено, что в окрестностях Ханты-Мансийска встречаются два вида клещей – *Ixodes persulcatus* и *I. apronophorus*, причём первый вид на территории Югры обнаруживался лишь в припойменных участках коренного (таёжного) берега Оби, Иртыша и Конды (Попов, 1967). Рассматривая вопрос

о распространении *I. persulcatus* к северу, автор связывает это с развитием на территории животноводства.

М. С. Давыдова в период с 1949 по 1965 годы проводила исследования гамазовых клещей Западной Сибири (Давыдова, 1966). Как обычные виды для всей лесной зоны он отмечает *Haemogamasus ambulans, Hirstionyssus isabellinus, Laelaps hilaris, Hyperlaelaps arvalis, Hirstionyssus eusoricis, Laelaps clethrionomydis.*

М.Г. Малькова и А.К. Танцев (2011) выделили четыре основных зональных паразито-хозяинных комплексов для равнинной части Западной Сибири. Лесной паразито-хозяинный комплекс представлен гамазовыми и иксодовыми клещами, а также блохами. Паразито-хозяинный комплекс мелких млекопитающих лесной зоны представлен в таблице 1.

Таблица 1. Лесной паразито-хозяинный комплекс Западной Сибири

| Мелкие млекопитающие | Гамазовые клещи | Иксодовые клещи | Блохи |
|---|---|---|---|
| красная полевка<br>красносерая полевка<br>рыжая полевка<br>темная полевка<br>лесная мышовка<br>равнозубая бурозубка<br>обыкновенная белка<br>азиатский бурундук | *Hirstionyssus isabellinus*<br>*Haemogamasus ambulans*<br>*Laelaps clethrionomydis*<br>*Laelaps hilaris*<br>*Hyperlaelaps arvalis*<br>*Eulaelaps stabularis* | *Ixodes persulcatus*<br>*Ixodes trianguliceps*<br>*Ixodes apronophorus* | *Peromyscopsylla silvatica*<br>*Ctenophthalmus uncinatus*<br>*Tarsopsylla octodecimdentata*<br>*Ceratophyllus sciurorum*<br>*Doratopsylla dasycnema*<br>*Catallagia dacencoi*<br>*Catallagia ioffi*<br>*Neopsylla acanthina*<br>*Rhadinopsylla integella*<br>*Megabothris calcarifer* |

Подавляющее большинство видов эктопаразитов (табл. 1) свойственно всей лесной зоне Западной Сибири за исключением *Ixodes trianguliceps* который в северной и средней (район наших исследований) тайге не встречается.

Гамазиды представлены в основном широко распространёнными видами – *Hirstionyssus isabellinus*, *Haemogamasus ambulans*, *Laelaps clethrionomydis*, *L. hilaris*, *Eulaelaps stabularis*.

Обилие узкоспециализированных видов (*L. muris* и *H. eusoricis*) связано с наличием специфических хозяев паразитов (водяной полёвки и бурозубок рода *Sorex*).

По учётам 2016 г. в среднем течении р. Обь (Нижневартовский район) зарегистрировано два вида иксодовых клещей (*I. persulcatus* и *I. apronophorus*), которые фиксировались на грызунах и землеройках только в материковой части (Стариков и др., 2017). В г. Сургуте исследователями также отмечены два вида иксодовых клещей и четыре вида вшей (Петухов и др., 2018). В этой статье также указывается, что в 5% случаях домовые мыши были заражены туляремией.

# ГЛАВА 2. ОПИСАНИЕ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Район проведения исследований находится в центральной части Западно-Сибирской равнины в слиянии рек Оби и Иртыша. В административном отношении эта территория принадлежит Ханты-Мансийском автономному округу – Югре. Столица региона – г. Ханты-Мансийск расположен на правом берегу р. Иртыш в 20 км от впадения в р. Обь. Территория Югры простирается от Уральских гор на западе, до – Обь-Енисейского водораздела на востоке (около 1400 км); северная граница проходит по возвышенности Сибирские Увалы, южная – ограничена водораздельными пространствами рек Демьянки, Большого Салыма, Большого Югана и др. (общая протяжённость с севера на юг примерно 800 км). В ботанико-географическом отношении рассматриваемая территория относится к лесной зоне (Ильина и др., 1985), важное значение в природных комплексах Югры имеют интразональные области – поймы крупных

сибирских рек – Оби и Иртыша. В пределах округа находятся части Средней и Нижней Оби, и низовья Иртыша.

## 2.1. Рельеф

Рельеф Западной Сибири характеризуется значительной выравненностью. Западно-Сибирская равнина, в представлении В. А. Всеволожского, представляет собой гигантскую чашеобразную депрессию, сложенную мощной толщей, закономерным комплексом рыхлых осадочных отложений различного генезиса, состава, свойств и наклонённую к океану (Цит. по: Шепелев, 2004, С. 99, 100). Тем не менее, выделяются крупные формы рельефа, создающие определённое разнообразие местного климата, водного режима территории и, как следствие, влияющие на распределение растительных сообществ. К таким крупным формам рельефа относятся возвышенности Северо-Сосьвинская, Полуйская, Белогорский материк и Сибирские Увалы; Среднеобская и Кондинская низменности.

Одними из главных форм рельефа для территории Западной Сибири являются речные долины, которые имеют огромную протяженность, хорошо выраженную пойму, надпойменные террасы и ограниченные склонами.

Речные долины относятся к так называемым, интразональным ландшафтам, – они играют исключительно важную роль в продвижении растительных и животных сообществ в природно-климатические зоны, им не свойственные (Петров, 1979; Дубровский, 2021). Современные водотоки на территории Югры тяготеют преимущественно к тектоническим прогибам. Все они формировались в условиях небольших уклонов поверхности, имеют медленное и спокойное течение. Из-за различий в интенсивности и характере эрозии, облик речных долин в Западной Сибири весьма разнообразен.

Слияние Оби и Иртыша расположено в западной части Среднеобской низменности. С севера долину Оби в месте слияния с Иртышом ограничивает Белогорский материк. Обь-Иртышская пойма плоская, сегментно-островная с большим количеством островов, озёр-соров (Обзор…, 2000). В рельефе долин

Оби и Иртыша выделяют пойму и три террасы. Первая надпойменная терраса имеет относительные высоты 8-15 м, вторая – 15-25 м, третья – 45-60 м. Обь и Иртыш имеют разработанные, глубиной до 50-80 м, долины, с крутым правым берегом и невысокими террасами в левобережье; ширина этих террас достигает нескольких десятков километров (Петров, 1979). Наиболее выражена и имеет наибольшие размеры вторая надпойменная терраса. Надпойменные террасы и склоны речных долин рассечены не разработанными долинами небольших рек, балками и оврагами.

Рельеф поймы Оби и Иртыша так же неоднороден, центральные участки поймы являются наиболее пониженными, для них характерна система проток и озёр. Наиболее высокие формы рельефа в пойме останца представляющие собой остатки первой или второй надпойменной террасы отрезанные водотоками от материковой части. К положительным формам рельефа относятся многочисленные гривы имеющие различную ориентацию, в пространстве зависящую от направленность формировавших их водотоков. Кроме прирусловых валов основного русла в пойме многочисленны прирусловые возвышенности водоемов различной типологии.

Останцы прирусловые валы и гривы играют огромную роль как стации переживания во время весенне-летних половодий для мелких млекопитающих и служат векторами заселения поймы после освобождения её от воды.

## 2.2. Климат

Основные климатические и погодные показатели приводятся по ближайшему населённому пункту – г. Ханты-Мансийску.

Климат на изучаемой территории умеренно континентальный с продолжительной холодной зимой и тёплым коротким летом. Переходные сезоны, короткие, с быстрой сменой погоды. Регион классифицируется как зона избыточного и весьма избыточного увлажнения. Формирование климата

в слиянии рек Оби и Иртыша происходит под влиянием разнообразных климатообразующих факторов:

1) солнечная радиация;
2) характер подстилающей поверхности, в частности, равнинный характер местности с большим количеством водоёмов и болот; открытость территории с севера и юга, наличие на западе преграды в виде Уральских гор, а на востоке Средне-Сибирского плоскогорья;
3) атмосферная циркуляция: наибольшую роль играет западный перенос воздушных масс;
4) водные массы Оби и Иртыша: поймы крупных рек отличаются особым микроклиматом, что связано с отепляющим воздействием водной массы. Особенно это характерно для рек, текущих с юга на север. Так, в значительной степени благодаря аккумуляции тепла водами Иртыша, замедляется процесс облакообразования, и в Ханты-Мансийске реже, чем в других частях автономного округа наблюдаются внутримассовые грозы (www.ugrameteo.ru). Среднегодовая температура составляет -1,1ºС. По данным за XX – начало XXI вв. прослеживается климатический тренд на потепление климата. Некоторые исследователи связывают наблюдаемое смещение ареалов ряда видов животных именно с изменением климата (Данилов и др., 2009; Истомин, 2009). Мелкие млекопитающие – группа чувствительная к изменениям различных факторов среды, в том числе и изменениям климата. Для фоновых видов подобное влияние на исследуемой территории наглядно проявляется в популяционной динамике (Захаров и др., 2011). Для видов, находящихся на границе ареала в нашем случае, к примеру рыжей полёвки, можно ожидать заселение большего спектра стаций (Бобрецов и др., 2015).
5) среднегодовое количество осадков: активная циклоническая деятельность в таёжных районах Обь-Иртышья обуславливает выпадение относительно большого количества осадков – в Ханты-

Мансийске – 567 мм. Основная масса осадков – 70-75% выпадает в тёплое время года на холодный период приходится 25-30% осадков (табл. 2). Летом основная часть осадков выпадает в виде ливневых дождей. Осадки, как один из важнейших элементов климата, оказывают разнообразное влияние на жизнедеятельность биоценозов. Одним из проявлений этого являются массовые подвижки мышевидных грызунов. Подвижки, отмечаемые в дождливые дни, характерны для видов доминантов и субдоминантов. Подобные явления подтверждены многолетними наблюдениями для таких видов как водяная полёвка, полёвка-экономка, обыкновенная и малая бурозубки (Максимов, Николаев, 1981).

Таблица 2. Среднемесячное количество осадков в г. Ханты-Мансийск за период 1970-1999 гг.(по: Булатов, Ткачёва, 2006)

| Месяц | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI | XII | Год |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Осадки, мм | 30 | 22 | 21 | 30 | 47 | 68 | 76 | 72 | 58 | 54 | 41 | 35 | 553 |

Самый продолжительный сезон в Ханты-Мансийском автономном округе – зима, продолжительностью 120 дней, в отдельные годы до 150 дней (в 1981 г. – 148 дней). Устойчивый снежный покров формируется в октябре (средняя дата 19 октября). Сход снега на открытых местах происходит в апреле – начале мая. Высота снежного покрова – важный фактор, влияющий на жизнь мелких млекопитающих: термоизоляционные свойства снега позволяют продолжать жизнедеятельность в условиях низких температур, создают условия, снижающие прессинг со стороны хищников (Формозов, 1990; Попов, 1960; Ивантер, 1975). Средняя продолжительность залегания снежного покрова 180 дней. Самый холодный месяц – январь (средняя температура в Ханты-Мансийске -19,8ºС. Абсолютный зафиксированный минимум -49ºС (www.ugrameteo.ru).

Весна наступает во второй половине марта и длится около 70 дней (www.ugrameteo.ru). Самый короткий сезон года с характерными перепадами температуры на 10-20ºС. Последние заморозки отмечаются в конце мая – начале июня. Весной происходит вскрытие рек ото льда. Средняя дата начала ледохода на Иртыше 7 мая.

Лето в Ханты-Мансийске начинается в конце мая, средняя продолжительность лета – 113 дней. Благодаря длинному световому дню и значительному количеству ясных дней, средняя продолжительность солнечного сияния больше, чем в аналогичных и более южных широтах Европейской части России: г. Ханты-Мансийск – 1836 час/год, г. Москва – 1582 час/год, г. Курск – 1775 час/год. Самый тёплый месяц года – июль, со средней температурой воздуха +18ºС.

Период с положительными среднесуточными температурами составляет в среднем 187 дней, средняя продолжительность вегетационного периода 98 дней.

Осень в среднем длится 60 дней, с середины сентября до середины ноября. За время наблюдений, самая продолжительная осень отмечалась в 1990 г. – 81 день, самая короткая в 1993 г. – 35 дней. В сентябре, а иногда, и в октябре, бывает возврат тёплой погоды – «бабье лето» (www.ugrameteo.ru). В таблице 3 представлены данные по температурному режиму за период с 2015 по 2017 гг., сборы за которые составили основную часть материала. Наиболее благоприятный температурный режим был в 2016 году

Таблица 3. Температура воздуха (ºС) на высоте 2 метра над поверхностью земли (г. Ханты-Мансийск, 2015-2017 гг.) (по данным: http://www.rp5.ru).

| Период | Среднее значение (ºС) | Минимальное значение (ºС) и дата | Максимальное значение (ºС) и дата | Количество наблюдений |
|---|---|---|---|---|
| 2015 | | | | |
| июнь | +18,6 | +8,2 (11.06.2015) | +30,4 (23.06.2015) | 240 |

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| июль | +15,5 | +6,2 (05.07.2015) | +23,8 (22.07.2015) | 248 |
| август | +12,3 | +2,4 (26.08.2015) | +23,0 (02.08.2015) | 248 |
| сентябрь | +6,7 | -3,6 (25.09.2015) | +20,3 (09.09.2015) | 239 |
| 2016 | | | | |
| июнь | +17,8 | +1,0 (02.06.2016) | +29,4 (21.06.2016) | 238 |
| июль | +20,0 | +10,8 (31.07.2016) | +28,5 (20.07.2016) | 248 |
| август | +18,6 | +4,1 (31.08.2016) | +32,4 (05.08.2016) | 248 |
| сентябрь | +10,7 | -1,9 (30.09.2016) | +23,0 (04.09.2016) | 239 |
| 2017 | | | | |
| июнь | +16,7 | +2,9 (11.06.2017) | +27,6 (04.06.2017) | 240 |
| июль | +18,0 | +5,9 (07.07.2017) | +27,0 (23.07.2017) | 248 |
| август | +15,4 | +3,9 (14.08.2017) | +28,7 (23.08.2017) | 248 |
| сентябрь | +6,4 | -2,9 (30.09.2017) | +20,0 2.09.2017) | 240 |

## 2.3. Гидрография

Река Обь, с крупным левым притоком рекой Иртыш – важнейшие водные артерии Западной Сибири. Обь-Иртышский речной бассейн является уникальным, не имеющим аналогов в мире природным феноменом. Площадь бассейна Оби составляет почти 3 млн км$^2$, а длина – 3676 км. Это одна из самых многоводных рек Сибири: за год она приносит в Обскую губу в среднем 414 км$^3$ воды. Ширина русла Средней Оби увеличивается вниз по течению от 0,7-0,8 км до 3 км перед впадением Иртыша. Ниже впадения Иртыша, Обь превращается в мощный поток, шириной до 3-4 км. Глубина в межень от 4 до 8 метров. Протяжённость Оби в границах ХМАО составляет 1165 км, Иртыша 244 км (Атлас…, 2004). В месте слияния Оби с Иртышом ширина долины достигает 35 км (Булатов, Ткачёва, 2006). Наиболее крупные притоки Оби в

пределах ХМАО: Вах, Тромъёган, Пим, Лямин, Назым, Большой Юган, Большой Салым, Северная Сосьва, Казым; притоки Иртыша: Конда, Согом.

Р.А. Еленевский (1936) разделил все пойменные образования на два класса, в зависимости от разработанности поперечника поймы – развитые и неразвитые. Развитость поймы – важный показатель пойменных экосистем. Так, р. Обь уступает Енисею по речному стоку, но из-за большей развитости поймы (примерно в 6 раз), Обь богаче Енисея по вылову рыбы, количеству водоплавающих птиц и потенциальным запасам сена (Фащевский, 2007). Роль поймы больших равнинных рек в продуктивности речных рыбных сообществ отмечалась также зарубежными исследователями (Welcomme, 1988; Junk et al., 1989).

Основное питание рек снеговое – более 50% от объёма годового стока (Обзор…, 1997). Ледостав происходит во второй половине октября – начале ноября (Информационный бюллетень, 2001). Слабый уклон местности определяет медленное течение рек и слабый естественный дренаж. Для рек таёжной зоны характерно растянутое половодье, в том числе, для Оби и Иртыша. Большая часть стока этих рек приходится на период открытого русла с мая по октябрь. Высота подъёма воды колеблется от 4,5 до 7,5 м и может достигать 8-10 м. Продолжительность половодья в среднем составляет от 60 до 130 дней. Так же для Оби и Иртыша характерны подпорные явления. Летне-осенняя межень длится от 25 до 45 дней. С момента вскрытия реки до выхода её из берегов или до полного затопления поймы проходит значительный промежуток времени – от 15 до 40 дней (Барышников, 1933). Средние сроки начала и конца разливов Оби и Иртыша у Ханты-Мансийска за 10-летний: начало разлива – 27 мая, конец – 17 июля, поёмный период – 50 дней (Барышников, 1933).

Продолжительность и высота половодья (поёмность) оказывают огромное влияние на животный мир пойменных ландшафтов. Важными факторами являются гидрологические циклы. А.А. Максимов (1974) отмечает, что важную роль играют не только особенности половодья текущего года, но

и гидрологическая обстановка предшествующих лет. Структура населения пойменного биоценоза будет отличаться в зависимости от разного сочетания поёмности за ряд лет. Такими сочетаниями могут быть: год длительного и высокого половодья, год следующий за длительным и высоким половодьем, 2-3 года без разливов или, наоборот, с высокими и продолжительными разливами. Высокий уровень разлива, оказывающий губительное воздействие на сообщества мелких млекопитающих, приводит к коренному преобразованию ценоза и является началом новой серии сукцессии в сообществах (Максимов и др., 1981). В таблице 4 представлены данные по уровню воды в реках Обь и Иртыш в период весенне-летнего половодья

Таблица 4. Высшие и средние уровни воды весенне-летнего половодья в 2013-2022 гг. (см над нулём поста).

| Река | Пункт наблюдений | Средний уровень половодья | Год | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2017 |
| | | | Высший уровень | | | | |
| Обь | с. Белогорье | 1043 | 1037 | 1067 | 1193 | 1076 | 1050 |
| Иртыш | г. Ханты-Мансийск | 781 | 809 | 841 | 955 | 864 | 825 |
| Река | Пункт наблюдений | Средний уровень половодья | Год | | | | |
| | | | 2018 | 2019 | 2020 | 2021 | 2022 |
| | | | Высший уровень | | | | |
| Обь | с. Белогорье | 1043 | - | 986 | 1096 | 983 | 984 |
| Иртыш | г. Ханты-Мансийск | 781 | 831 | 766 | 874 | 717 | 747 |

## 2.4. Почвы и растительность

Поскольку пойма является интразональным ландшафтом, влияние климата на почвы и растительность отодвигается на второй план, уступая первостепенное значение поёмности и аллювиальности. Только на самых высоких участках поймы, прежде всего, на ступени древней поймы, на совсем незаливаемых или заливаемых очень редко и на непродолжительное время участках, формируются «субзональные» экосистемы, приближающиеся по характеру местообитания к зональным (Прокопьева, 2012). В пойме аллювиальные и почвообразовательные процессы развиваются одновременно. Пойменные почвы делят на две большие группы: пойменные луговые и пойменные болотные. По мере повышения уровня на террасах начинает преобладать зональное почвообразование (Экология…, 1997).

В свойствах почв поймы сочетаются черты зональности и поёмности. Например, в верхнем ярусе на гривах формируются аллювиальные дерновые оподзоленные почвы. Для среднего яруса характерны пойменные дерново-глеевые почвы. В понижениях среднего яруса и в нижнем ярусе развиваются пойменные болотные почвы. Наличие оподзоленности почв верхнего яруса поймы свидетельствует о проявлении черт климатической зональности в почвенном покрове поймы (Петров, 1979).

Территория исследования классифицируется как прииртышский район долгопоёмной пониженной двухъярусной сегментно-гривистой проточно-соровой тяжёло-суглинистой поймы с болотистыми и настоящими лугами, ивняково-мелколиственными, смешанными и темнохвойными или сосновыми лесами на аллювиальных иловато-глеевых, иловато-торфяно-глеевых, дерново-глеевых и слоистых слаборазвитых слабодерново-глеевых, дерновых и дерновых оподзоленных почвах. Расположен район в нижней части широтного отрезка средней Оби.

Особенностью пространственной структуры почвенно-растительного покрова поймы является дифференциация его по экологическим уровням. В

зависимости от режима поёмности и рельефа, характеризуемый участок Обь-Иртышской поймы относится к серии растительных сообществ, простирающихся на участке Ханты-Мансийск – Парабель (среднее течение Оби) и Ханты-Мансийск – Цингалы (нижнее течение Иртыша).

На рассматриваемом нами участке, ряд авторов выделяет четыре экологических уровня (Ильина, 1968, 1976; Роднянская, Самойлова, 1971):

- участки низкого экологического уровня имеют высоту относительно меженного уровня до 5 м и заливаются на срок от 1,5 до 3 месяцев (осоковые и осоково-канареечниковые луга и открытые группировки соровой растительности);
- участки средненизкого экологического уровня ежегодно заливаются на срок от 1 до 2 месяцев, они располагаются в интервале относительных высот 5-7 метров (канареечниковые луга на невысоких гривах, осоковые и осоково-канареечниковые сообщества в межгривных понижениях);
- участки средневысокого экологического уровня заливаются периодически, один раз в 2-4 года сроком от 0,5 до 1,5 месяца, находятся на высоте 7-8 м, представляют собой группы мелких островов, или значительные пойменные массивы, чередующиеся гривы и понижения (для таких местообитаний характерны разнотравные луга с одиночными кустами ивы, а также сообщества ивняков паркового типа);
- участки высокого экологического уровня относятся к короткопоёмному поясу и заливаются редко – один раз в 8-10 лет на период от 7 до 15 дней, для участков высокого экологического уровня характерен ряд сообществ лесной растительности со значительной долей ивового и осинового древостоя (Ильина и др., 1985).

Несмотря на интразональный характер пойменной растительности в фитоценотическом составе, экологических свойствах растительного покрова проявляются зональные черты. Так, полностью сформировавшиеся субклимаксовые сообщества, располагающиеся на высоких, редко заливаемых

притеррасных частях поймы близки к зональными типам растительности (Экология…, 1997), для исследуемой территории это подзона средней тайги.

М.К. Барышников (1933) отмечает однообразие растительности поймы Оби от г. Сургута до п. Мужи (часть Средней и Нижней Оби) и низовий Иртыша, объясняя это схожестью макро- и микрорельефа поймы, её почвенного покрова, водного режима и, наконец, незначительной разницей в климате. В пойме Оби и Иртыша им выделены следующие растительные группировки (типы лугов):

1) группировки с древесной растительностью (главным образом ивняки прирусловых грив);
2) прирусловые полосы со злаковой растительностью – пыреем (*Agropyrum repens*), мятликом луговым (*Poa pratensis*), полевицей белой ползучей (*Agrostis alba* v. *prorepens*) и небольшой примесью осок и разнотравия;
3) канареечниковые луга (*Phalaris arundinacea*) по низким, плоским гривам;
4) вейниковые луга, представленные, главным образом, вейником Лангсдорфа (*Calamagrostis epigeios*), реже с вейником вытянутым (*Calamagrostis neglecta*) – первый встречается по сухим прирусловым гривам, второй – по пониженным сырым местообитаниям;
5) осоковые луга – группировки осоки острой (*Carex gracilis*), осоки водяной (*Carex aquatilis*), осоки дернистой (*Carex caespitosa*) – по лугам низкого уровня;
6) осоково-канареечниковые группировки (*Carex gracilis* и *Phalaris arundinacea*);
7) полевичные луга (*Agrostis alba* v. *prorepens* f. *caespitosa*) – по иловатым сырым понижениям;
8) разнотравные луга: группировки из злаков (канареечник, вейник Лангсдорфа, полевица белая, мятлик луговой), осоки острой, чихотника хрящеватого (*Ptarmica cartilaginea*), крестовника болотного (*Senecio*

*paludosus*), лютика ползучего (*Ranunculus repens*), калужницы болотной (*Caltha palustris*) и др., главным образом, по берегам временных проток.

Наибольшее распространение в пойме Оби и Иртыша имеют канареечниковые, осоковые и осоково-канареечниковые группировки.

## 2.5. Краткая характеристика мест проведения работ

1. ***Памятник природы регионального значения «Луговские мамонты»*** создан в 2008 г. Расположен в 25 км западнее г. Ханты-Мансийска, приурочен к долине р. Обь. Площадь памятника — 161, 2 га., одна из целей создания ООПТ охрана местонахождения мамонтовой фауны. На территории памятника проводились: палеогеографические, палеонтолого-стратиграфические и палеоэкологические исследования (Павлов, Мащенко, 2001; Zenin et al., 2003; Лещинский, 2006 и др.). Материалы исследования мелких млекопитающих проведённое нами в 2015 – 2017 гг. (Бородин, Стариков, 2019) могут быть использованы при инвентаризации фауны памятника природы, основа мониторинга его состояния и сравнения современной фауны с ископаемыми фаунистическими комплексами млекопитающих на локальном участке. Территория памятника природы включает части поймы и первой надпойменной террасы:

*пойменный осоково-злаковый березняк*: периодически заливаемый с ровным рельефом, разреженный травостой, отсутствие кустарников обуславливает неблагоприятные условия для населения мышевидных грызунов и насекомоядных;

Пойменный разнотравный березняк

Рис. 1.

*елово-берёзовый рябиновый мелкотравный лес*: расположен на первой надпойменной террасе, не затапливаемой даже при высоком уровне половодья (полые воды подошли близко к биотопу в 2015 г.), высокая степень захламлённости.

Елово-березовый рябиновый мелкотравный лес

Рис. 2.

2. ***Город Ханты-Мансийск и его ближайшие окрестности*** расположен на узком мысу, ограниченном поймами Иртыша с юго-запада и Оби с севера. Учёты насекомоядных и грызунов проведены в двух биотопах, расположенных в черте города и приуроченных к Обь-Иртышской пойме:

*осоково-разнотравный залесённый пойменный притеррасный луг*: частично затапливается при высоком уровне половодья, является экотоном между коренным темнохвойным лесом и пойменным лугом, густой травостой, наличие кустарников;

Осоково-разнотравный залесённый пойменный притеррасный луг

Рис. 3.

*разнотравный закустаренный антропогенный луг*: участок расположен на первой надпойменной террасе (не затапливается) в зоне одноэтажной застройки, граничит с темнохвойным лесом и подпруженным водоёмом.

Разнотравный закустаренный антропогенный луг
(территория питомника плодово-ягодных культур)

Рис. 4.

3. ***Деревня Шапша*** расположена в 28 км к востоку от г. Ханты-Мансийска, крайняя восточная точка проведения исследования, относится к обской пойме:

*канареечниково-осоковый пойменный луг* периодически затапливается, с трёх сторон ограничен протоками, пересыхающими в межень;

Канареечниково-осоковый пойменный луг

Рис. 5.

*малиново-кипрейные заросли* расположены в западине между двумя останцами, хорошие защитные и кормовые условия, вблизи расположены временные водоёмы.

Рис. 6.

# ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Учёты мелких млекопитающих проводили в слиянии рек Оби и Иртыша (г. Ханты-Мансийск и Ханты-Мансийский район) в период с мая по сентябрь 2015-2017 гг. Кроме этого, для оценки состояния популяции водяной полёвки кратковременные учеты проведены в 2013, 2014 и 2018 – 2022 гг. Общий объём собранного материала составил 3179 особей мелких млекопитающих 18 видов. Всего отработанно 9060 конусо-суток. Обследовано 6 биотопов в трёх точках в месте слияния рек Обь и Иртыш (рис. 1).

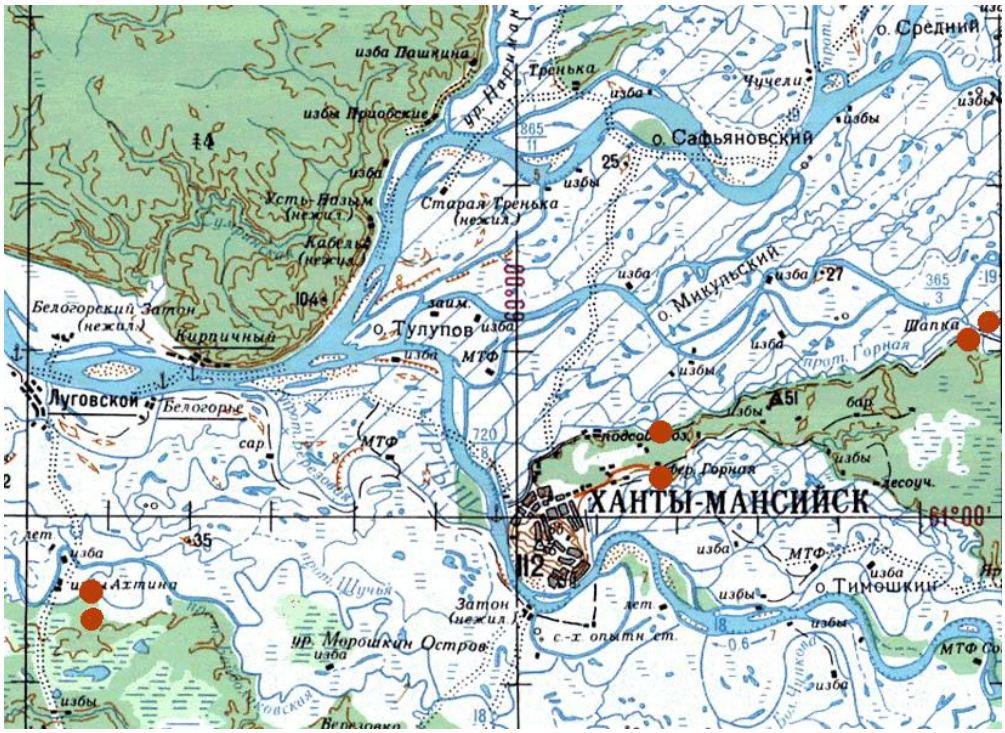


Рис. 7. Места проведения учётов

Для отлова мелких млекопитающих использовали метод ловчих канавок (Наумов, 1955), в переувлажнённых биотопах – направляющих заборчиков из полиэтиленовой плёнки (Охотина, Костенко, 1974). Экспериментально доказано, что эффективность отлова зверьков с помощью канавок и заборчиков одинакова (Тупикова и др., 1963). Канавки и заборчики были

длиной 50 метров. Непосредственно для отлова применяли металлические конусы, которые устанавливали по пять штук в канавку или вдоль заборчика.

Камеральная обработка материала заключалась в стандартных промерах и взвешиваниях, определении пола и генеративного состояния (Тупикова, 1964). Для сбора эктопаразитов проводилось очёсывание зверьков, с дальнейшей их фиксацией в 70-процентном этиловом спирте (Павловский, 1928; Иофф, Скалон, 1954; Зарубина, 1976 и др.). Название эктопаразитов приведены по следующим сводкам (Филиппова, 1977; Никулина, 2004; Котти, 2018; Durden, Musser, 1994)

Возраст мелких млекопитающих определяли согласно руководствам следующих авторов: A. Dehnel (1949), Т.Н. Дунаева (1955), Н.В. Тупикова и др. (1970), Н.И. Ларина, В.А. Лапшов (1974). Для установления видовой принадлежности животных использовали определители Б.С. Юдина (1989) и И.Я. Павлинова с соавторами (2002). Русские и латинские названия млекопитающих приведены по А. А. Лисовскому с соавторами (2019).

Относительное обилие животных оценивали в соответствии со шкалой и представлениями А.П. Кузякина (1962), считая виды с относительной долей от 0,1 до 0,9 редкими, от 1 до 9,9 обычными и с долей более 10 многочисленными, с добавлением верхних и нижних градаций (Равкин, Ливанов, 2008). Так же производили расчёт коэффициента (индекса) верности биотопу (Глотов и др., 1978; Ердаков и др., 1978) по формуле:

$$X = \frac{M_1 - M_2}{\sigma_2}$$ , где

$M_1$ – средняя многолетняя численность вида в данном биотопе,

$M_2$ – средняя многолетняя численность вида в данном регионе,

$\sigma_2$ – среднее квадратическое отклонение для многолетней средней в регионе.

Для характеристики сообществ были использованы индексы разнообразия Шеннона и доминирования Симпсона, а также меры их выравненности (Magurran, 2004):

Индекс разнообразия Шеннона:

$$H' = -\sum p_i \ln p_i \text{ , где}$$

$p_i$ – доля особей $i$-го вида, которая оценивается как $\frac{n_i}{N}$

Мера выравненности индекса Шеннона:

$$J = \frac{H'}{\ln S} \text{ , где}$$

S – число видов

Индекс доминирования Симпсона:

$$D = \sum \left(\frac{n_i(n_i - 1)}{N(N-1)}\right), \text{ где}$$

$n_i$ – число особей $i$-го вида,

$N$ – общее число особей

Мера выравненности индекса Симпсона:

$$E_H = \frac{H}{H_{max}} \text{ , где}$$

$H$ – фактическое значение индекса Шеннона,

$H_{max}$ – максимальное значение индекса Шеннона для данного числа старших таксонов: $H_{max} = \lg N$, где $N$ – число видов

На основе этих индексов были построены пиктографики.

При сравнении сообществ мелких млекопитающих использован индекс сходства Чекановского-Сёренсена:

$$I_{\text{ЧС}} = \frac{2a}{(a+b)+(a+c)}$$ , где

a – число общих видов для двух сообществ,

b – число видов, имеющихся только во втором сообществе,

c – число видов, имеющихся только в первом сообществе,

a + b – общее число видов во втором списке,

a + c – общее число видов в первом списке

Для визуализации полученных значений индекса Чекановского-Сёренсена применяли кластерный анализ методом невзвешенного попарного арифметического среднего (unweighted pair-group method using arithmetic averages, UPGMA).

Математическая обработка данных выполнена в программах PAST 3.25 (Hammer et al., 2001), Statistica 13 (TIBCO Software Inc.) и Microsoft Excel 2010 (Microsoft Corporation, 2010).

В описании пиктографиков мы опирались на работы Ю. Н. Литвинова (2004, 2010).

В описании эктопаразитов применяли стандартные индексы, используемые в зоолого-паразитологических исследованиях: индексы встречаемости (ИВ, %), индекс обилия (ИО, количество экземпляров эктопаразита на одного зверька) и индекс заражения (ИЗ, единица измерения та же, что и у предыдущего индекса) (Беклемишев, 1961):

Индекс встречаемости (Prevalence) – это процент заражённых хозяев конкретным видом или группой паразитов:

$$\text{ИВ} = \frac{NP}{n} \cdot 100\%, \text{ где}$$

NP – число заражённых хозяев, n – общее число хозяев

Интенсивность заражения (Intensity) – число особей паразита на одного заражённого хозяина без учёта незаражённых хозяев, среднеарифметический показатель числа паразитов, приходящийся на одну заражённую особь хозяина:

$$ИЗ = \frac{Par}{NP}, \text{ где}$$

Par – число обнаруженных паразитов, NP – число заражённых хозяев этим паразитом

Индекс обилия (Abundance) – средняя численность определённого вида или группы паразитов у всех особей хозяина (включая незаражённых):

$$ИО = \frac{\mathrm{Par}}{\mathrm{n}}, \text{ где}$$

Par – число обнаруженных паразитов, n – число обследованных животных

Помощь в определения эктопаразитов была оказана следующими специалистами: гамазовые и иксодовые клещи – кандидатами биологических наук Н.П. Винарской (г. Омск) и А. Д. Майоровой (г. Иваново); вши – кандидатом биологических наук Е. А. Вершининым (г. Иркутск). блохи – доктором биологических наук С. В. Егоровым (г. Иваново).

# ГЛАВА 4. СООБЩЕСТВА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В СЛИЯНИИ РЕК ОБИ И ИРТЫША

Для поймы Средней Оби А.С. Николаевым (1972) отмечено 25 видов насекомоядных и мышевидных грызунов. Список грызунов, по его сведениям, представлен лесной мышовкой, серой крысой, домовой, лесной, полевой мышью, мышью-малюткой, обыкновенным хомяком, красной, красносерой, рыжей, водяной, тёмной, узкочерепной, обыкновенной полёвками, полёвкой-экономкой и лесным лемингом. Среди насекомоядных встречены алтайский крот, обыкновенная кутора, бурозубки: обыкновенная, крупнозубая, тундряная, плоскочерепная, средняя, малая и крошечная. А. А. Максимов с соавт. (1981) по многолетним отловам в среднем течении Оби (Томская область) приводит список из 18 видов. В этом списке отсутствуют такие виды, как серая крыса, обыкновенный хомяк, обыкновенная полёвка и плоскочерепная бурозубка и присутствует лесной лемминг. В целом на территории Среднего Приобья, относящегося к средней тайге Западной Сибири, возможна встреча 25 видов мелких млекопитающих (Равкин и др., 1996).

Нами в рассматриваемый период времени (2015–2017 гг.) в слиянии Оби и Иртыша учтено 18 видов мелких млекопитающих, из них 8 относятся к отряду насекомоядных.

Алтайский крот *Talpa altaica* Nikolsky, 1883, обыкновенная кутора *Neomys fodiens* Pennant, 1771, обыкновенная бурозубка *Sorex araneus* L., 1758, крупнозубая (тёмнозубая) бурозубка *S. daphaenodon* Thomas, 1907, средняя бурозубка *S. caecutiens* Laxmann, 1785, равнозубая бурозубка *S. isodon* Turov, 1924, 1913, крошечная (Черского) бурозубка *S. minutissimus* Zimmerman, 1780 и малая бурозубка *S. minutus* L., 1766, азиатский бурундук *Eutamias sibiricus* Laxmann, 1769, лесная мышовка *Sicista betulina* Pallas, 1779, красносерая полёвка *Craseomys rufocanus* Sundevall, 1846, рыжая полёвка *Myodes glareolus* Schreber, 1780, красная полёвка *M. rutilus* Pallas, 1779, водяная полёвка

*Arvicola amphibius* L., 1758, полёвка-экономка *Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776. тёмная полёвка *Agricola agrestis* Linnaeus, 1761, мышь-малютка *Micromys minutus* Pallas, 1771, 1771, домовая мышь *Mus musculus* L., 1758.

В наших учётах отсутствовала серая крыса *Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769. А.С. Николаев (1972) указывал её для Колыванской поймы (Томская область) и предполагал возможность её встречи в пойменных природных стациях среднего и нижнего течения Оби. Позднее, серую крысу регистрировали на правом берегу Оби между устьями Иртыша и Назыма (Галимов, Ермаков, 1980). Отсутствовала в наших сборах и полевая мышь *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771), на многочисленность которой в пойменных лугах левого низинного берега Иртыша и на расположенных по ним пашням (с. Самарово) указывала О.Н. Сазонова (1947). И.П. Лаптев (1958) отмечал, что в 1953 г. полевая мышь ими не отлавливалась, но на полях попалось несколько домовых мышей. Вполне вероятно, что популяция полевой мыши в 1950-е гг. существовала, так как здесь были развиты агроценозы. Исчезновение же её популяции может быть связано как с сокращением сельскохозяйственных угодий, так и катастрофическим воздействием половодий.

Встречаются в центральной и восточной части Среднего Приобъя, но не были отмечены на нашем участке исследований: узкочерепная полёвка *Lasiopodomys gregalis* Pallas,1779 (зарегистрированы в пределах Томской области) (Николаев, 1972), малая лесная мышь *Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811 (Николаев, 1972), лесной лемминг *Myopus schisticolor* Lilljeborg, 1844 (Максимов и др., 1981), восточноевропейская полёвка *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1924 (Маркова и др. 2014; Морозкина, 2015; Петухов, 2020).

Из бурозубок тундряная *Sorex tundrensis* Merriam, 1900 зафиксирована как в восточной части Средней Оби – Томская область (Николаев, 1972; Сергеев, 1975; Максимов и др., 1981), так и в пределах Ханты-Мансийского автономного округа – в окрестностях Нижневартовска (Стариков и др., 2017),

г. Сургут и его окрестности (Петухов, 2020). Плоскочерепная (бурая) бурозубка *Sorex roboratus* Hoffmann, 1985 зафиксирована в пределах Томской области (Николаев, 1972).

Такая относительная обедненость видового состава может быть объяснена сочетанием особенностей природных условий описываемой территории и историей формирования фаунистических комплексов. Такие виды как тундряная бурозубка, отнесенная В. А. Нестеренко (1999) к тундро-степным элементам проникает в зону средней тайги по долине Оби. Схожа ситуация с узкочерепной полёвкой. Л. А. Хляп (2007) рассматривает её как представителя реликтового тундро-степного фаунистического комплекса. Обилие её в субарктических тундрах и степной зоне Западной Сибири составляет 4 особи на 100 цилиндро-суток, в средней тайге 0,002 особи на 100 цилиндро-суток (Кислый и др., 2020). Как отмечют А. А. Кислый с соавт. (2020) для участка средней тайги узкочерепная полёвка «встречена только в лесо-кустарниково-луговых сообществах поймы р. Оби». Исследования на разных участках долины Средней и Нижней Оби позволят уточнить границы проникновения этих видов в среднюю тайгу. *S. tundrensis* и *L. gregalis* – как представители тундро-лесостепных реликтов очевидно были представлены на исследуемой территории (в составе плейстоценовой фауны). Так, *L. gregalis* был отмечен среди находокок позднеплейстоценовой фауны на территории памятника природы «Луговские мамонты» (данные не опубликованы – определение выполнено доктором биологических наук Александром Васильевичем Бородиным).

Малая лесная мышь и полевая мышь виды теплолюбивые и проникают в среднюю тайгу по речным долинам Оби и Иртыша. Оба вида указываются для Коломинской поймы (56° с.ш.) и не были отмечены для Александровской поймы (60° с.ш.).

Вид европейского происхождения (западный палеаркт) – *M. rossiaemeridionalis* в Среднем Приобье находится на северной периферии ареала и встречается здесь спорадически.

Представитель сибирского типа фауны (восточнопалеарктический вид) – *M. schisticolor* не отмечен ни только в наших сборах, приуроченных к пойменным и припойменным биотопам, но и в материалах исследователей, работавших в материковых биотопах (Галимов и Ермаков, 1980; Пучковский, 1985, 1989; Стариков и др, 2014, 2015, 2016). Ближайшая точка обнаружения этого вида расположенна в 70-80 км к северу от слияния рек Оби и Иртыша, в пойме реки Назым правый приток Оби (Лаптев, 1958). По мнению многих иследователей для лесного лемминга в лесной зоне Западной Сибири, характерна спорадическая встречаемость (Лаптев, 1958; Равкин и Лукьянова, 1976; Вартапетов, 1982) кроме того, этот вид не свойствен для пойменных биотопов.

Обилие другого представителя сибирского типа фауны – *S. roboratus* также убывает в западном направлении.

Остаётся открытым вопрос по присутствию в слиянии Оби и Иртыша европейского крота, на наличие которого указывала О.Н. Сазонова (1947). И.П. Лаптев (1958) проводил через устье Иртыша восточную границу ареала европейского крота. В наших учётах на границе городской черты Ханты-Мансийска зафиксирован алтайский крот. На северной границе (правый берег Оби) алтайского крота отмечали В.Р. Галимов, Е.Н. Ермаков (1980) и С.В. Пучковский (1989).

В таблице 5 приведены сведения по видовому составу и доли видов мелких млекопитающих в сообществе. Основу сообщества составляли два вида доминанта – обыкновенная бурозубка и полёвка-экономка (65,2% от суммарного обилия), ещё 18% приходилось на содоминантов – малую бурозубку и красную полёвку. Обыкновенная бурозубка, вид доминирующий на большей части своего ареала (Юдин, 1962; Долгов, 1967; Пучковский, 1969, 1989; Сергеев, 1975). В биотопах поймы и речной долины так же может выступать как доминант или супердоминант.

Таблица 5. Состав и доля видов мелких млекопитающих, отловленных в долинных комплексах слияния рек Оби и Иртыша 2015 – 2017 гг.

| № п/п | Виды | Памятник природы «Луговские мамонты» | | | | г. Ханты-Мансийск | | | | Окрестности д. Шапша | | | | Всего | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Номер биотопа | | | | | | | | | | | | | |
| | | 1 | | 2 | | 3 | | 4 | | 5 | | 6 | | | |
| | | n | % | n | % | n | % | n | % | n | % | n | % | n | % |
| 1 | *T. altaica* | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0,3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0,1 |
| 2 | *N. fodiens* | 1 | 0,2 | 0 | 0 | 1 | 0,1 | 1 | 0,3 | 11 | 1,5 | 3 | 1,1 | 17 | 0,5 |
| 3 | *S. araneus* | 314 | **52,0** | 123 | **55,7** | 469 | **46,1** | 183 | **55,5** | 319 | **43,7** | 77 | **27,6** | 1485 | **46,7** |
| 4 | *S. daphaenodon* | 1 | 0,2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0,03 |
| 5 | *S. caecutiens* | 20 | 3,3 | 6 | 2,7 | 28 | 2,8 | 6 | 1,8 | 60 | 8,2 | 23 | 8,2 | 143 | 4,5 |
| 6 | *S. isodon* | 0 | 0 | 1 | 0,5 | 30 | 3,0 | 9 | 2,7 | 25 | 3,4 | 10 | 3,6 | 75 | 2,4 |
| 7 | *S. minutissimus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0,3 | 1 | 0,4 | 3 | 0,1 |
| 8 | *S. minutus* | 76 | **12,6** | 38 | **17,2** | 80 | 7,9 | 9 | 2,7 | 37 | 5,1 | 41 | **14,7** | 281 | 8,8 |
| 9 | *T. sibiricus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 0,7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 0,2 |
| 10 | *S. betulina* | 3 | 0,5 | 0 | 0 | 6 | 0,6 | 0 | 0 | 4 | 0,5 | 0 | 0 | 13 | 0,4 |
| 11 | *C. rufocanus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 11 | 1,0 | 2 | 0,6 | 50 | 6,8 | 16 | 5,7 | 79 | 2,5 |
| 12 | *M. glareolus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 63 | 6,2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 63 | 2,0 |
| 13 | *M. rutilus* | 32 | 5,3 | 14 | 6,3 | 182 | **17,9** | 12 | 3,6 | 47 | 6,4 | 7 | 2,5 | 294 | 9,2 |
| 14 | *A. amphibius* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0,1 | 0 | 0 | 1 | 0,03 |
| 15 | *A. oeconomus* | 142 | **23,5** | 30 | **13,6** | 135 | **13,3** | 91 | **27,7** | 126 | **17,3** | 65 | **23,3** | 589 | **18,5** |
| 16 | *M. agrestis* | 1 | 0,2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0,03 |
| 17 | *M. minutus* | 13 | 2,2 | 9 | 4,0 | 1 | 0,1 | 16 | 4,8 | 48 | 6,6 | 36 | **12,9** | 123 | 3,9 |
| 18 | *M. musculus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0,3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0,03 |
| | Итого | 603 | 100 | 221 | 100 | 1016 | 100 | 330 | 100 | 730 | 100 | 279 | 100 | 3179 | 100 |

Примечание: жирным указаны доминирующие виды. (1 – елово-берёзовый рябиновый мелкотравный лес; 2 – пойменный осоково-злаковый березняк; 3 – осоково-разнотравный залесённый пойменный притеррасный луг; 4 – разнотравный закустаренный антропогенный луг; 5 – малиново-кипрейные заросли; 6 – канареечниково-осоковый пойменный луг).

С 2015 г. доля насекомоядных увеличилась с 55,6 до 74,6 %. В 2017 г. на исследуемой территории сложилась выраженная фауна «землеройко-полёвкового» типа. (Формозов, 1948; Долгов и др, 1968; Ивантер, Макаров, 2001). Изменения соотношения в сообществе мелких мышевидных грызунов и насекомоядных отражено на рисунке 8.

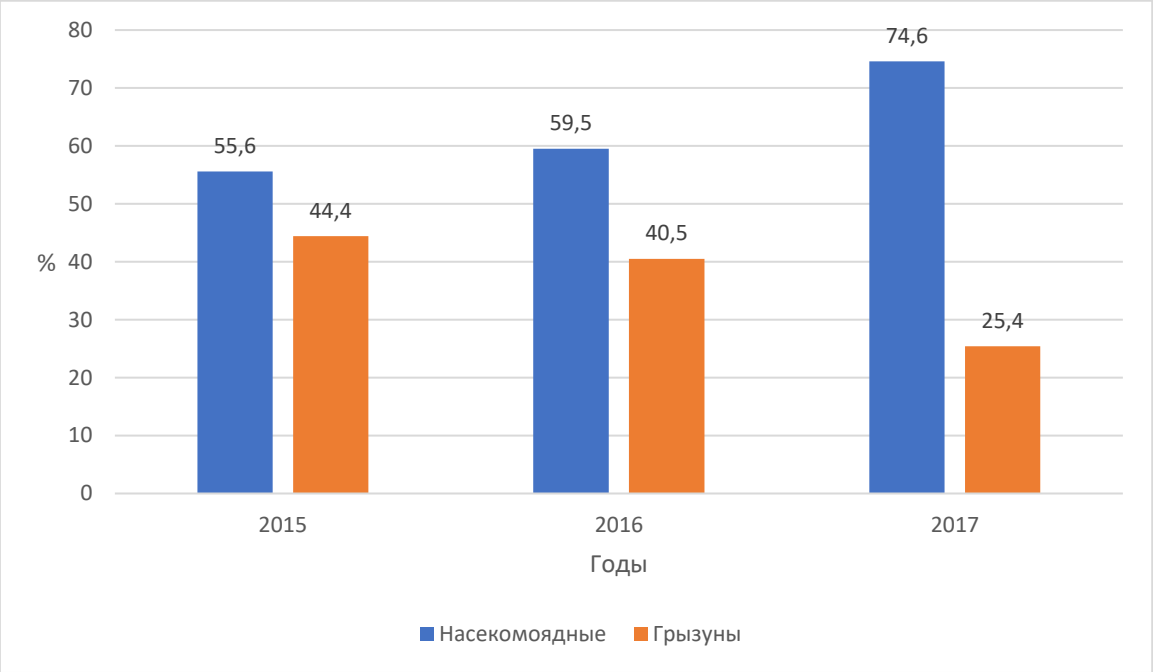


Рис. 8. Соотношение групп мелких млекопитающих в долинных комплексах слияния рек Оби и Иртыша, %

Динамика изменений в сообществах мелких млекопитающих по годам выглядит следующим образом.

В 2015 г. на исследуемой территории отмечено 11 видов (табл. 7). К многочисленными видам были отнесены: обыкновенная бурозубка и полёвка-экономка. Фоновым видами являлись бурозубки: малая, средняя и равнозубая, из полёвок – красная и красносерая. К группе редких видов относились – обыкновенная кутора, рыжая полёвка, мышь-малютка и лесная мышовка.

В 2016 г. количество учтённых видов увеличилось до 17 (табл. 7). Группу фоновых (обычных) видов дополнили мышь-малютка (в ряде биотопов, её обилие достигало 12,5–15,0 особей на 100 к/с, она может быть отнесена к многочисленным). К редким и очень редким видам, кроме

отмеченных в 2015 г. добавились крошечная и крупнозубая бурозубки, алтайский крот, азиатский бурундук, водяная полёвка и домовая мышь. Среди редких и очень редких видов, отмечен так же азиатский бурундук, однако методы ловчих канавок и направляющих заборчиков не отражают его истинное обилие (Starikov, Vartapetov, 2021; и др.).

В 2017 г. установлено 14 видов и снижение показателей обилия для многих видов (табл. 7). В категории многочисленных остаётся только обыкновенная бурозубка, к фоновым можно отнести малую и среднюю бурозубок, красную полёвку и полёвку-экономку. Остальные вида попадали в категорию редких и очень редких. В 2017 г. впервые к данной категории была отнесена тёмная полёвка. Данный вид И.С. Туров (1958) и И.П. Лаптев (1963) относили к факультативным обитателям поймы. В материалах Л.Н. Ердакова (1981) также указывалось, что тёмная полёвка в пойме Оби фиксируется спорадически, а порой, вообще не отмечается. Этот зверёк в пойме испытывает конкурентное воздействие со стороны экологически близкого и более крупного вида – полёвки-экономки, что существенно сдерживает нарастание её численности (Наумов, 1948; и др.). Там, где полёвки-экономки мало, а это, главным образом, на таёжных междуречьях, тёмная полёвка преобладает (Starikov, Vartapetov, 2021).

Отдельно можно отметить рыжую полёвку. За весь период исследований она отмечалась нами только в одном биотопе. Показатели обилия её достаточно сильно колебались: в 2015 г. 2,7 особей на 100 к/с, в 2016 году 4,2 особей на 100 к/с и в 2017 году 0,2 особей на 100 к/с. Доля её в данном биотопе за три года составила 6,2 %; от всех наших сборов 2,0 %. В сборах В.Р. Галимова и Е.Н. Ермакова (1980) за 1976–1977 гг. доля рыжей полёвки составляла 0,3 % (данные по отловам канавками и давилками). В Среднем Приобье эта полёвка встречается на северном пределе своего распространения в Западной Сибири, хотя в небольшом количестве может встречаться в пойме Нижней Оби (Равкин и др.,1996; Starikov, Vartapetov, 2021; Кислый и др.,

2022). Как отмечает ряд исследователей, на периферии число подходящих для неё биотопов уменьшается и распространение её ограничивается травяными стациями в поймах рек (Дубровский и др., 2003; Бобрецов, 2016). В случае с территорией слияния рек Оби и Иртыша, очевидно, спектр выбираемых рыжей полёвкой биотопов весьма ограничен и из неморальных местообитаний она выбирает стации, описанные И. П. Лаптевым (1958) как биотопы с развитым травяным покровом при наличии затенённости кронами деревьев.

Таблица 7. Динамика видового состава и обилия (особей на 100 конусо-суток) за 2015 – 2017 гг. в долинных комплексах слияния рек Оби и Иртыша.

| Вид | Период исследования | | | | (по: Стариков..., Бородин и др., 2014) |
|---|---|---|---|---|---|
| | 2015 | 2016 | 2017 | В среднем за три года | |
| *S. araneus* | 14,5 | 26,3 | 21,8 | **20,87** | 5,8 |
| *S. minutus* | 4,1 | 5,1 | 4,4 | 4,53 | 0,1 |
| *S. caecutiens* | 1,3 | 4,5 | 1,1 | 2,30 | 3,9 |
| *S. isodon* | 1,3 | 1,5 | 0,9 | 1,23 | 0,1 |
| *S. minutissimus* | - | 0,2 | - | 0,07 | - |
| *S. daphaenodon* | - | 0,03 | - | 0,01 | - |
| *N. fodiens* | 0,2 | 0,6 | 0,2 | 0,33 | - |
| *T. altaica* | - | 0,02 | 0,03 | 0,017 | - |
| *A. oeconomus* | 14,3 | 17,3 | 7,2 | **12,93** | 0,07 |
| *M. rutilus* | 4,2 | 4,8 | 1,1 | 3,37 | 9,7 |
| *M. glareolus* | 0,5 | 0,7 | 0,03 | 0,41 | - |
| *C. rufocanus* | 1,1 | 2,8 | 0,5 | 1,47 | 0,6 |
| *A. agrestis* | - | - | 0,05 | 0,017 | - |
| *A. amphibius* | - | 0,05 | - | 0,017 | 1,2 |
| *E. sibiricus* | - | 0,09 | 0,08 | 0,057 | 0,6 |
| *M. minutus* | 0,1 | 5,8 | 0,05 | 1,98 | 0,2 |
| *M. musculus* | - | 0,02 | - | 0,007 | - |
| *S. betulina* | 0,5 | 0,2 | 0,02 | 0,24 | 0,1 |
| Итого | 42,10 | 70,01 | 37,46 | 49,86 | 22,37 |

Интересно отметить, что в 2013 г. в окрестностях д. Шапша фоновыми видами являлись обыкновенная и средняя бурозубки, красная и водяная полёвки; в целом на их долю приходилось почти 92%. Более весомый вклад

красной полёвки и средней бурозубки в сборах 2013 г. связан, по нашему мнению, с тем, что учёты, по большей части, были проведены в «материковых» биотопах. В то же время, полёвка-экономка попала в категорию редких и очень редких видов, а водяная полёвка, напротив, являлась доминантом (Стариков и др., 2014). Очевидно, что это связано с особенностями межвидовых отношений полёвки-экономки и водяной полёвки, их разной требовательностью к условиям увлажнения, что неоднократно описывалось в литературе (Пантелеев, 1968; Глотов и др., 1978; и др.). Как отмечают многие исследователи в период высокой численности водяной полёвки, в сообществах мелких млекопитающих происходит снижение численности остальных видов, сокращение их местообитаний и изменение структуры сообщества (Леонов, Барбаш, 1966; Глотов, 1969; Ердаков и др., 1980; Литвинов, Панов, 1998; Литвинов, 2001; Литвинов и др., 2010, 2013).

Сроки исследования (2015 – 2017) не позволяют нам проследить динамику численности водяной полевки для выявления всех фаз цикла численности. Поэтому с 2018 по 2022 гг. проводились выборочные отловы с целью зафиксировать изменения в динамике численности водяной полёвки. Принимая за модель структуру циклов Ч. Кребса и Ю. Майерса (Krebs, Myers, 1974) мы можем отметить, что в 2013 году продолжался пик численности, водяная полевка входила в состав фоновых видов с обилием 3,8 особей на 100 конусо-суток. В 2014 г. проводились выборочные отловы, водяная полевка отмечена лишь единично на разнотравном-вейниковом лугу. Данную ситуацию мы можем характеризовать, как период спада численности. В дальнейшем с 2015 по 2017 гг. водяная полёвка нами фиксируется как очень редкий вид и данный период мы можем определить, как минимум численности или депрессию. Мониторинговые учёты в 2018, 2020, 2021 и 2022 гг. подтверждают продолжающуюся депрессию водяной полевки на изучаемой территории. Интервал между пиками численности популяциях водяной полевки для Средней Оби 7 – 9 лет (Максимов, 1958), протяженность пиков 2–

4 года. В нашем случае начало пика 2010 г. (Новиков, 2010), окончание – 2013 г. спад – 2014 г. и с 2015 г. – по 2022 г. период депрессии. В 2022 г. в пойме слияния рек Оби и Иртыша уровень половодья был ниже среднего многолетнего 984 см (Обь) и 747 (Иртыш). На исследуемой нами территории складываются благоприятные условия для роста численности водяной полевки.

В таблице 8 представлены материалы исследований в разные годы, проведённые, в районе слияния рек Обь и Иртыш. При этом следует отметить сборы мелких млекопитающих В.Р. Галимовым, Е.Н. Ермаковым (1980) и С.В. Пучковским (1989) осуществлялись преимущественно в плакорных биотопах.

Таблица 8. Материалы по мелким млекопитающим района слияния рек Оби и Иртыша.

| № п/п | Виды | Наши данные (канавки, заборчики) | Галимов, Ермаков, 1980 (канавки) | Галимов, Ермаков, 1980 (давилки) | Пучковский, 1989 (канавки) |
|---|---|---|---|---|---|
| | | n | | | |
| 1. | *T. altaica* | 3 | 27 | - | 14 |
| 2. | *N. fodiens* | 17 | 6 | - | 30 |
| 3. | *S. araneus* | 1485 | 917 | 52 | 2434 |
| 4. | *S. daphaenodon* | 1 | - | - | 1 |
| 5. | *S. caecutiens* | 143 | 551 | 5 | 1002 |
| 6. | *S. isodon* | 75 | 370 | - | 516 |
| 7. | *S. minutissimus* | 3 | 11 | - | 20 |
| 8. | *S. minutus* | 281 | 98 | - | 216 |
| 9. | *E. sibiricus* | 7 | - | 2 | - |
| 10. | *S. betulina* | 13 | 24 | - | + |
| 11. | *C. rufocanus* | 79 | - | - | - |
| 12. | *M. glareolus* | 63 | 3 | 6 | + |

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| 13. | *M. rutilus* | 294 | 362 | 530 | + |
| 14. | *A. amphibius* | 1 | 2 | - | - |
| 15. | *A. oeconomus* | 602 | 42 | 11 | + |
| 16. | *A. agrestis* | 1 | 7 | - | + |
| 17. | *M. minutus* | 123 | 32 | - | + |
| 18. | *M. musculus* | 1 | - | - | - |
| 19. | *R. norvegicus* | - | 2 | - | - |
| | Итого | 3192 | 2454 | 606 | 4233 (без грызунов) |

Своеобразие сообществ мелких млекопитающих речной долины проявляется и во вкладе представителей различных типов фауны (табл. 9). Наши данные показывают, что основу сообществ составляли европейские виды (57,7%), более чем в 2 раза меньше доля транспалеарктов, в 4 раза меньше доля сибирских видов. Вклад представителей двух оставшихся типов фауны незначителен. Относительно высокий показатель средиземноморско-китайских видов в сравнении с другими точками учёта, можно объяснить высокой численностью мыши-малютки в 2016 г. Соотношение типов фаун, представленное в работе В.П. Старикова с соавт. (2017) (табл. 9) в большей степени характерно для междуречий.

Таблица 9. Вклад представителей типов фауны (по обилию) в сообщества мелких млекопитающих (в %)

| Представители типа фауны | Территория | | |
|---|---|---|---|
| | Природный парк «Самаровский чугас», урочище «Шапшинское» (Стариков и др. 2017) | г. Сургут (Морозкина, 2015) | Наши данные |
| европейские виды | 26,2 | 60,2 | 57,7 |
| сибирские виды | 49,0 | 25,7 | 14,3 |
| транспалеаркты | 18,1 | 10,9 | 23,6 |
| тундро-лесостепные реликты | 5,8 | 1,6 | 0,5 |
| средиземноморско-китайские | 0,9 | 0,7 | 3,9 |

Анализ дендрограммы, построенной на основе индекса Чекановского-Сёренсена (рис. 9) свидетельствует о достаточно высоком уровне сходства изученных биотопов. В большей степени сходны между собой два биотопа, расположенные в окрестностях д. Шапша: канареечниково-осоковый пойменный луг и малиново-кипрейные заросли ($I_{ЧС}$=0,91). В целом, причиной достаточно высокого уровня сходства всех исследованных биотопов (от 70 до 91%) (рис. 2), вероятно, являются общность их пространственного расположения, так как пойменные и околопойменные местообитания непосредственно контактируют друг с другом и связаны потоками мигрирующих особей из стаций переживания в освобождающиеся от паводковых вод биотопы. Ещё А.С. Николаев (1972) и А.А. Максимов (1974) отмечали высокий уровень сходства сообществ мелких млекопитающих на всём протяжении поймы Оби.

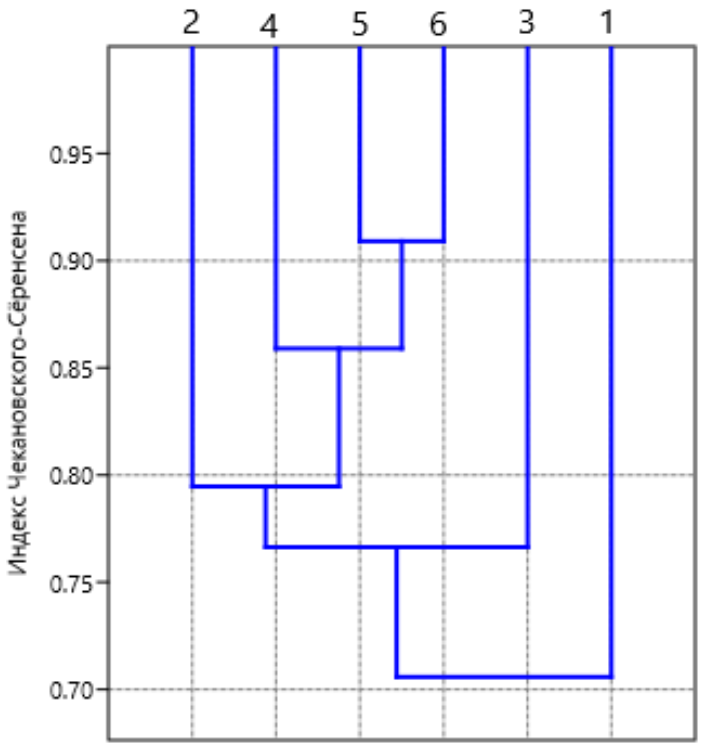


Рис. 9. Дендрограмма сходства биотопов в долинных комплексах слияния рек Оби и Иртыша (1 – елово-берёзовый рябиновый мелкотравный лес; 2 – пойменный осоково-злаковый березняк; 3 – осоково-разнотравный залесённый пойменный притеррасный луг; 4 – разнотравный закустаренный антропогенный луг; 5 – малиново-кипрейные заросли; 6 – канареечниково-осоковый пойменный луг).

Важным фактором, влияющим на видовой состав и динамику численности насекомоядных и грызунов в пойменных местообитаниях, являются периодически повторяющиеся сверхвысокие половодья, приводящие к элиминации значительной части обитателей поймы (Максимов и др., 1981). Заселение поймы осуществляется по мере спада воды за счёт сообществ надпойменных террас и останцов.

Видовой состав и относительное обилие мелких млекопитающих биотопов подвергавщихся влиянию затопления представлен в таблице 10. К затапливаемым биотопам относились пойменный осоково-злаковый березняк и канареечниково-осоковый пойменный луг. Количество зарегистрированных

видов на лугу было больше, чем в березняке. Относительное обилие на лугу превышало минимальные и максимальные значения в березняке в 1,2–2,4 раза и достигало 23,6–74,2 особей на 100 к/с. Как правило, эти биотопы отличались меньшим видовым разнообразием и обилием (исключение 2016 г.). Особенностью затапливаемых биотопов является то, что в начале бесснежного периода происходит депопуляция мелких млекопитающих и перемещение их в стации переживания, по мере спада воды, идёт заселение освободившейся территории зверьками с незатопленных участков (Евдокимов, 1980). По-нашему мнению, увеличение обилия животных на канареечниково-осоковом пойменном лугу в 2016 г. можно объяснить ранним освобождением поймы от паводковых вод и более высоким обилием зверьков в соседствующих биотопах – стациях переживания, в частности, малиново-кипрейных зарослях.

Биотопы, располагавшиеся на не затапливаемых участках поймы (первая надпойменная терраса) характеризовались примерно сходными величинами. Несколько ниже показатели обилия были на разнотравном-закустаренном лугу, но видов отмечено больше 9 против 8 видов в елово-берёзовый рябиновый мелкотравном лесу.

Большее количество видов и более высокие показатели обилия были на частично затапливаемых биотопах (малиново-кипрейные заросли – 11 видов и обилие до 157,8 особей на 100 к/с) и на разнотравном залесённом пойменном притеррасном лугу (12 видов) обилие несколько ниже в 1,7–3,2 раза. Данные биотопы выступали как экотоны между поймой и коренными сообществами, а в период половодья играли роль стации переживания.

Таблица 10. Сравнительная характеристика биотопов по обилию и количеству видов в зависимости от уровня половодья.

| Показатели | Полностью затапливаемые | | Частично затапливаемые | | Не затапливаемые | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | пойменный осоково-злаковый березняк | канареечниково-осоковый пойменный луг | малиново-кипрейные заросли | осоково-разнотравный залесённый пойменный притеррасный луг | елово-берёзовый рябиновый мелкотравный лес | разнотравный-закустаренный антропогенный луг |
| 2015 г. уровень половодья очень высокий, начало спада воды 4 – 5.07 | | | | | | |
| Количество видов | 2 | 7 | 9 | 9 | 6 | - |
| Обилие ос. на 100 к-с | 20 | 23,6 | 71,5 | 45,6 | 51,3 | - |
| 2016 г. уровень половодья выше среднего, начало спада воды 25.06 | | | | | | |
| Количество видов | 7 | 10 | 11 | 12 | 8 | 9 |
| Обилие ос. на 100 к-с | 22,6 | 74,2 | 157,8 | 49,1 | 48, | 27,5 |
| 2017 г. уровень половодья выше среднего, начало спада воды 11.07 | | | | | | |
| Количество видов | 5 | 6 | 7 | 11 | 8 | 6 |
| Обилие ос. на 100 к-с | 30,4 | 23,6 | 41,0 | 23,8 | 69,8 | 36,0 |

Пиктографики (рис. 10) отчётливо характеризовали сообщества мелких млекопитающих в слиянии Оби и Иртыша как, в той, или иной, степени нарушенные. Во всех обследованных биотопах отмечены два вида-доминанта – обыкновенная бурозубка и полёвка-экономка. Доля обыкновенной бурозубки варьировала от 27,6% до 55,7%, полёвки-экономки от 13,3 до 23,5%. В число доминирующих видов входили также малая бурозубка, красная

полёвка, мышь-малютка. Общее число видов-доминантов в одном биотопе достигало 3-4. Таким образом, основные параметры видового разнообразия – видовое богатство и выравненность диспропорциональны. Особенно ярко это выражалось на пиктографиках, описывающих сообщества в биотопах 2, 4 и 6. Сообщества биотопов 2 и 6 занимали полностью затапливаемые биотопы, четвёртый биотоп имел антропогенное происхождение. Оставшиеся три биотопа, относились, либо к частично затапливаемым (3, 5), либо – не затапливаемым (1). Вероятно, периодические повторяющиеся паводки и продолжительность затопления поймы оказывают решающее воздействие на сообщества мелких млекопитающих. В ряде случаев, может происходить полная или частичная элиминация части популяции. Кроме того, влиять на структуру сообщества могут возвышения на пойме (гривы, останцы), которые являются стациями переживания для мелких млекопитающих во время половодья.

В числовом отношении самые высокие показатели видового разнообразия были достигнуты в сообществах, зарегистрированных в биотопах 3, 5 и 6 ($H'$ = 1,65; 1,79; 1,89 соответственно). Индекс доминирования наибольшие значения имел для сообществ, в биотопах 1, 2 и 4 ($D$ = 0,35; 0,36; 0,39 соответственно). Для дельты реки Неман (Литва) было установлено, что в годы высокого паводка число видов и индекс разнообразия были выше, а индекс доминирования меньше, чем в годы низкого паводка (Balčiauskas et all, 2012). В нашем случае наблюдались аналогичные тенденции.

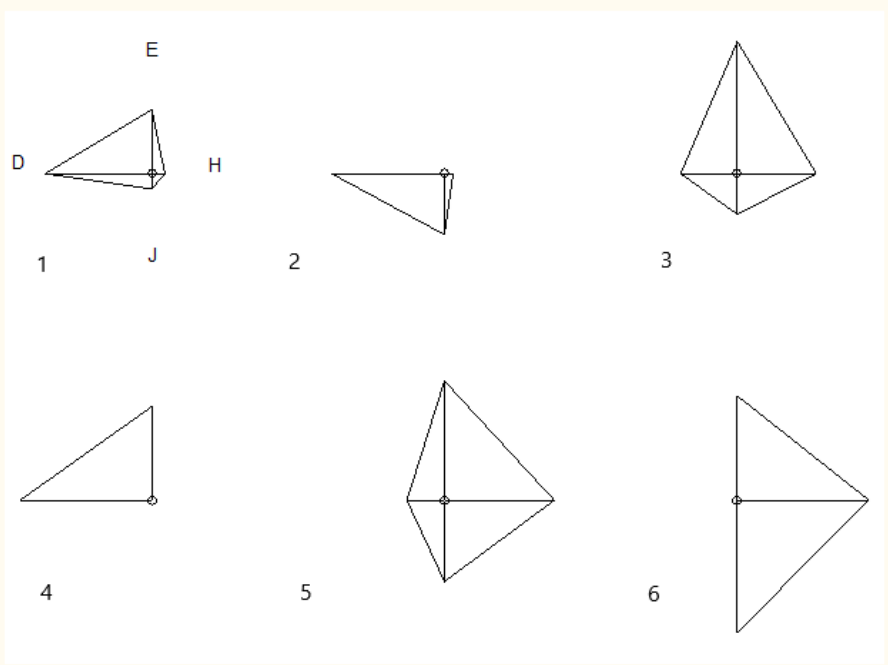


Рис. 10. Пиктографики четырёх информационных индексов для сообществ мелких млекопитающих в долинных комплексах слияния рек Оби и Иртыша в 2015-2017 гг. (D – индекс доминирования Симпсона; H – индекс разнообразия Шеннона; E – индекс выравненности Симпсона; J – индекс выравненности Шеннона): 1 – елово-берёзовый рябиновый мелкотравный лес; 2 – пойменный осоково-злаковый березняк; 3 – осоково-разнотравный залесённый пойменный притеррасный луг; 4 – разнотравный закустаренный антропогенный луг; 5 – малиново-кипрейные заросли; 6 – канареечниково-осоковый пойменный луг.

В заключение отметим, что видовой состав мелких млекопитающих изученной территории сравнительно обеднён. Нами не отмечены виды, представленные в центральной и восточной части Средней Оби: *Sorex tundre*nsis Merriam, 1900, *Sorex roboratus* (Hoffmann (1985), *Lasiopodomys gregalis* (Pallas,1779), *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1924, *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771), *Apodemus uralensis* (Pallas, 1811), *Myopus schisticolor* (Liljeborg, 1844) (Николаев, 1972; Сергеев, 1975; Максимов, и др., 1981; Гашев, 1990; Маркова и др. 2014; Морозкина, 2015; Стариков, Берников, 2016; Петухов, 2020)

Исследованные пойменные местообитания характеризовались невысокой выравненностью (т.е. нарушенностью), что, вероятно, связано с влиянием водного режима в слиянии двух крупных рек – Оби и Иртыша, при этом выявлен высокий уровень сходства биотопов (около 70-90%).

Сообщества долины рек Оби и Иртыша (в месте слияния рек) имеют выраженный интразональный облик, что проявлялось в видовом составе, структуре и их отличии от материковых сообществ. В тоже время в общности интразонального комплекса Средней Оби, западная часть имеет отличия от восточной.

# ГЛАВА 5. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЧИСЛЕННО ПРЕОБЛАДАЮЩИХ ВИДОВ

## 5.1. Обыкновенная бурозубка *Sorex araneus* Linnaeus, 1758

### 5.1.1. Биотопическое распределение и обилие

Обыкновенная бурозубка – западнопалеарктический вид (Гуреев, 1971; Юдин, 1989), многочисленный и доминирующий на большей части своего ареала среди землероек (Долгов, 1985; Юдин, 1989; Докучаев, 1990; Панов, 2004; Ивантер, 2008; Дидорчук, 2010). Этот вид широко распространён в пойме Оби (Скалон, 1931; Лаптев, 1958). По сведениям А.С. Николаева (1972), в среднем течении Оби на долю обыкновенной бурозубки приходилось 17,85% от общего числа видов мелких млекопитающих. Для незастроенных участков г. Сургута приводится доля 57% от всех микромамалий и 90 % от населения землероек (Морозкина, Стариков, 2011). В наших сборах её доля составляла 46,7% от общего числа учтённых животных, а среди землероек на неё приходилось почти 75%, что близко к верхней границе, отмечаемой для ненарушенных сообществ Западной Сибири – 48-80% (Юдин, 1962).

Обилие обыкновенной бурозубки в среднем варьировало по годам в 1,8 раза: от 14,5 особей на 100 к/с (2015 г.), до 26,3 особей на 100 к/с (2016 г.). В

2017 г. обилие упало в сравнении с 2016 г. в 1,2 раза – до 21,8 особи на 100 к/с. Во всех обследованных биотопах обыкновенная бурозубка демонстрировала высокое обилие и являлась доминирующим видом (табл. 11).

В наших исследованиях не прослеживалось соотношение колебания численности обыкновенной бурозубки со средней бурозубкой отмечаемое для близкой к исследуемой территории местности С. В. Пучковским (1989), который объяснял это взаимной обусловленностью численности этих экологически близких видов. Очевидно, сказывался фактор стабильно высокой численности обыкновенной бурозубки в исследуемый нами период. И то что в пойменных и граничащих с поймой комплексах речной долины отсутствуют условия для средней бурозубки значительно увеличить численность и войти в группу доминирующих видов (Максимов и др. 1981).

Таблица 11. Обилие (особей на 100 конусо-суток) обыкновенной бурозубки в долинных комплексах слияния рек Оби и Иртыша.

| Биотоп | Год | Обилие (особей на 100 конусо-суток) | |
|---|---|---|---|
| | | август | сентябрь |
| ганареечниково-осоковый пойменный луг | 2015 | * | 2,9 |
| | 2016 | 27,9 | 13,3 |
| | 2017 | 15,0 | 3,1 |
| **в среднем** | | **21,5** | **6,4** |
| малиново-кипрейные заросли | 2015 | * | 8,9 |
| | 2016 | 96,8 | 33,3 |
| | 2017 | 28,9 | 7,7 |
| **В среднем** | | **62,9** | **20,5** |
| пойменный осоково-злаковый березняк | 2015 | * | * |
| | 2016 | 30,0 | 8,7 |
| | 2017 | 48,4 | 6,7 |
| **в среднем** | | **39,2** | **7,7** |
| елово-берёзовый рябиновый мелкотравный лес | 2015 | * | 6,7 |
| | 2016 | 23,3 | 12,0 |
| | 2017 | 54,7 | 20,0 |

| | | | |
|---|---|---|---|
| **в среднем** | | **39,0** | **12,9** |
| осоково-разнотравный залесённый пойменный притеррасный луг | 2015 | 29,0 | 6,8 |
| | 2016 | 28,3 | 6,8 |
| | 2017 | 24,4 | 0,4 |
| **в среднем** | | **27,2** | **4,7** |
| разнотравный закустаренный антропогенный луг | 2015 | * | * |
| | 2016 | 24,2 | 11,7 |
| | 2017 | 30,1 | 11,1 |
| **в среднем** | | **27,2** | **11,4** |

*Отловы не проводились

Обыкновенная бурозубка считается эвритопным видом (Ивантер, 1975; Стариков, 1985; Долгов, 1985); на значительной части ареала для неё характерно обитание в самых разнообразных биотопах (Юдин, 1962; Ивантер, 1981; Шварц и др., 1992; Большаков и др., 1996). Ряд авторов отмечает, что более высоких показателей обилия этот вид достигает в травянистых стациях (Кулик, Никитина, 1960; Пучковский, 1969; Куприянова, 1976, 1990). В условиях таёжных комплексов Западной Сибири травянистые стации имеют преимущественное распространение в поймах рек. Это, наряду с отмечаемой для бурозубки гигрофильностью, обуславливает её высокое обилие и доминантную роль в большинстве стаций в слиянии рек Оби и Иртыша. Немаловажную роль для этого европейского вида, очевидно играет и отепляющее влияние поймы рек в районе исследования. А. А. Максимов с соавторами (1981) относил и обыкновенную бурозубку к аборигенным для пойменных комплексов видам.

Самые высокие показатели обилия в наших исследованиях были в малиново-кипрейных зарослях (до 96,8 особей на 100 к/с) и елово-берёзовом рябиновом мелкотравном лесу (до 54,7 особей на 100 к/с), то есть в биотопах, не подвергавшихся полному или частичному затоплению, служивших стациями переживания и центрами расселения мелких млекопитающих по прилегающей пойме. В остальных биотопах максимальные значения относительного обилия уменьшались примерно в 3,5 раза (канареечниково-

осоковый пойменный луг, который испытывал на себе наиболее продолжительные затопления).

Согласно индексу верности биотопу (табл. 12), наиболее предпочитаемыми обыкновенной бурозубкой были малиново-кипрейные заросли и елово-берёзовый рябиновый мелкотравный лес. Приуроченность обыкновенной бурозубки к малиново-кипрейным зарослям можно объяснить тем, что они обладают хорошими защитными и кормовыми условиями, а также стабильным водным режимом. Например, для равнинной части Печоро-Илычского заповедника самое большое положительное значение коэффициента верности биотопу характерно для ельников травянистых и зеленомошных приуроченных к долинам рек (Бобрецов, 2016).

Таблица 12. Данные по обилию и индекс верности биотопу у обыкновенной бурозубки в 2015–2017 гг. в пойменных и припойменных биотопах слияния рек Оби и Иртыша.

| № п/п | Биотоп | Число ловушко-суток | Обилие (особей на 100 конусо-суток) | Доля вида в уловах, % | Индекс верности биотопу |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | канареечниково-осоковый пойменный луг | 584 | 11,1 | 27,6 | -0,85 |
| 2 | малиново-кипрейные заросли | 655 | 43,5 | 43,8 | 1,70 |
| 3 | пойменный осоково-злаковый березняк | 880 | 10,6 | 55,6 | -0,89 |
| 4 | елово-берёзовый рябиновый мелкотравный лес | 1094 | 30,0 | 52,1 | 0,64 |
| 5 | осоково-разнотравный залесённый пойменный притеррасный луг | 4762 | 18,0 | 46,2 | -0,31 |
| 6 | разнотравный закустаренный антропогенный луг | 1085 | 18,4 | 55,5 | -0,28 |

### 5.1.2. Демографическая структура популяции

В соотношении полов за весь исследуемый период наблюдалось доминирование самцов среди взрослых животных (имеются статистически значимые различия по каждому году) (табл. 13). Среди прибылых зверьков таких различий не наблюдалось. Схожие результаты по правобережью Оби между устьями рек Иртыш и Назым были получены С.В. Пучковским (1989) (табл. 14).

Таблица 13. Соотношение половозрастных групп обыкновенной бурозубки в слиянии рек Оби и Иртыша (2015–2017 гг.).

| Год | Возрастная группа | ♀♀ | | ♂♂ | | ♀:♂ | $\chi^2$ при df=1, α=0,05* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | n | % | n | % | | |
| 2015 | sad | 87 | 49,4 | 89 | 50,6 | 1:1,02 | 0,02 |
| | ad | 18 | 31,0 | 40 | 69,0 | **1:2,2** | 8,4 |
| 2016 | sad | 276 | 52,1 | 254 | 47,9 | 1,08:1 | 1 |
| | ad | 58 | 38,4 | 93 | 61,6 | **0,6:1** | 8,1 |
| 2017 | sad | 186 | 49,5 | 190 | 50,5 | 1:1 | 0,04 |
| | ad | 37 | 28,2 | 94 | 71,8 | **0,4:1** | 24,8 |

Примечание: * **жирным шрифтом** выделены статистически значимые различия

Таблица 14. Соотношение полов обыкновенной бурозубки в слиянии рек Оби и Иртыша в 1975-1976 гг. (по данным С.В. Пучковского, 1989).

| Год | Возрастная группа | ♀♀ | | ♂♂ | | ♀:♂ | $\chi^2$ при df=1, α=0,05* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | n | % | n | % | | |
| 1975 | sad | 235 | 50,3 | 232 | 49,7 | 1,01:1 | 0,01 |
| | ad | 14 | 24,6 | 43 | 75,4 | **1:3,1** | 14,8 |
| 1976 | sad | 646 | 50,4 | 635 | 49,6 | 1,02:1 | 0,1 |
| | ad | 229 | 65,2 | 122 | 34,8 | **1,9:1** | 32,6 |
| 1977 | sad | 40 | 42,1 | 55 | 57,9 | 1:1,4 | 2,4 |
| | ad | 6 | 30 | 14 | 70 | 1:2,3 | 3,2 |

Для обыкновенной бурозубки многими авторами отмечено преобладание самцов среди перезимовавших особей (Снигиревская, 1947; Дунаева, 1955; Шварц, 1955; Ивантер и др., 1974; Большаков, Кубанцев, 1984; Лукьянова, 1990; Дидорчук, 2010). Сходные данные приводились и по нашему региону (Слуту, 2009; Петухов, 2020).

Возрастной состав популяции в течение бесснежного периода характеризовался преобладанием в начале сезона перезимовавших особей (100%). Начиная с июня, наблюдался рост числа молодых особей, в июле-августе молодые особи составляли абсолютное большинство (80–90%). В сентябре, на протяжении трёх лет учётов отмечался незначительный рост доли взрослых особей (рис. 11), Очевидно, связанный с активизацией самок, в основном закончивших размножение. Доля (в среднем за три года) взрослых самок в августе и сентябре была 48 % и 53 % соответственно.

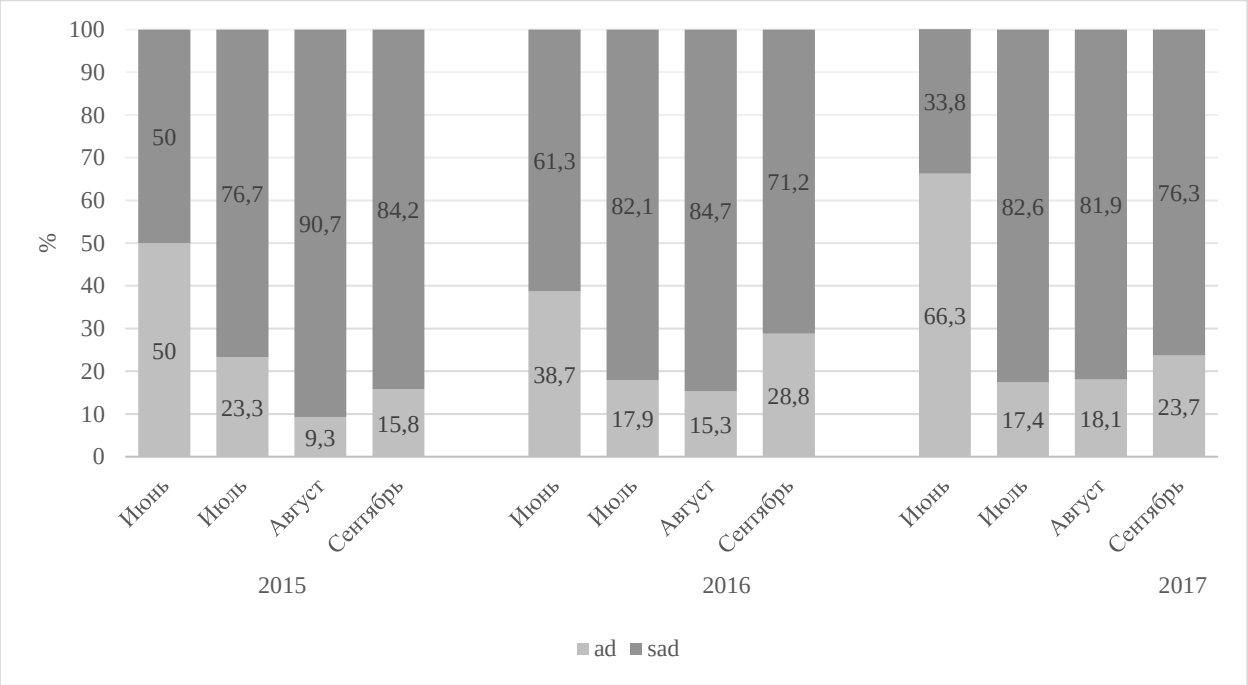


Рис 11. Соотношение возрастных групп обыкновенной бурозубки за 2015–2017 гг.

### 5.1.3. Размножение

За счёт быстрого рассасывания плацентарных пятен у землероек (Докучаев, 1992 и др.) показатели участия обыкновенных бурозубок в размножении в определённой степени занижены. Так, за период проведения наших исследований в целом за три года участие в размножении отмечено лишь у 37,7% (n=106) взрослых самок обыкновенной бурозубки, для прибылых особей этот показатель ещё меньше – 0,4% (n=493). Отдельно по каждому году картина выглядела следующим образом: в 2015 г. в размножении принимало участие 39,9% взрослых самок, в 2017 г. – 54,5%, а в 2016 г. этот показатель был минимальным и составлял 27,3%. Среди прибылых самок обыкновенной бурозубки за всё время было зарегистрировано всего две размножающиеся особи. Для сравнения приведём более южные точки в Западной Сибири (Барабинская низменность) – там молодые самки составляли около 7,8% от общего числа зверьков, участвующих в размножении (Глотов и др., 1978). Примерно на одной широте с Ханты-Мансийском, в условиях г. Сургута, в исследовании, проведённом

также в 2015–2017 гг., доля размножающихся прибылых самок была несколько выше – 1,6% (Петухов, 2020). На небольшой процент (2,2%), дающих приплод в первый год рождения самок обыкновенной бурозубки указывал И. М. Слуту (2009) для возвышенности Сибирские Увалы. В то же время в более северных широтах (Заполярье) участие в размножении самок-сеголеток может достигать одной трети (Шварц, 1962).

Сроки начала размножения по нашим данным начинались примерно в начале – середине первой декады мая, если за продолжительность беременности брать срок 16–20 дней (Попов, 1960) – первая находка беременной самки отмечена 26 мая 2015 г. Заканчивался репродуктивный период в начале третьей декады сентября (21.09.2017 г.). Таким образом, размножение обыкновенной бурозубки в слиянии рек Обь и Иртыш продолжалось около 4 месяцев.

В среднем за три года размер выводка составил 5,9±0,21 эмбрионов на одну взрослую самку. По годам этот показатель варьировал в пределах 5,6–6,0 эмбрионов на самку, причём наблюдалось увеличение плодовитости от 2015 до 2017 гг., однако статистически значимых отличий не обнаружено (2015 г. с 2016 г., U=47; 2016 г. с 2017 г., U=127,5; 2015 г. с 2017 г., U=52,5 при $p > 0,05$). Приведённые значения несколько ниже таковых из других частей ареала (табл. 15).

Таблица 15. Плодовитость самок обыкновенной бурозубки в разных частях ареала.

| Регион | n | Среднее число эмбрионов (M±m) | Авторы |
|---|---|---|---|
| Карелия | 114 | 6,38±0,15 | Ивантер, 1975 |
| Возвышенность Сибирские Увалы (заказник «Сорумский») | 12 | 6,50±0,48 | Слуту, 2009 |
| Сосьвинское Приобье | - | 6,30 | Буйдалина, 1992 |
| г. Сургут и окрестности | 25 | 6,4±0,33 | Стариков и др., 2021 |

| | | | |
|---|---|---|---|
| Слияние рр. Обь и Иртыш (природный парк Самаровский чугас») | 18 | 6,2±0,30 | Стариков и др., 2017 |
| Слияние рр. Обь и Иртыш | 40 | 5,9±0,21 | Наши данные |
| Печоро-Илычский заповедник | 248 | 7,0±0,10 | Бобрецов, 2016 |
| Барабинская низменность | 117 | 6,43±0,15 | Глотов и др., 1978 |

Возможной причиной сниженной плодовитости являются стрессовые факторы как, например, паводок, антропогенное воздействие и т.п. Важным критерием, оценивающим насколько благополучно протекает процесс беременности, является флуктуирующая асимметрия распределения эмбрионов по рогам матки (Шадрина, Вольперт, 2004). Проведённый анализ по этому показателю показал, что флуктуирующая асимметрия (FA=0,03) находилась на довольно низком уровне, что свидетельствовало о нормальном протекании беременности. Резорбции эмбрионов также не отмечалось.

О репродуктивном статусе самцов можно судить по косвенным признакам (размеры семенников). Так, только в единичном случае зарегистрирован самец-сеголеток, имевший размеры семенников 7×5 мм, что может являться указанием на возможность его участия в размножении. Размеры семенников взрослых особей варьировали от 5×3 до 9×6 мм. Ряд исследователей указывает на участие в размножении только перезимовавших самцов (Dehnel, 1952; Шварц, 1955)

## 5.2. Средняя бурозубка *Sorex caecutiens* Laxmann, 1785

### 5.2.1. Биотопическое распределение и обилие

Средняя бурозубка – вид с транспалеарктическим ареалом (Бобринский и др. 1965; Юдин, 1971; Гуреев, 1979; Долгов, 1985). А.С. Николаев (1972) указывал на её присутствие в пойме Оби в нижнем и среднем течении. В

литературных источниках отмечается эвритопность и гигрофильность этого вида (Пучковский 1969, 1973, 1975; Вольперт, Шадрина, 2002)

На протяжении всего периода исследований средняя бурозубка входила в состав фоновых видов. В разные годы её среднее обилие изменялось в 4,1 раза (до 4,5 особей на 100 к/с в 2016 г.). Самые высокие показатели обилия, как и в случае с обыкновенной бурозубкой, зарегистрированы в малиново-кипрейных зарослях (до 14,8 особей на 100 к/с) (табл. 16), в некоторых случаях обилие средней бурозубки падало до нуля. Данные по обилию для лесной зоны Западной Сибири следующие: заповедник «Малая Сосьва» 15,1 особей. на 100 к/с (Буйдалина 1992), природный парк «Сибирские Увалы» 3,9 особей на 100 к/с (Стариков и др. 2017а), Сургутский заказник (в среднем за три года) – 1,3 особи на 100 к/с (Стариков и др., 2021).

Таблица 16. Обилие (особей на 100 конусо-суток) средней бурозубки в долинных комплексах слияния рек Оби и Иртыша.

| Биотоп | Год | Обилие (особей на 100 конусо-суток) | |
|---|---|---|---|
| | | август | сентябрь |
| канареечниково-осоковый пойменный луг | 2015 | * | 0 |
| | 2016 | 7,0 | 8,7 |
| | 2017 | 1,0 | 0 |
| в среднем | | **4,0** | **2,9** |
| малиново-кипрейные заросли | 2015 | * | 4,4 |
| | 2016 | 14,8 | 14,7 |
| | 2017 | 0,8 | 1,5 |
| в среднем | | **7,8** | **6,9** |
| пойменный осоково-злаковый березняк | 2015 | * | * |
| | 2016 | 0 | 1,3 |
| | 2017 | 0 | 4,0 |
| в среднем | | **0** | **2,7** |
| елово-берёзовый рябиновый мелкотравный лес | 2015 | * | 0 |
| | 2016 | 0 | 2,0 |
| | 2017 | 4,2 | 6,7 |
| в среднем | | **2,1** | **2,9** |
| | 2015 | 0,4 | 0 |

| | | | |
|---|---|---|---|
| осоково-разнотравный залесённый пойменный притеррасный луг | 2016 | 3,9 | 1,6 |
| | 2017 | 0,4 | 0 |
| в среднем | | **1,6** | **0,5** |
| разнотравный закустаренный антропогенный луг | 2015 | * | * |
| | 2016 | 1,6 | 0 |
| | 2017 | 2,2 | 0 |
| в среднем | | **1,9** | **0** |

*Отловы не проводились

Средняя бурозубка тяготеет к лесным, а также увлажнённым и заболоченным местообитаниям (Юдин, 1971). В нашем случае высокое значение индекса верности биотопу было характерно для малиново-кипрейных зарослей (Х=1,96), в остальных случаях этот индекс имел либо слишком низкие значения, либо приуроченность этого вида носила отрицательный характер (табл. 17). В материалах по долине реки Лена (окрестности г. Якутск), Я. Л. Вольперт и Е. Г.Шадрина (2002) отмечали в пойменных биотопах (закустаренный луг) обилие средней бурозубки на уровне менее 2 особей на 100 к/с, а на второй надпойменной террасе в зависимости от биотопа её обилие достигало почти 8 особей на 100 к/с. Отрицательные показатели индекса верности биотопу (ИВБ) в типично таёжном биотопе, елово-березовом мелкотравном лесу, и в других биотопах, имеющих древесный ярус (частично или полностью сомкнутый) могут быть связанны с конкурентным давлением со стороны обыкновенной бурозубки, имеющей в этих биотопах долю в сообществе от 46 % до более 55 %, и выступающей в роли супердоминанта.

Таблица 17. Данные по обилию и индекс верности биотопу у средней бурозубки в 2015–2017 гг. в пойменных и припойменных биотопах слияния рек Оби и Иртыша.

| № п/п | Биотоп | Число ловушко-суток | Обилие (особей на 100 конусо-суток) | Доля вида в уловах, % | Индекс верности биотопу |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | канареечниково-осоковый пойменный луг | 584 | 2,8 | 8,2 | 0,14 |
| 2 | малиново-кипрейные заросли | 655 | 7,9 | 8,2 | 1,96 |
| 3 | пойменный осоково-злаковый березняк | 880 | 0,5 | 2,7 | -0,68 |
| 4 | елово-берёзовый рябиновый мелкотравный лес | 1094 | 1,7 | 3,3 | -0,25 |
| 5 | осоково-разнотравный залесённый пойменный притеррасный луг | 4763 | 0,9 | 2,8 | -0,52 |
| 6 | разнотравный закустаренный антропогенный луг | 1085 | 0,7 | 1,8 | 0,6 |

### 5.2.2. Демографическая структура популяции

Анализ половозрастной структуры можно провести только по двум годам, так как в 2015 г. обилие средней бурозубки было незначительным. За эти два года только в 2016 г. наблюдались статистически значимые различия в соотношении полов взрослых зверьков (табл. 18).

Таблица 18. Соотношение половозрастных групп средней бурозубки в слиянии рек Оби и Иртыша (2016–2017 гг.).

| Год | Возрастная группа | ♀♀ | | ♂♂ | | ♀:♂ | $\chi^2$ при df=1, α=0,05* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | n | % | n | % | | |
| 2016 | sad | 29 | 46,0 | 34 | 54,0 | 0,9:1 | 0,4 |
| | ad | 21 | 72,4 | 8 | 27,6 | **2,6:1** | 5,8 |
| 2017 | sad | 6 | 46,2 | 7 | 53,8 | 0,9:1 | 0,08 |
| | ad | 9 | 75,0 | 3 | 25,0 | 3:1 | 3,0 |

Примечание: * **жирным шрифтом** выделены статистически значимые различия

Интересная картина по соотношению возрастных групп складывалась в 2016 г. (рис. 12). Если в июне доля прибылых зверьков была 71%, то в июле и сентябре на их долю приходилось без малого 100%. В августе наблюдалось некоторое увеличение доли взрослых особей (до 24%). Из отловленных взрослых особей (n=11) девять было самками (более 80 %), очевидно, нами была зафиксирована активизация взрослых самок, окончивших размножение.

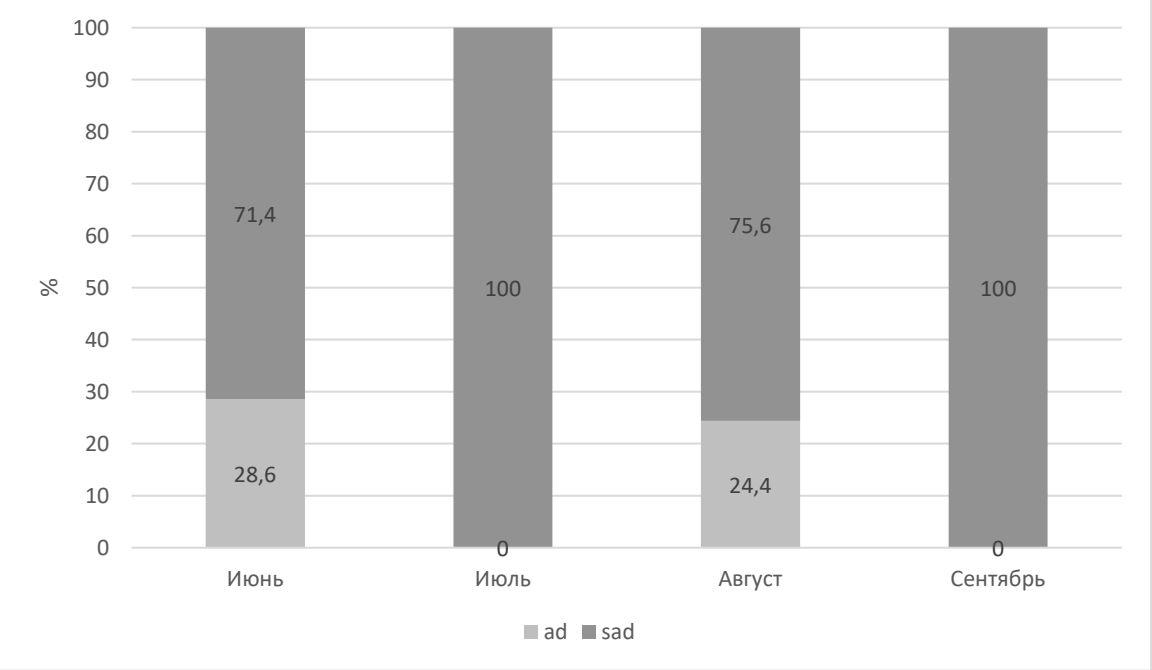


Рис 12. Соотношение возрастных групп средней бурозубки за 2016 г.

### 5.2.3. Размножение

Данные по размножению средней бурозубки удалось получить довольно ограниченные. Так, из 34 взрослых самок в размножении участвовали только 4 особи (11,8%), прибылые самки не размножались вовсе. Средняя плодовитость имела довольно низкий показатель – 4,8±0,95 эмбрионов на одну беременную самку. Резорбирующиеся эмбрионы не обнаружены.

Среди самцов участие в размножении могли принимать только взрослые особи с размером семенников 7×4 и 8×4 мм – 15,4% (n=13).

Таблица 19. Плодовитость самок средней бурозубки в разных частях ареала.

| Регион | n | Среднее число эмбрионов (M±m) | Авторы |
|---|---|---|---|
| Карелия | 10 | 7,5 | Ивантер, 1975 |
| Природный парк «Сибирские Увалы» | 4 | 6,5±0,96 | Слуту, 2009 |
| Слияние рр. Обь и Иртыш (природный парк «Самаровский чугас») | 7 | 6,3±0,40 | Стариков и др., 2017 |
| Слияние рр. Обь и Иртыш | 4 | 4,8±0,95 | Наши данные |
| Предгорья Северного Урала (Печора) | | 6,4 ± 0,3 | Бобрецов, 2016 |
| Долина Средней Лены | 13 | 8,5 ± 0,4 | Вольперт, Шадрина, 2002 |

## 5.3. Малая бурозубка *Sorex minutus* Linnaeus, 1766

### 3.1. Биотопическое распределение и обилие

Малая бурозубка – типичный западный палеаркт (Гуреев, 1979; Юдин, 1989). Малая бурозубка – фоновый вид поймы, ей свойственны гигрофильность, наличие определённых адаптаций (умение переживать затопление на деревьях, кустарниках и плавающем мусоре) и высокий

репродуктивный потенциал (Максимов, 1974; Максимов и др., 1981). Всё это указывает, что пойма может являться благоприятным местообитанием для этого вида.

Обилие малой бурозубки варьировало от 0,2 до 16,7 особей на 100 к/с (табл. 20). Она отмечена во всех обследованных биотопах, но больше всего её было в осоково-злаковом пойменном березняке (16,7 особей на 100 к/с, август 2016 г.). В учётах, проведенных С.В. Пучковским (1989) в августе 1975 г. (точка сбора правобережье Оби между устьем рек Иртыш и Назым) максимальное обилие малой бурозубки достигало 13,8 особей на 100 к/с.

Таблица 20. Обилие (особей на 100 конусо-суток) малой бурозубки в пойменных комплексах слияния рек Оби и Иртыша.

| Биотоп | Год | Обилие (особей на 100 конусо-суток) | |
|---|---|---|---|
| | | август | сентябрь |
| канареечниково-осоковый пойменный луг | 2015 | * | 4,3 |
| | 2016 | 14,0 | 4,0 |
| | 2017 | 7,0 | 6,2 |
| в среднем | | **10,5** | **4,8** |
| малиново-кипрейные заросли | 2015 | * | 5,2 |
| | 2016 | 9,0 | 4,0 |
| | 2017 | 0,2 | 3,1 |
| в среднем | | **4,6** | **4,1** |
| пойменный осоково-злаковый березняк | 2015 | * | * |
| | 2016 | 16,7 | 6,7 |
| | 2017 | 6,3 | 9,3 |
| в среднем | | **11,5** | **8,0** |
| елово-берёзовый рябиновый мелкотравный лес | 2015 | * | * |
| | 2016 | 6,7 | 2,7 |
| | 2017 | 12,6 | 10,7 |
| в среднем | | **9,7** | **13,4** |
| осоково-разнотравный залесённый пойменный притеррасный луг | 2015 | 6,2 | 2,8 |
| | 2016 | 5,8 | 4,4 |
| | 2017 | 1,9 | 0 |

| | | | |
|---|---|---|---|
| в среднем | | **4,6** | **2,4** |
| разнотравный закустаренный антропогенный луг | 2015 | * | * |
| | 2016 | 1,6 | 0,6 |
| | 2017 | 1,6 | 1,1 |
| в среднем | | **1,6** | **0,9** |

*Отловы не проводились

В отличие от двух вышерассмотренных видов бурозубок, для которых оптимальными биотопами были малиново-кипрейные заросли и, отчасти, канареечниково-осоковый пойменный луг, для малой бурозубки, индекс верности биотопу имел максимальные значения для елово-берёзового рябинового мелкотравного леса (X=1,15), а наименее предпочитаемым был разнотравный закустаренный антропогенный луг (X=-1,45) (табл. 21).

Таблица 21. Данные по обилию и индекс верности биотопу у малой бурозубки в 2015–2017 гг. в пойменных и припойменных биотопах слияния рек Оби и Иртыша.

| № п/п | Биотоп | Число ловушко-суток | Обилие (особей на 100 конусо-суток) | Доля вида в уловах, % | Индекс верности биотопу |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | канареечниково-осоковый пойменный луг | 584 | 6,5 | 14,7 | 0,98 |
| 2 | малиново-кипрейные заросли | 655 | 5,4 | 5,1 | 0,43 |
| 3 | пойменный осоково-злаковый березняк | 880 | 3,1 | 17,2 | -0,55 |
| 4 | елово-берёзовый рябиновый мелкотравный лес | 1094 | 7,1 | 12,6 | 1,15 |
| 5 | осоково-разнотравный залесённый пойменный притеррасный луг | 4763 | 3,2 | 7,9 | -0,51 |
| 6 | разнотравный закустаренный антропогенный луг | 1085 | 1,0 | 2,7 | -1,45 |

### 5.3.2. Демографическая структура популяции

В популяции малой бурозубки за период исследований соотношение полов как среди взрослых, так и среди прибылых, было смещено в сторону самцов, но статистически значимые результаты отмечены только для 2016 г. среди прибылых особей (табл. 22). В 2015 г. соотношение самцов и самок среди прибылых было близко 1:1.

Таблица 22. Соотношение половозрастных групп малой бурозубки в пойменных и припойменных биотопах слияния рек Оби и Иртыша (2015–2017 гг.).

| Год | Возрастная группа | ♀♀ | | ♂♂ | | ♀:♂ | $\chi^2$ при df=1, α=0,05* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | n | % | n | % | | |
| 2015 | sad | 25 | 51 | 24 | 49 | 1,04:1 | 0,02 |
| | ad | 2 | 22,2 | 7 | 77,8 | 1:3,5 | 2,8 |
| 2016 | sad | 37 | 39,0 | 58 | 61,0 | **1:1,6** | 4,6 |
| | ad | 8 | 42,1 | 11 | 57,9 | 1:1,4 | 0,4 |
| 2017 | sad | 23 | 39,7 | 35 | 60,3 | 1:1,5 | 2,4 |
| | ad | 7 | 41,2 | 10 | 58,8 | 1:1,4 | 0,6 |

Примечание: * **жирным шрифтом** выделены статистически значимые различия

Аналогичные данные представлены в таблице 23, составленной по материалам С.В. Пучковского (1989), где также отмечалось преобладание самцов.

Таблица 23. Соотношение полов малой бурозубки в слиянии рек Оби и Иртыша в 1975-1976 гг. (по данным С.В. Пучковского, 1989).

| Год | Возрастная группа | ♀♀ | | ♂♂ | | ♀:♂ | $\chi^2$ при df=1, α=0,05* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | n | % | n | % | | |
| 1974 | sad | 15 | 28,3 | 38 | 71,7 | **1:2,5** | 9,8 |
| | ad | 1 | 5,9 | 16 | 94,1 | 1:16 | 13,2 |
| 1975 | sad | 23 | 39,7 | 35 | 60,3 | 1:1,4 | 2,4 |
| | ad | 4 | 44,4 | 5 | 55,6 | 1:1,25 | 0,12 |
| 1976 | sad | 25 | 53,2 | 22 | 46,8 | 0,9:1 | 0,2 |
| | ad | - | 0 | 1 | 100 | - | - |

Примечание: * **жирным шрифтом** выделены статистически значимые различия

Соотношение возрастных групп по годам достаточно сильно варьировало (рис.13): в 2015 г. в июне основу популяции составили взрослые особи, соотношение 2:1, в 2016 г., в июне, значительно преобладали прибылые, соотношение примерно 3:1, а в 2017 г., в июне, отлавливались только зимовавшие особи. Не смотря на такое разнообразие в июне и в июле по всем годам соотношение более однообразное, преобладали сеголетки, их доля варьировала от 76,5 % до 83,3 %. В сентябре доля зимовавших составляла в среднем за три года чуть более 10 %.

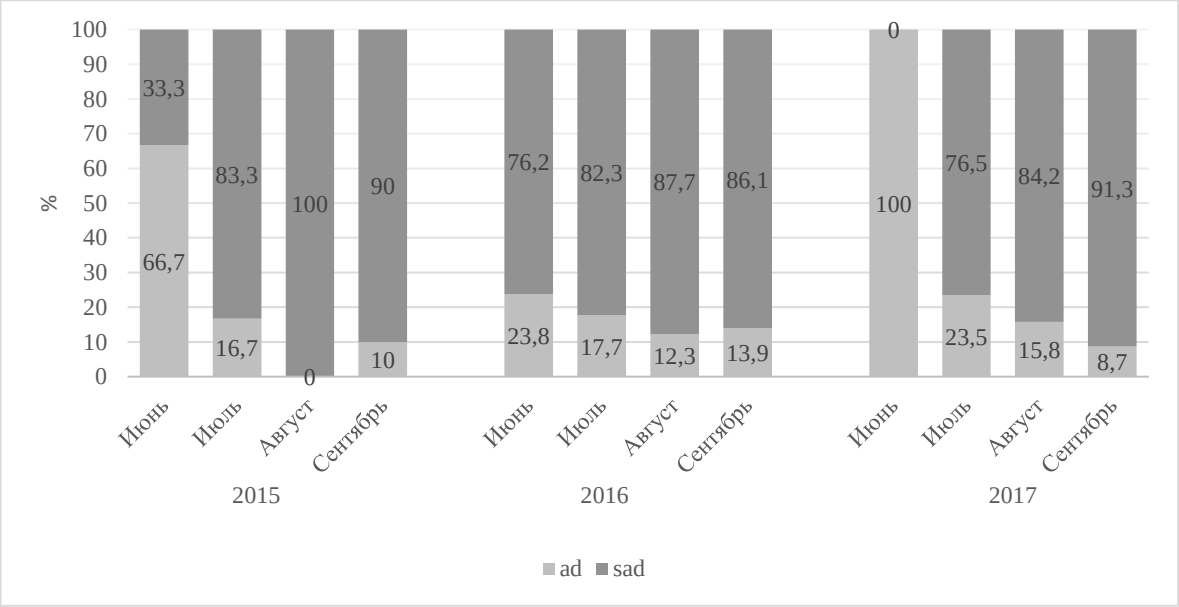


Рис 13. Соотношение возрастных групп малой бурозубки за 2015–2017 гг.

### 5.3.3. Размножение

Число участвовавших в размножении взрослых самок малой бурозубки относительно других рассмотренных видов сравнительно велико – 52,9% (n=17). Прибылые самки были исключены из репродуктивного процесса. Средняя плодовитость взрослых особей составляла 6,3±0,44 эмбрионов на одну беременную самку.

Таблица 24. Плодовитость самок малой бурозубки в разных частях ареала.

| Регион | n | Среднее число эмбрионов (M±m) | Авторы |
|---|---|---|---|
| Карелия | - | 5,8±0,5 | Ивантер, 1975 |
| Слияние рр. Обь и Иртыш | 17 | 6,3±0,44 | Наши данные |
| Предгорья Северного Урала (Печора) | - | 6,0 ± 0,6 | Бобрецов, 2016 |

## 5.4. Красная полёвка *Myodes rutilus* Pallas, 1779

### 5.4.1. Биотопическое распределение и обилие

Красная полёвка – восточный палеаркт, вид многочисленный и широко распространённый на территории округа (Лаптев, 1958; Вартапетов, 1982; Стариков, 1985). По всему ареалу красная полёвка предпочитает лесные местообитания, но встречается и в открытых ландшафтах. В некоторых регионах она также выступает в роли синантропа (Кучерук, 1988; Кислый и др. 2019;) Красная полёвка представлена по всему Приобью. А. А. Максимов с соавт. (1981) относят её к фоновым видам поймы. Поскольку красная полёвка является представителем экологической группы лесных полёвок, она хорошо лазает и способна переживать половодье на деревьях и кустарниках (Адольф, 1951).

На исследуемой территории красная полёвка достаточно многочисленна в примыкающих к пойме биотопах (Стариков и др., 2017а) и имеет достаточный популяционный резерв для заселения поймы после её освобождения от воды. На изучаемом участке долины Оби и Иртыша доля красной полёвки в сообществе мелких млекопитающих составляла 9,2%, уступая только обыкновенной бурозубке и полёвке-экономке. Среди мышевидных грызунов красная полёвка была второй по численности после полёвки-экономки. В исследованиях с территории максимально близкой к нашей (Галимов и Ермаков 1980; Стариков и др. 2017), соотношение доминирующих видов было другим, на первом месте была красная полёвка, экономка занимала второе место. В пойме Средней Оби (Молчановский район Томской области), красная полёвка по многолетним наблюдениям относилась к второстепенным видам со средней долей 3,5 % (Максимов и др., 1981). В данном случае заметно меньшая доля красной полёвки, чем в наших исследованиях может быть связана с большим периодом сбора материала, включающим как годы с высоким уровнем половодья, так и с низким, и большим охватам биотопов центральной поймы и прирусловых валов.

Обилие красной полёвки в среднем составляло 3,4 особей на 100 конусо-суток. Данные по относительному обилию и биотопическому распределению представлены в таблице 25. Самые высокие показатели относительного обилия красной полёвки были зарегистрированы для малиново-кипрейных зарослей (до 14,2 особей на 100 к/с) и осоково-разнотравного залесённого пойменного притеррасного луга (до 18,4 особей на 100 к/с).

Таблица 25. Обилие (особей на 100 конусо-суток) красной полёвки в долинных комплексах слияния рек Оби и Иртыша

| Биотоп | Год | Обилие (особей на 100 конусо-суток) | |
|---|---|---|---|
| | | август | сентябрь |
| канареечниково-осоковый пойменный луг | 2015 | * | 1,0 |
| | 2016 | 0,8 | 2,7 |
| | 2017 | 1,0 | 0 |
| В среднем | | **0,9** | **1,2** |
| малиново-кипрейные заросли | 2015 | * | 13,0 |
| | 2016 | 14,2 | 4,7 |
| | 2017 | 0 | 0 |
| В среднем | | **7,1** | **5,9** |
| пойменный осоково-злаковый березняк | 2015 | * | * |
| | 2016 | 6,7 | 4,7 |
| | 2017 | 2,1 | 2,7 |
| В среднем | | **4,4** | **3,7** |
| елово-берёзовый рябиновый мелкотравный лес | 2015 | * | 1,3 |
| | 2016 | 3,3 | 2,7 |
| | 2017 | 2,1 | 8,0 |
| В среднем | | **2,7** | **4,0** |
| осоково-разнотравный залесённый пойменный притеррасный луг | 2015 | 7,0 | 13,1 |
| | 2016 | 10,8 | 18,4 |
| | 2017 | 2,7 | 3,2 |
| В среднем | | **6,8** | **11,6** |
| разнотравный закустаренный антропогенный луг | 2015 | * | * |
| | 2016 | 2,7 | 1,7 |
| | 2017 | 0 | 0 |
| В среднем | | **1,4** | **0,9** |

*Отловы не проводились

Красная полёвка в слиянии рек Оби и Иртыша в большей степени предпочитала малиново-кипрейные заросли (X=1,6) и осоково-разнотравный залесённый пойменный притеррасный луг (X=0,8), по другим биотопам отмечена отрицательная корреляция (табл. 26).

Таблица 26. Данные по обилию и индекс верности биотопу у красной полёвки в 2015–2017 гг. в пойменных и припойменных биотопах слияния рек Оби и Иртыша

| № п/п | Биотоп | Число ловушко-суток | Обилие (особей на 100 конусо-суток) | Доля вида в уловах, % | Индекс верности биотопу |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | канареечниково-осоковый пойменный луг | 584 | 1,1 | 2,5 | -0,76 |
| 2 | малиново-кипрейные заросли | 655 | 7,3 | 6,4 | 1,6 |
| 3 | пойменный осоково-злаковый березняк | 880 | 1,1 | 6,3 | -0,76 |
| 4 | елово-берёзовый рябиновый мелкотравный лес | 1094 | 3,0 | 5,3 | -0,04 |
| 5 | осоково-разнотравный залесённый пойменный притеррасный луг | 4763 | 5,2 | 17,9 | 0,8 |
| 6 | разнотравный закустаренный антропогенный луг | 1085 | 0,9 | 3,6 | -0,83 |

### 5.4.2. Демографическая структура популяции

На исследуемой территории в 2015–2017 гг. в популяции красной полёвки преобладали самцы (табл. 27). Сходная ситуация отмечена для территории природного парка «Самаровский чугас» (Ханты-Мансийский район) (Стариков и др., 2014), сургутской популяции (Стариков и др., 2021) и для других частей её ареала (Бобрецов, 2016; Вольперт, Шадрина, 2002; и др.). Статистически значимые различия в смещении полов отмечены только для прибылых особей.

Таблица 27. Соотношение половозрастных групп красной полёвки в слиянии рек Оби и Иртыша (2015–2017 гг.).

| Год | Возрастная группа | ♀♀ | | ♂♂ | | ♀:♂ | $\chi^2$ при df=1, α=0,05* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | n | % | n | % | | |
| 2015 | sad | 34 | 45,3 | 41 | 54,7 | 1:1,2 | 0,6 |
| | ad | 0 | - | 2 | 100 | - | - |
| 2016 | sad | 54 | 33,3 | 108 | 66,7 | **1:2** | 18 |
| | ad | 7 | 53,9 | 6 | 46,1 | 1,2:1 | 0,08 |
| 2017 | sad | 7 | 26,9 | 19 | 73,1 | **1:2,7** | 5,6 |
| | ad | 1 | 16,7 | 5 | 83,3 | **1:5** | 5,4 |

Примечание: * **жирным шрифтом** выделены статистически значимые различия

На рисунке 14. представлена динамика изменения соотношения возрастных групп у красной полёвки за 2016 г. От июня к августу-сентябрю наблюдалось снижение доли взрослых особей приблизительно в 9–17 раз.

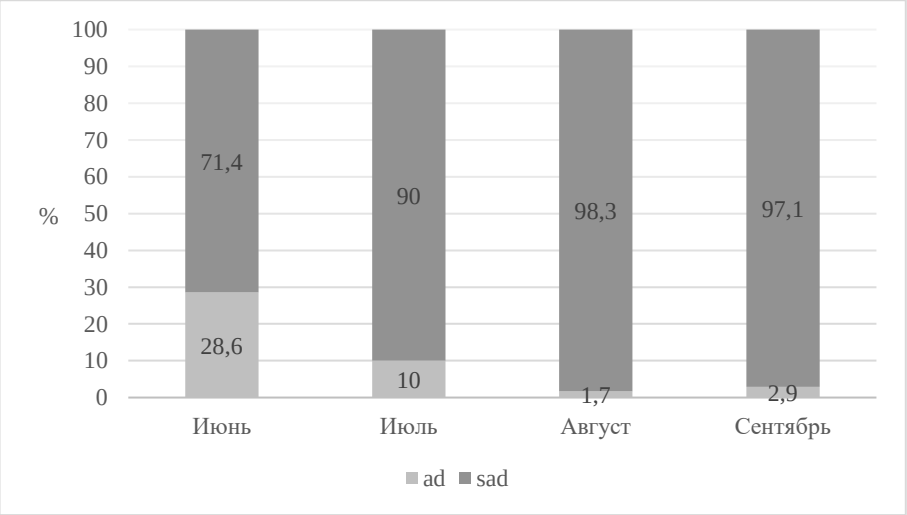


Рис 14. Соотношение возрастных групп красной полёвки в 2016 г.

### 5.4.3. Размножение

В размножении приняло участие 11,1% самок-сеголеток и, 87,5% перезимовавших самок (общий объём выборки составил 107 особей красных полёвок). Плодовитость взрослых особей составляла 6,38±0,46 эмбрионов на одну самку, прибылых 5,46±0,27 (U=28,5 p=0,09, различия статистически значимые). Показатель плодовитости вписывался в общий тренд, характерный для территории Среднего Приобья и прилежащих территорий (табл. 28). В размножении могло потенциально участвовать 92% взрослых самцов (n=13) и только 1,9% прибылых (n=159).

Таблица 28. Плодовитость красной полёвки в разных частях ареала.

| Регион | n | Среднее число эмбрионов | Авторы |
|---|---|---|---|
| Полуостров Ямал | - | 9,8 | Шварц, Большаков, 1979 |
| Заказник «Сорумский» | 107 | 6,6±0,2 | Слуту, 2009 |
| г. Сургут и окрестности | 17 | 6,8±0,42 | Петухов, 2020 |
| Окр. д. Юган (средняя тайга Западной Сибири) | 25 | 6,5±0,37 | Морозкина, 2015 |
| Слияние рек Оби и Иртыша | 8 | 6,38±0,46 | Наши данные |

Перечисленные выше особенности позволяют заключить, что данная популяция красной полёвки находится в процессе адаптивных изменений, которые могут быть связаны с катастрофическими процессами, оказываемыми высоким и продолжительным половодьем и антропогенными факторами. В долинных комплексах Якутии (Вольперт, Шадрина, 2002) для красной полёвки также были отмечены высокая доля прибылых особей с низким процентом размножающихся и преобладанием самцов, что указывает на временный характер этих поселений.

## 5.5. Полёвка-экономка *Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776

### 5.5.1. Биотопическое распределение и обилие

Полёвка-экономка – голарктический вид, распространённый в тундровой, лесотундровой, лесной, лесостепной и степной зонах Евразии и Северной Америки. На всём своём обширном ареале полёвка-экономка предпочитает умеренно влажные травяные сообщества, заселяет как открытые стации (поймы рек, луга, травяные болота), так и закрытые (травяные ельники) (Карасёва, 1971; Бобрецов, 2016; Ивантер, 2018; и др.).

На территории Ханты-Мансийского автономного округа – Югры, полёвка-экономка – обычный и широко распространённый вид (Сазонова, 1947; Лаптев, 1958; Пучковский, 1985; Галимов, Ермаков, 1980; Стариков и др., 2005, 2008, 2014, 2016).

Известно, что полёвка-экономка находится в конкурентных отношениях с другим массовым видом – водяной полёвкой. Динамика численности этих двух видов взаимозависима (Самусенко, 1958; Максимов, 1959; Николаев, 1972). В 2013 г. в окрестностях г. Ханты-Мансийска по результатам учётов водяная полёвка входила в состав доминирующих видов практически во всех околоводных биотопах. Полёвка-экономка в 2013 г. в окрестностях г. Ханты-Мансийска относилась к категории редких и очень редких видов. По нашим материалам 2015–2017 гг. полёвка-экономка на исследуемой территории

фоновый, а местами и доминирующий вид (Стариков и др., 2014, 2015, 2016; Бородин и др., 2020). Проведённые исследования по данной территории в 2004–2006 гг. также показали высокое обилие полёвки-экономки на фоне низкого обилия водяной полёвки (Стариков и др., 2005, 2008,) (табл. 29).

Таблица 29. Соотношение обилия полёвок экономки и водяной в пойменных и приуроченных к пойме биотопах в слиянии рек Оби и Иртыша.

| Вид | Год | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 2004* | 2005* | 2006* | 2013 | 2015 | 2016 | 2017 |
| *A. oeconomus* | 7,6 | 2,7 | 6,7 | 0,7 | 7,0 | 7,6 | 6,2 |
| *A. amphibius* | - | 0,7 | - | 3,8 | - | 0,04 | - |

*По литературным данным

Во всех обследованных нами биотопах полёвка-экономка демонстрировала высокое обилие и входила в состав фоновых видов, а в некоторых биотопах, даже являлась доминантным видом (табл. 28). Соотношение этого вида по данным средней многолетней численности с суммарной численностью остальных видов грызунов в наших уловах было близко к соотношению 1:1. В исследованиях А. А. Максимова и др., (1981) в пойме Средней Оби (Молчановский район Томской области) полёвка-экономка обычно в 1,5 раза превышала суммарную численность всех прочих видов мышевидных грызунов. В соответствии с данными таблицы 30 самые высокие показатели обилия в елово-берёзовом рябиновом мелкотравном лесу (до 29,3 особей на 100 к/с) и малиново-кипрейных зарослях (до 25,1 особей на 100 к/с).

Таблица 30. Обилие (особей на 100 конусо-суток) полёвки-экономки в долинных комплексах слияния рек Оби и Иртыша.

| Биотоп | Год | Обилие (особей на 100 конусо-суток) | |
|---|---|---|---|
| | | август | сентябрь |
| канареечниково-осоковый пойменный луг | 2015 | * | 16,0 |
| | 2016 | 9,3 | 19,3 |
| | 2017 | 4,0 | 6,2 |
| В среднем | | **6,7** | **13,8** |
| малиново-кипрейные заросли | 2015 | * | 9,0 |
| | 2016 | 25,1 | 19,3 |
| | 2017 | 5,2 | 10,8 |
| В среднем | | **15,2** | **13,0** |
| пойменный осоково-злаковый березняк | 2015 | * | * |
| | 2016 | 0 | 4,0 |
| | 2017 | 2,1 | 1,3 |
| В среднем | | **1,1** | **2,7** |
| елово-берёзовый рябиновый мелкотравный лес | 2015 | * | 2,7 |
| | 2016 | 13,3 | 14,6 |
| | 2017 | 12,6 | 29,3 |
| В среднем | | **13,0** | **15,5** |
| осоково-разнотравный залесённый пойменный притеррасный луг | 2015 | 8,5 | 0,4 |
| | 2016 | 3,1 | 5,2 |
| | 2017 | 3,1 | 1,6 |
| В среднем | | **4,9** | **2,4** |
| разнотравный закустаренный антропогенный луг | 2015 | * | * |
| | 2016 | 9,1 | 7,2 |
| | 2017 | 10,7 | 3,3 |
| В среднем | | **9,9** | **5,3** |

*Отловы не проводились

Индекс верности биотопу указывал на то, что самым предпочитаемым биотопом были малиново-кипрейные заросли (X=1,7) (табл. 31).

Таблица 31. Данные по обилию и индекс верности биотопу у полёвки-экономки в 2015–2017 гг. в пойменных и припойменных биотопах слияния рек Оби и Иртыша.

| № п/п | Биотоп | Число ловушко-суток | Обилие (особей на 100 конусо-суток) | Доля вида в уловах, % | Индекс верности биотопу |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | канареечниково-осоковый пойменный луг | 584 | 10,3 | 23,3 | -0,10 |
| 2 | малиново-кипрейные заросли | 655 | 19,3 | 17,3 | 1,70 |
| 3 | пойменный осоково-злаковый березняк | 880 | 7,7 | 13,6 | -0,62 |
| 4 | елово-берёзовый рябиновый мелкотравный лес | 1094 | 13,4 | 23,5 | 0,52 |
| 5 | осоково-разнотравный залесённый пойменный притеррасный луг | 4763 | 5,3 | 13,3 | -1,10 |
| 6 | разнотравный закустаренный антропогенный луг | 1085 | 8,7 | 27,6 | -0,42 |

### 5.5.2. Демографическая структура популяции

Учёты полёвки-экономки на протяжении трёхлетнего периода показали, что во все годы незначительно преобладали самцы, как среди прибылых, так и среди взрослых особей (табл. 32). Только в 2015 г. в возрастной группе прибылых соотношение было в пользу самок. Однако стоит отметить, что статистически значимые различия зафиксированы только для взрослых особей в 2017 г.

Таблица 32. Соотношение половозрастных групп полёвки-экономки в слиянии рек Оби и Иртыша (2015–2017 гг.).

| Год | Возрастная группа | ♀♀ | | ♂♂ | | ♀:♂ | $\chi^2$ при df=1, α=0,05* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | n | % | n | % | | |
| 2015 | sad | 44 | 31 | 32 | 22,5 | 1:0,7 | 1,8 |
| | ad | 27 | 19 | 39 | 27,5 | 1:1,4 | 2,2 |
| 2016 | sad | 107 | 38,9 | 127 | 46,2 | 1:1,2 | 1,8 |
| | ad | 19 | 6,9 | 22 | 8 | 1:1,2 | 0,2 |
| 2017 | sad | 58 | 35,6 | 62 | 38 | 1:1,1 | 0,1 |
| | ad | 13 | 8 | 30 | 18,4 | 1:2,3 | **6,8** |

Примечание: * **жирным шрифтом** выделены статистически значимые различия

Возрастной состав популяции полёвки-экономки (рис. 14) характеризовался незначительным преобладанием сеголеток уже в июне, к июлю превышение доли сеголеток было кратно двум (2017 г.), а в 2016 г. более чем в 4 раза. В августе 2016 и 2017 гг. сеголеток в популяции было соответственно более 80 и 90%. В сентябре в эти же годы перезимовавших оставалось от 6 до 12%. Несколько иная ситуация сложилась в 2015 г.: в июле преобладали перезимовавшие особи, что, могло бы быть связано с экстремальными условиями, вызванными высоким и продолжительным половодьем. Ряд исследуемых биотопов подвергался частичному затоплению или был изолирован от «материка».

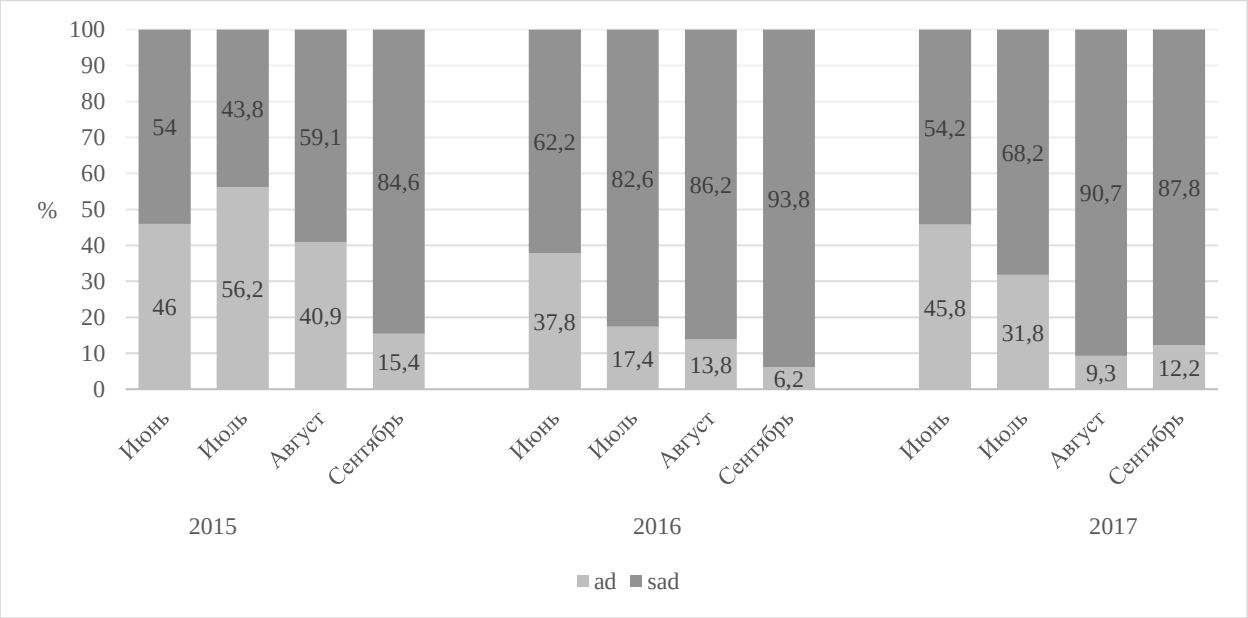


Рис. 14. Соотношение возрастных групп полёвки-экономки в 2015–2017 гг.

### 5.5.3. Размножение

В конце мая в учётах отмечались сеголетки, весом до 30 г, период беременности для экономки 20 дней, время перехода к самостоятельной жизни 18-20 дней (Громов, Поляков, 1977). Это позволяет предполагать, что начало размножения начинается в первой декаде апреля. Самые поздние сроки находок прибылых и взрослых самок с эмбрионами приходились на 13 сентября. Сходные данные приводят по г. Сургуту (Морозкина, Стариков., 2013). Средняя плодовитость прибылых самок составляла 5,6±0,29 эмбрионов на самку, а взрослых – 6,4±0,23. Сравнение полученных показателей с помощью критерия Манна-Уитни (U=688,5 при p=0,05) дало статистически значимые различия. В учётах 2004–2005 гг. на территории природного парка «Самаровский чугас» в среднем на одну самку приходилось 6,3 эмбриона (Стариков и др., 2005). Сходная плодовитость взрослых самок полёвок-экономок отмечалась в других частях ареала. Так Е.В. Карасёва (1971) сравнивала изменение размера выводка полёвки-экономки с юга на север – от 5 в степеной и лесостепной зонах, 5–6 в лесной зоне и 7–8 эмбрионов на самку в Субарктике.

На исследуемой территории полёвка-экономка является фоновым, а в отдельных случаях и доминирующим видом. Она широко представлена в разнообразных пойменных и околопойменных биотопах. Во временной отрезок изучения в возрастной структуре отмечена более высокая скорость обновления популяции, удельный вес перезимовавших зверьков в июле 33%, в исследованиях 2004-2005 в середине лета основу популяции составляли взрослые животные (Стариков и др. 2008). Данный факт может быть связан с влиянием высокого и продолжительного половодья в период 2015-2017 гг. Соотношение полов смещено в сторону самцов, что отмечалось многими авторами для разных точек её ареала. Показатели плодовитости, в размножении участвуют преимущественно перезимовавшие самки.

Полёвка-экономка как вид, адаптированный к обитанию на территориях, периодически подвергающихся затоплению (Туров, 1958) все три года исследования, показывала стабильно высокую численность. Это соответствовало концепции, что вид, находящийся в условиях оптимальных местообитаний менее подвержен влиянию внешних факторов на численность (Chitty, 1952; Кошкина, 1974; Poulet, 1985). Низкие показатели численности по нашим данным полёвка-экономка показала в исследованиях 2013 г. (Стариков и др. 2014), в этот год отмечен пик численности водяной полёвки.

Таблица 33. Плодовитость полёвки-экономки в разных частях ареала.

| Регион | n | Среднее число эмбрионов | Авторы |
|---|---|---|---|
| Таймыр | 67 | 8,9±0,20 | Литвинов 2018 |
| Ямал и Полярный Урал | - | 8,7 | Пястолова, 1971 |
| Центральная Якутия | 24 | 7,79±0,48 | Млекопитающие Якутии, 1971 |
| Нижняя Лена | 17 | 7,4±0,41 | Вольперт, Шадрина, 2002 |
| Карелия | 8 | 6,50±0,50 | Ивантер, 1975 |
| г. Сургут и окрестности | 24 | 7,4±0,42 | Морозкина, Стариков, 2013 |
| Окр. д. Юган (средняя тайга Западной Сибири) | 10 | 6,30±0,56 | Морозкина, Стариков, 2013 |

| | | | |
|---|---|---|---|
| Бараба | 225 | 5,44±0,11 | Глотов и др., 1978 |
| Слияние рек Оби и Иртыша | 87 | 6,1±0,18 | Наши данные |

Подводя итог разговору о популяциях фоновых видов мелких млекопитающих в слиянии рек Оби и Иртыша, отметим главные их особенности. Для четырёх фоновых видов индекс верности биотопу имел наивысшие значения по отношению к малиново-кипрейным зарослям, и только малая бурозубка в большей мере тяготела к елово-берёзовому рябиновому мелкотравному лесу.

В структуре популяции для всех фоновых видов отмечено смещение в соотношении полов в сторону преобладания самцов, в большинстве случаев достоверно значимым оно было только для перезимовавших особей. Возрастной состав популяций в июне может сильно варьировать, как в сторону преобладания перезимовавших особей, так и к большему количеству сеголеток, но уже в июле основу популяций составляют сеголетки 70 – 80 %. Иначе выглядит ситуация по полёвке-экономке в 2015 г., когда в июле перезимовавших особей было 56,2 %, такая низкая скорость обновления популяции, возможно, связана с самым высоким уровнем половодья за три года.

Плодовитость для описываемых нами видов соответствует отмечаемой специалистами-териологами для сходных участков ареала этих видов (например, для доминантов – полёвки-экономки и обыкновенной бурозубки), и заметно ниже для остальных видов.

# Глава 6. ЭКТОПАРАЗИТЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

На исследуемой территории на мелких млекопитающих нами были собраны следующие группы эктопаразитов: паразитические гамазовые клещи – 7 видов, иксодовые клещи – 1, вши – 3 и блохи – 18 видов. Самая близкая точка с наиболее полным описанием видового состава эктопаразитов мелких млекопитающих г. Сургут (Петухов, 2020) - паразитических гамазовых клещей 14 видов, иксодовых клещей 2 вида, вшей 4 вида, блох 13 видов.

Всего учтено 1699 особей эктопаразитов, соотношение групп отражено на рисунке 15.

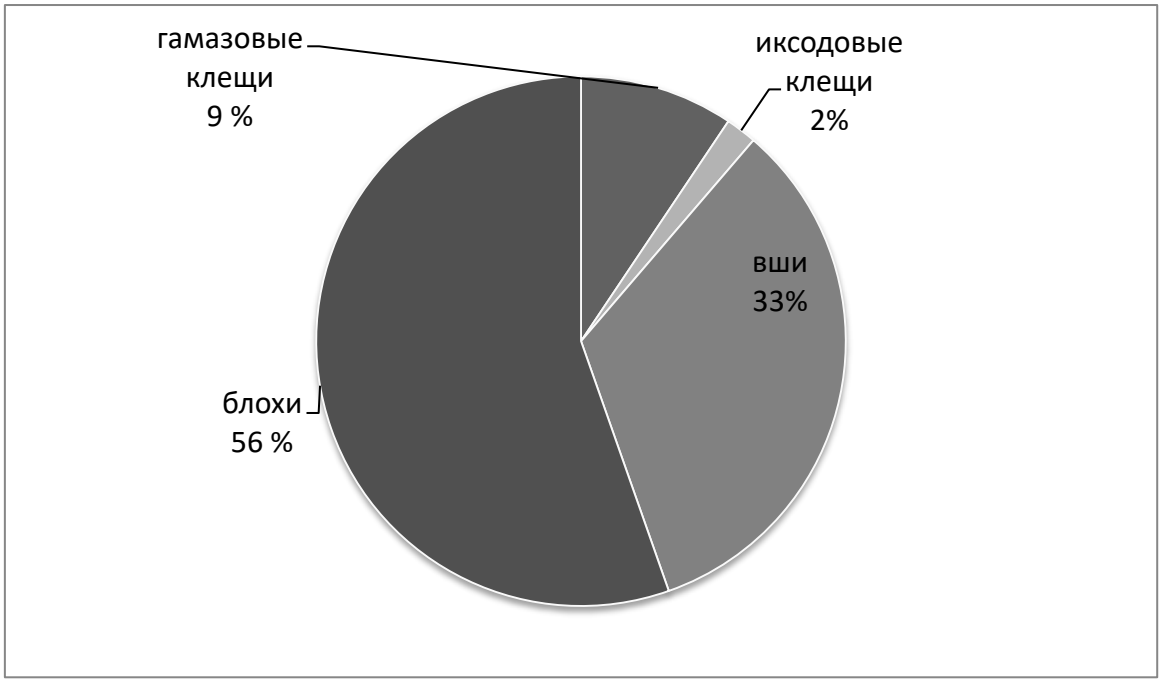


Рис. 15. Соотношение (%) групп эктопаразитов мелких млекопитающих

## 6.1. Гамазовые клещи

Нами отмечено 7 видов паразитических гамазовых клещей (табл. 34): *Laelaps muris* (Ljungh, 1799), *Hyperlaelaps arvalis* (Zachvatkin, 1948), *Eulaelaps stabularis* (C.L. Koch, 1839), *Haemogamasus ambulans* (Thorell, 1872), *Haemogamasus nidi* (Michael, 1892), *Hirstionyssus isabellinus* (Oudemans, 1913)

и *Hirstionyssus eusoricis* (Bregetova, 1956). Ряд из отмеченных видов (*L. muris, E. stabularis, H. Ambulans, H. isabellinus, H. eusoricis*) могут выступать в качестве носителей туляремийной инфекции (Нельзина, Романова, 1951). Для видов *L. muris* и *Hi. isabellinus* были получены отрицательные результаты по передачи возбудителя через укус (Зуевский, 1976). В период эпизоотий для гамазовых клещей показана способность к заражению (при поедании клеща хозяином) и не продолжительному носительству, что может вовлекать их в процесс циркуляции возбудителя в очаге (Зуевский, 1976). В сборах сургутских териологов, проведенных в окрестностях Ханты-Мансийска в 2013, 2015 гг., (Стариков и др. 2017 в) отмечено 12 видов паразитических гамазовых клещей. Кроме отмеченных выше это *Laelaps clethrionomydis* (Lange, 1955), *Laelaps hilaris* (C.I. Koch, 1836), *Hyperlaelaps amphibius* (Zachvatkin, 1948), *Haemagamasus nidiformes* (Bregetova, 1955), *Myonyssus ingricus* (Bregetova, 1955).

Таблица 34. Видовой состав, количество и соотношение паразитических гамазовых мелких млекопитающих в слиянии р. Оби и Иртыша

| | Вид | n | Индекс доминирования |
|---|---|---|---|
| 1. | *Laelaps muris* (Ljungh, 1799) | 114 | 71,7 |
| 2. | *Hyperlaelaps arvalis* (Zachvatkin, 1948) | 18 | 11,3 |
| 3. | *Eulaelaps stabularis* (C.L. Koch, 1839) | 11 | 6,9 |
| 4. | *Haemogamasus ambulans* (Thorell, 1872) | 12 | 7,5 |
| 5. | *Haemogamasus nidi* (Michael, 1892) | 1 | 0,6 |
| 6. | *Hirstionyssus isabellinus* (Oudemans, 1913) | 2 | 1,3 |
| 7. | *Hirstionyssus eusoricis* (Bregetova, 1956) | 1 | 0,6 |
| | Всего | 159 | 100 |

В наших сборах доминировали специфический паразит водяной полёвки *Laelaps muris* (71,7) и вид *Hyperlaelaps arvalis* (11,3) свойственный для серых полёвок (экономка). Доминирование в сборах специфических клещей, очевидно, связано с акцентом сбора материала в пойменных и околопойменных биотопах. Полёвка-экономка в данном случае выступала как

хозяин не только видоспецифического клеща *Hr. arvalis*, но и как хозяин клеща *L. muris,* заменяющий выпавшую из паразито-хозяинных взаимоотношений водяную полёвку (табл. 35).

Таблица 35. Распространение паразитических гамазовых клещей на мелких млекопитающих в долинных комплексах слияния рек Оби и Иртыша (экз.)

| Вид | *A. oeconomus* | *M. rutilus* | *C. rufocanus* | *M. glareolus* | *M. minutus* | *S. araneus* | *S. caecutiens* | *S. isodon* | Всего |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Laelaps muris* | 110 | - | - | - | 4 | - | - | - | 114 |
| *Hyperlaelaps arvalis* | 18 | - | - | - | - | - | - | - | 18 |
| *Eulaelaps stabularis* | 4 | - | 1 | 2 | - | 4 | - | - | 11 |
| *Haemogamasus ambulans* | 5 | 1 | - | - | - | 5 | - | 1 | 12 |
| *Haemogamasus nidi* | 1 | - | - | - | - | - | - | - | 1 |
| *Hirstionyssus isabellinus* | 2 | - | - | - | - | - | - | - | 2 |
| *Hirstionyssus eusoricis* | - | - | - | - | - | - | 1 | - | 1 |

Примечание: «-» – вид эктопаразита в учётах не отмечен

Семейство Laelaptidae

*Род Laelaps* C.L.Koch, 1836

*Laelaps muris* (Ljungh, 1799) специфический паразит водяной полёвки (Давыдова, Никольский 1986). С 2014 года на исследуемой территории водяная полевка пребывала в состоянии депрессии. В наших сборах *Laelaps muris* отмечался на полёвке-экономке 110 экз. (более 79% от всех собранных клещей), так же был отмечен на мыши-малютке (4 экз).

Род *Hyperlaelaps* (Zachvatkin, 1948)

*Hyperlaelaps arvalis* (Zachvatkin, 1948) облигатный гематофаг, обитает на различных представителях мелких млекопитающих, в том числе широко представленных в пойме: водяной полёвке, полёвке-экономке, красной полёвке. Нами отмечен на полёвке-экономке (18 экз).

Род *Eulaelaps* (Berlese, 1903)

*Eulaelaps stabularis* (Koch, 1836) факультативный гематофаг, имеет широкий круг хозяев (Земская 1973, Никулина 2008). Нами зарегистрирован на полёвке-экономке, рыжей полёвке, красносерой полёвке и обыкновенной бурозубке (11 экз).

Род *Haemogamasus* (Berlese, 1889)

*Haemogamasus ambulans* (Thorell, 1872) облигатный неисключительный гематофаг. Нами учтён на полёвке-экономке, красной полёвке, обыкновенной и равнозубой бурозубках (11 экз). Отмечена способность сохранять туляремийный микроб (Зуевский, 1976).

*Haemogamasus nidi* (Michael, 1892) отмечен на полёвке экономке (1 экз).

Семейство Liponyssidae

Род *Hirstionyssus* (Fonseca, 1948)

*Hirstionyssus isabellinus* (Oudemans, 1913) облигатный гематофаг с широким кругом хозяев. Нами зарегистрирован на полёвке-экономке (2 экз).

*Hirstionyssus eusoricis* (Bregetova, 1956) облигатный исключительный гематофаг. Является специфическим паразитом землероек (Малькова, 2010 и др.), учтён нами на средней бурозубке (1 экз).

Наиболее высоким показатель индекса встречаемости (ИВ) был для полёвки-экономки и мыши малютки 8,11 % и 6,25 % соответственно, основную долю показателя составили блохи *Laelaps muris* 6,95 и 6,25 %. Самые высокие показатели интенсивности заражения (ИЗ) так же были у экономки и мыши малютки (табл. 36).

Таблица 36. Паразитологические индексы гамазовых клещей с мелких млекопитающих.

| Вид мелкого млекопитающего | индексы, обобщённые по всем видам | | | *Eulaelaps stabularis* | | | *Haemogamasus ambulans* | | | *Hirstionyssus eusoricis* | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия |
| *Sorex isodon* | 4,17 | 1 | 0,04 | – | – | – | 4,17 | 1 | 0,04 | – | – | – |
| *S. caecutiens* | 1,37 | 1 | 0,01 | – | – | – | – | – | – | 1,37 | 1 | 0,014 |
| *S. araneus* | 1,02 | 1,38 | 0,01 | 0,51 | 1 | 0,01 | 0,77 | 1,17 | 0,01 | – | – | – |
| *Myodes rutilus* | 1,53 | 1,33 | 0,02 | – | – | – | 1,02 | 1 | 0,01 | – | – | – |
| *M. glareolus* | 2,04 | 1 | 0,02 | 2,04 | 1 | 0,02 | – | – | – | – | – | – |
| *Micromys minutus* | 6,25 | 2 | 0,13 | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Alexandromys oeconomus* | 8,11 | 6,81 | 0,55 | 1,54 | 1 | 0,02 | 1,16 | 1,67 | 0,02 | – | – | – |

| Вид мелкого млекопитающего | *Hirstionyssus isabellinus* | | | *Hyperlaelaps arvalis* | | | *Laelaps muris* | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия |
| *Micromys minutus* | – | – | – | – | – | – | 6,25 | 2 | 0,125 |
| *Alexandromys oeconomus* | 0,77 | 1 | 0,008 | 3,09 | 2,75 | 0,085 | 6,95 | 6,11 | 0,425 |

## 6.2. Иксодовые клещи

Отмечено паразитирование *Ixodes persulcatus* (n = 32) на 4 видах мелких млекопитающих *Sorex araneus, S. minutus, M.rutilus* и *A.oeconomus.* Как показывают исследования, проведенные на территории Среднего Приобья, *Ixodes persulcatus* встречается преимущественно в материковых биотопах, в пойме он не многочислен (Стариков и др. 2016, 2017 (б)). Для территории нашего исследования наибольшее обилие *Ixodes persulcatu*s отмечают на припойменных территориях (Якименко и др., 2013) «В годы пиков на локальных (припойменных) территориях Ханты-Мансийского, Октябрьского и Нефтеюганского районов она достигает 150–270 экз./км (данные ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии по ХМАО-Югре»)» (цит. по: Якименко и др., 2013, С. 33, 34).

Наиболее высоким (ИВ) был для красной полёвки 1,02 %. Показатель интенсивности заражения варьировал от 1 до 13. Значения индекса обилия (ИО) низкие от 0,005 до 0,133 (табл. 37).

Таблица 37. Паразитологические индексы *Ixodes persulcatus* с мелких млекопитающих

| № п/п | Вид млекопитающего | Индекс встречаемости | Интенсивность заражения | Индекс обилия |
|---|---|---|---|---|
| 1 | *S. araneus* | 0,26 | 2 | 0,005 |
| 2 | *S. minutus* | 0,96 | 1 | 0,010 |
| 3 | *M. rutilus* | 1,02 | 13 | 0,133 |
| 4 | *A. oeconomus* | 0,39 | 1 | 0,004 |

## 6.3. Вши

Семейство Hoplopleuridae

Нами были зафиксированы три вида вшей - *Hoplopleura acanthopus* (Burmeister, 1839), *H. edentula* Fahrenhols, 1916 и *Polyplax hannswrangeli* Eichler, 1952 (табл. 38). Вши, отмечены на восьми видах мелких

млекопитающих: 4 вида насекомоядных (*S. araneus, S. minutus, S. caecutiens, S. isodon*) и 4 вида мышевидных грызунов (*A. oeconomus, M. rutilus, C. rufocanus, M. glareolus*). Больше всего хозяев было у *H. acanthopus* 5 видов. Для *H. edentula отмечено* 4 вида и *P. hannswrangeli* отмечен был только на полёвке экономке. *H. acanthopus* был самым многочисленным 89 % от общего числа собранных вшей. Встречаемость вшей на мелких млекопитающих представлена в таблице 41.

Таблица 38. Видовой состав, количество и соотношение вшей мелких млекопитающих в долинных комплексах слияния р. Оби и Иртыша

| | Вид | n | % |
|---|---|---|---|
| 1. | *Hoplopleura acanthopus* | 510 | 90,4 |
| 2. | *Hoplopleura edentula* | 46 | 8,2 |
| 3. | *Polyplax hannswrangeli* | 8 | 1,4 |
| | Всего | 564 | 100 |

Таблица 39. Распространение вшей на мелких млекопитающих в долинных комплексах слияния рек Оби и Иртыша (экз.).

| | *A. oeconomus* | *M. rutilus* | *C. rufocanus* | *M. glareolus* | *S. araneus* | *S. minutus* | *S. caecutiens* | *S. isodon* | Всего |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Hoplopleura acanthopus* | 360 | - | 141 | | 1 | 2 | 6 | - | 510 |
| *Hoplopleura edentula* | - | 26 | 5 | 12 | - | - | - | 3 | 46 |
| *Polyplax hannswrangeli* | 8 | - | - | - | - | - | - | - | 8 |

Примечание: «-» – вид эктопаразита в учётах не отмечен

Вши, являясь постоянно обитающими на хозяине паразитами при контакте между зверьками могут участвовать в поддержании циркуляции возбудителей некоторых природно-очаговых заболеваний, в том числе и участие в распространении туляремии (Олсуфьев, Дунаева, 1960; Олсуфьев, Петров 1967).

В наших материалах просматривалась видовая специфичность вшей рода *Hoplopleura*, так вид *H. acanthopus* нами отмечался преимущественно на полёвках рода *Microtus* (табл. 39). Вши *H. edentula* отлавливались преимущественно на полёвках рода *Clethrionomys* (*Myodes*). С межвидовыми контактами и обменом эктопаразитами могут быть связаны отдельные обнаружения вшей на нехарактерных видах хозяев. Так, на одной особи красносерой полёвки отмечена 141 особь *H. edentula*.

Виды вшей *H. edentula* и *P. hannswrangeli* для района наших исследований приводятся впервые.

Наиболее высокий ИВ вшей отмечен для красносерой полёвки и полёвки-экономки 12,50 и 11,20 % соответственно. Для этих видов были самые высокие показатели ИЗ 36,5 и 12,97 (табл. 40).

Таблица 40. Паразитологические индексы вшей с мелких млекопитающих.

| Вид млекопитающего | Вид вшей | | | | | | | | | Паразитологические индексы, обобщённые по всем видам вшей | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *Hoplopleura edentula* | | | *Hoplopleura acanthopus* | | | *Polyplax hannswrangeli* | | | | | |
| | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия |
| *M. rutilus* | 5,10 | 2,8 | 0,143 | - | - | - | - | - | - | 5,10 | 2,8 | 0,143 |
| *S. isodon* | 2,13 | 4 | 0,085 | - | - | - | - | - | - | 2,13 | 4 | 0,085 |
| *A. oeconomus* | - | - | - | 11,20 | 12,6 | 1,405 | 2,70 | 1,7 | 0,046 | 11,20 | 12,97 | 1,452 |
| *C. rufocanus* | 9,38 | 1,667 | 0,156 | 3,13 | 141 | 4,406 | - | - | - | 12,50 | 36,5 | 4,563 |
| *M. glareolus* | 6,12 | 4 | 0,245 | - | - | - | - | - | - | 6,12 | 4 | 0,245 |
| *S. caecutiens* | - | - | - | 8,45 | 6 | 0,085 | - | - | - | 1,41 | 6 | 0,085 |
| *S. araneus* | - | - | - | 0,13 | 1 | 0,001 | - | - | - | 0,13 | 1 | 0,001 |
| *S. minutus* | - | - | - | 1,92 | 2 | 0,019 | - | - | - | 0,96 | 2 | 0,019 |

## 6.4. Блохи

Нами отмечено 18 видов блох, паразитирующих на 11 видах мелких млекопитающих. Состав хозяев представлен 5 видами насекомоядных (*S. araneus, S. caecutiens, S. minutus*) и 6 видами мышевидных грызунов (*S. betulina, M. glareolus, M. rutilus, A. oeconomus, M. minutus*). Самое большое количество блох зарегистрировано на полевке-экономке (14 видов), обыкновенной бурозубке и красной полёвке (13 видов). Общее количество собранного материала 944 экземпляра блох, относящихся к 3 семействам: Hystrichopsyllidae Tiraboschi, 1904; Ceratophyllidae Dampf, 1908; Leptopsyllidae Rothschild et Jordan, 1915 и 13 родам.

Список видов: *Ctenophthalmus uncinatus* (Wagner, 1898), *Palaeopsylla soricis* (Dale, 1878), *Corrodopsylla birulai* (Ioff, 1928), *Doratopsylla dasycnema* (Rothschild, 1897), *Hystrichopsylla talpae* (Curtis, 1826), *Amalaraeus penicilliger* (Grube, 1851), *Ceratophyllus anisus* (Rothschild, 1907), *Ceratophyllus indages* (Rothschild, 1908), *Megabothris rectangulatus* (Wahlgren, 1903), *Megabothris turbidus* (Rothschild, 1909), *Megabothris calcarifer* (Wagner, 1913), *Amphipsylla rossica* (Wagner, 1912), *Peromyscopsylla silvatica* (Meinert, 1896), *Nosopsyllus consimilis* (Wagner, 1898), *Ceratophyllus garei* Rothschild, 1902, *Rhadinopsylla integella* Jordan & Rothschild, 1921, *Ctenophthalmus agyrtes* (Heller, 1896), *Neopsylla pleskei* Ioff, 1928.

В 1943-1944 гг. в окрестностях Ханты-Мансийска проводился сбор блох О. Н. Сазоновой. Для сбора эктопаразитов осуществлялись отловы мелких млекопитающих в лесных биотопах и на вырубках в окрестностях г. Ханты-Мансийска (ныне территория природного парка» Самаровский Чугас»). Всего было зарегистрировано 19 видов на семи видах мелких млекопитающих (Сазонова, 1947). О. Н. Сазонова отметила широкий обмен блохами между грызунами «особенно энергично обмениваются блохами полевки-экономки и красные полёвки, на которых было встречено 10 общих видов блох» (цит. по:

Сазонова, 1947, С. 30). В таблице 41 мы приводим сравнение с нашими данными.

Таблица 41. Блохи мелких млекопитающих в долинных комплексах слияния рек Оби и Иртыша (окрестности и город Ханты-Мансийск)

| № | Вид | Данные О. Н. Сазоновой (1947) | Наши данные |
|---|---|---|---|
| 1 | *Amalaraeus penicilliger* (Grube, 1851) | + | + |
| 2 | *Callopsylla semenovi* (Ioff, 1936) | + | - |
| 3 | *Ceratophyllus garei* Rothschild, 1902 | - | + |
| 4 | *Ceratophellus gallinae* (Schrank, 1803) | + | - |
| 5 | *Ceratophyllus anisus* Rothschild, 1907 | - | + |
| 6 | *Ceratophyllus indages* Rothschild, 1908 | + | + |
| 7 | *Megabothris turbidus* (Rothschild, 1909) | - | + |
| 8 | *Megabothris rectangulatus* (Wahlgren, 1903), | + | + |
| 9 | *Megabothris calcarifer* (Wagner, 1913), | - | + |
| 10 | *Nosopsyllus consimilis* (Wagner, 1898). | - | + |
| 11 | *Nosopsyllus fasciatus* (Bosc, 1800) | + | - |
| 12 | *Tarsopsylla octodecimdentata* (Kolenati, 1863) | + | - |
| 13 | *Amphipsylla rossica* Wagner, 1912 | - | + |
| 14 | *Amphipsylla sibirica* (Wagner, 1898) | + | - |
| 15 | *Peromyscopsylla silvatica* (Meinert, 1896), | + | + |
| 16 | *Catallagia dacenkoi* Ioff, 1940 | + | - |
| 17 | *Catallagia ioffi* Scalon, 1950 | + | - |
| 18 | *Rhadinopsylla integella* Jordan et Rothschild, 1921 | + | + |
| 19 | *Doratopsylla dasycnema* (Rothschild, 1897) | + | + |
| 20 | *Corrodopsylla birulai* Ioff, 1928 | + | + |
| 21 | *Palaeopsylla soricis* Dale, 1878 | + | + |
| 22 | *Ctenophthalmus agyrtes* (Heller, 1896) | + | + |
| 23 | *Ctenophthalmus pisticus* Jordan et Rothschild, 1921 | + | - |
| 24 | *Ctenophthalmus uncinatus* (Wagner, 1898) | + | + |
| 25 | *Hystrtichopsylla talpae* (Curtis, 1896) | + | + |
| 26 | *Neopsylla acanthina* Jordan et Rothschild, 1923 | + | - |
| 27 | *Neopsylla pleskei* Ioff, 1928 | - | + |

Видовой список блох для территорий слияния рек Оби и Иртыша дополнен 7 видами *Ceratophyllus garei, Ceratophyllus anisus, Megabothris*

*turbidus, Megabothris calcarifer, Nosopsyllus consimilis, Amphipsylla rossica, Neopsylla pleskei.* Общий список блох для изученной территории - 27 видов. Видовой состав количество и соотношение блох, очёсанных нами с мелких млекопитающих представлены в таблице 42.

Таблица 42. Видовой состав, количество и соотношение блох мелких млекопитающих в долинных комплексах слияния рек Оби и Иртыша

| | Вид | n | % |
|---|---|---|---|
| 1. | *Ctenophthalmus uncinatus* (Wagner, 1898) | 94 | 10 |
| 2. | *Ctenophthalmus agyrtes* (Heller, 1896) | 17 | 1,8 |
| 3. | *Palaeopsylla soricis* (Dale, 1878) | 139 | 14,7 |
| 4. | *Corrodopsylla birulai* (Ioff, 1928) | 324 | 34,3 |
| 5. | *Doratopsylla dasycnema* (Rothschild, 1897) | 35 | 3,7 |
| 6. | *Hystrtichopsylla talpae* (Curtis, 1826) | 104 | 11,0 |
| 7. | *Amalaraeus penicilliger* (Grube, 1851) | 11 | 1,2 |
| 8. | *Ceratophyllus anisus* (Rothschild, 1907) | 4 | 0,4 |
| 9. | *Ceratophyllus indages (Rothschild, 1908)* | 1 | 0,1 |
| 10. | *Ceratophyllus garei* Rothschild, 1902 | 1 | 0,1 |
| 11. | *Megabothris rectangulatus (Wahlgren, 1903)* | 32 | 3,4 |
| 12. | *Megabothris turbidus (Rothschild, 1909)* | 41 | 4,4 |
| 13. | *Megabothris calcarifer* Wagner, 1913 | 17 | 1,8 |
| 14. | *Amphipsylla rossica (*Wagner, 1912) | 18 | 1,9 |
| 15. | *Peromyscopsylla silvatica* (Meinert, 1896) | 80 | 8,5 |
| 16. | *Nosopsyllus consimilis* (Wagner, 1898) | 2 | 0,2 |
| 17. | *Rhadinopsylla integella* Jordan & Rothschild, 1921 | 23 | 2,5 |
| 18. | *Neopsylla pleskei* Ioff, 1928 | 1 | 0,1 |
| | Всего | 944 | 100 |

В наших сборах у четырёх фоновых видов мелких млекопитающих (*S. araneus*, *A. oeconomus*, *M. rutilus*, *C. rufocanus*,) отмечено 9 общих виды блох, у полевки экономки и красной полёвки 12 видов, у экономки и обыкновенной бурозубки 12 видов. Распределение блох на мелких млекопитающих представлено в таблице 43.

Таблица 43. Распространение блох на мелких млекопитающих в слиянии рек Оби и Иртыша (экз.).

| Вид | *A. oeconomus* | *M. rutilus* | *C. rufocanus* | *M. glareolus* | *M. minutus* | *S. betulina* | *T. altaica* | *S. araneus* | *S. minutus* | *S. caecutiens* | *S. isodon* | Всего |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Ctenophthalmus uncinatus* | 29 | 18 | 10 | 2 | - | 3 | 2 | 20 | 5 | 1 | 4 | 94 |
| *Ctenophthalmus agyrtes* | 2 | - | - | - | - | - | - | 11 | - | - | 4 | 17 |
| *Palaeopsylla soricis* | 20 | 7 | 2 | - | - | - | - | 88 | 5 | 3 | 14 | 139 |
| *Corrodopsylla birulai* | 94 | 13 | 2 | - | - | 3 | - | 191 | 14 | - | 7 | 324 |
| *Doratopsylla dasycnema* | 5 | 2 | 1 | - | 1 | - | - | 19 | - | 1 | 6 | 35 |
| *Hystrtichopsylla talpae* | 30 | 33 | 15 | 1 | - | - | - | 17 | 2 | - | 6 | 104 |
| *Amalaraeus penicilliger* | - | 7 | 2 | - | - | - | - | 1 | - | - | 1 | 11 |
| *Ceratophyllus anisus* | 1 | - | 1 | - | - | - | - | 1 | 1 | - | - | 4 |
| *Ceratophyllus indages* | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 |
| *Ceratophyllus garei* | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 1 |
| *Megabothris rectangulatus* | 14 | 7 | 7 | - | 1 | - | - | 2 | 1 | - | - | 32 |
| *Megabothris turbidus* | 11 | 10 | 5 | - | - | - | 1 | 11 | 2 | - | 1 | 41 |
| *Megabothris calcarifer* | 6 | 9 | - | - | - | - | - | 1 | - | 1 | - | 17 |
| *Amphipsylla rossica* | 7 | 5 | - | - | 1 | - | - | 5 | - | - | - | 18 |
| *Peromyscopsylla silvatica* | 43 | 15 | - | - | - | - | - | 14 | 4 | 4 | - | 80 |
| *Nosopsyllus consimilis* | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 2 |
| *Rhadinopsylla integella* | - | 14 | 2 | 1 | - | - | - | 6 | - | - | - | 23 |
| *Neopsylla pleskei* | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | 1 |
| Всего | 263 | 140 | 48 | 4 | 3 | 7 | 3 | 387 | 34 | 10 | 45 | **944** |

Примечание: «-» – вид эктопаразита в учётах не отмечен

Пять из указанных видов блох (*A. penicilliger, M. rectangulatus, M. calcarifer, A. rossica, N. consimilis*) могут принимать участие в циркуляции туляремийной инфекции (Олсуфьев, Дунаева, 1960). Доля этих видов блох в общей выборке составила около 9 % (n 80), отловлены они были на 8 видах хозяев (табл. 42, 43).

Данные по паразитологическим индексам (ИВ, ИЗ, ИО) представлены в таблицах 44, 45, 46. Из численно преобладающих видов мелких млекопитающих наибольший (ИВ) был у полёвки-экономки 60 % (доминировал вид *Corrodopsylla birulai* – 35,7 %), для красной полёвки (ИВ)

был 50% (*Hystrtichopsylla talpae* – 23,6 %). У обыкновенной бурозубки (ИВ) составил 29,2 % (доминировал вид *Corrodopsylla birulai* – 49,4 %), для средней бурозубки (ИВ) был 12,7 % (*Peromyscopsylla sylvatica* – 40 %), малая бурозубка (ИВ) 27,9 % (*Corrodopsylla birulai* – 41,2 %).

Таблица 44. Паразитологические индексы по блохам мелких млекопитающих.

| № п/п | Вид мелкого млекопитающего | Обобщённые по всем видам | | | *Paleopsylla soricis* | | | *Corrodopsylla birulai* | | | *Ctenophthalmus uncinatus* | | | *Ctenophthalmus agyrtes* | | | *Megabothris rectangulatus* | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия |
| 1 | *S. isodon* | 61,7 | 1,55 | 0,96 | 2,55 | 2,33 | 0,04 | 12,77 | 1,17 | 0,15 | 6,38 | 1,33 | 0,09 | 6,38 | 1,33 | 0,09 | 0 | 0 | 0 |
| 2 | *S. caecutiens* | 12,7 | 1,11 | 0,14 | 4,23 | 1 | 0,04 | 0 | 0 | 0 | 1,41 | 1 | 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 3 | *S. araneus* | 29,2 | 1,7 | 0,5 | 7,93 | 1,42 | 0,11 | 12,92 | 1,89 | 0,24 | 1,28 | 2 | 0,03 | 1,29 | 1,1 | 0,01 | 0,13 | 2 | 0,003 |
| 4 | *S. minutus* | 27,9 | 1,17 | 0,33 | 2,88 | 1,67 | 0,05 | 10,58 | 1,27 | 0,13 | 4,81 | 1 | 0.05 | 0 | 0 | 0 | 0,96 | 1 | 0,01 |
| 5 | *S. betulina* | 50,0 | 1,33 | 0,67 | 0 | 0 | 0 | 33,33 | 1,5 | 0,5 | 33,33 | 1,5 | 0,5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 6 | *A. oeconomus* | 61,0 | 2,45 | 1,49 | 5,79 | 1,33 | 0,08 | 15,83 | 2,29 | 0,36 | 8,11 | 1,38 | 0,11 | 0,39 | 2 | 0,01 | 3,86 | 1,4 | 0,05 |
| 7 | *M. glareolus* | 6,1 | 1,33 | 0,08 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2,04 | 2 | 0,04 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 8 | *M. rutilus* | 50 | 1,43 | 0,71 | 2,55 | 1,4 | 0,04 | 5,10 | 1,3 | 0,07 | 5,10 | 1,8 | 0,09 | 0 | 0 | 0 | 3,06 | 1,17 | 0,04 |
| 9 | *C. rufocanus* | 84,4 | 1,7 | 1,44 | 6,25 | 1 | 0,06 | 3,13 | 2 | 0,06 | 18,75 | 1,67 | 0,31 | 0 | 0 | 0 | 9,38 | 2,33 | 0,22 |
| 10 | *M. minutus* | 8,1 | 1 | 0,08 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2,7 | 1 | 0,03 |

Таблица 45. Паразитологические индексы по блохам мелких млекопитающих.

| № п/п | Вид мелкого млекопитающего | *Ceratophyllus anisus* | | | *Hystrichopsylla talpae* | | | *Megabothris turbidus* | | | *Peromyscopsylla sylvatica* | | | *Doratopsylla dasycnema* | | | *Megabothris calcarifer* | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия |
| 1 | *S. isodon* | 0 | 0 | 0 | 8,51 | 1,5 | 0,13 | 2,13 | 1 | 0,02 | 0 | 0 | 0 | 6,38 | 2 | 0,13 | 0 | 0 | 0 |
| 2 | *S. caecutiens* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6,12 | 1,33 | 0,08 | 1,41 | 1 | 0,01 | 1,41 | 1 | 0,01 |
| 3 | *S. araneus* | 0,13 | 1 | 0,001 | 1,15 | 1,89 | 0,02 | 1,02 | 1,36 | 0,01 | 0,51 | 3,5 | 0,02 | 1,41 | 1,73 | 0,02 | 0,13 | 1 | 0,001 |
| 4 | *S. minutus* | 0,96 | 1 | 0,01 | 1,92 | 1 | 0,02 | 1,92 | 1 | 0,02 | 3,85 | 1 | 0,04 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 5 | *S. betulina* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 6 | *A. oeconomus* | 0,39 | 1 | 0,004 | 8,88 | 1,30 | 0,12 | 3,47 | 1,22 | 0,04 | 9,27 | 1,79 | 0,17 | 1,16 | 1,67 | 0,02 | 1,54 | 1 | 0,02 |
| 7 | *M. glareolus* | 0 | 0 | 0 | 2,04 | 1 | 0,02 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 8 | *M. rutilus* | 0 | 0 | 0 | 11,73 | 1,43 | 0,17 | 3,06 | 1,67 | 0,05 | 6,12 | 1,25 | 0,08 | 1,02 | 1 | 0,01 | 2,55 | 1,8 | 0,05 |
| 9 | *C. rufocanus* | 3,13 | 1 | 0,03 | 28,13 | 1,67 | 0,47 | 9,36 | 1,67 | 0,16 | 0 | 0 | 0 | 3,13 | 1 | 0,03 | 0 | 0 | 0 |
| 10 | *M. minutus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2,70 | 1 | 0,03 | 0 | 0 | 0 |

Таблица 46. Паразитологические индексы по блохам мелких млекопитающих.

| № п/п | Вид мелкого млекопитающего | *Nosopsylla consimilis* | | | *Amphipsylla rossica* | | | *Amalaraeus penicilliger* | | | *Rhadinopsylla integella* | | | *Ceratophyllus indages* | | | *Ceratophyllus garei* | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия | индекс встречаемости | интенсивность заражения | индекс обилия |
| 1 | *S. isodon* | 2,13 | 1 | 0,02 | 0 | 0 | 0 | 2,13 | 1 | 0,02 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2,13 | 1 | 0,02 |
| 2 | *S. caecutiens* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 3 | *S. araneus* | 0 | 0 | 0 | 0,38 | 1,67 | 0,006 | 0,13 | 1 | 0,001 | 0,77 | 1 | 0,008 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 4 | *S. minutus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 5 | *M. minutus* | 0 | 0 | 0 | 2,7 | 1 | 0,03 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 6 | *A. oeconomus* | 0,39 | 1 | 0,004 | 1,93 | 1,4 | 0,03 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 7 | *M. glareolus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2,04 | 1 | 0,02 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 8 | *M. rutilus* | 0 | 0 | 0 | 2,55 | 1 | 0,03 | 2,55 | 1,4 | 0,04 | 4,59 | 1,56 | 0,07 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 9 | *C. rufocanus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,13 | 2 | 0,06 | 6,25 | 1 | 0,06 | 3,13 | 1 | 0,03 | 0 | 0 | 0 |

А. А. Максимов (1956) отмечал, что при изучении туляремии нельзя выделить один вид или группу животных, играющих главную роль в хранении возбудителя в межэпизоотические годы. Очевидно, что вклад описанных групп эктопаразитов в поддержание природного очага туляремии в слиянии рек Оби и Иртыша различен, устойчивость очага туляремии обеспечивается несколькими участниками биоценоза.

Нами отмечено 29 видов эктопаразитов мелких млекопитающих. Участие в циркуляции туляремийной инфекции отмечено для: 6 видов (из семи нами отмеченных) гамазовых клещей (Земская, Зуевский, 1976; Никулина, 2004), 1 вид вшей, 1 вид иксодовых клещей *Ixodes persulcatus* (Олсуфьев, Дунаева, 1970) и 5 видов блох. Соответственно 45 % эктопаразитов могут участвовать в циркуляции туляремии.

Из отмеченных нами 18 видов мелких млекопитающих подавляющая часть относится к первой группе (высоковосприимчивые и высокочувствительные к возбудителю туляремии) - 17 видов; ко второй группе отнесена только обыкновенная кутора (Олсуфьев, Дунаева, 1970).

Более 90 % мелких млекопитающих и 45 % из общего количества эктопаразитов могут быть вовлечены в поддержании туляремийного очага в межэпидемический период на фоне депрессии численности водяной полёвки.

В 2013 г. зарегистрировано 1005 случаев заболеваемости туляремией из них 955 жителей города Ханты-Мансийск и 37 жителей Ханты-Мансийского района. Все случаи заболевания приурочены к пойменно-речному очагу в слиянии рек Оби и Иртыша. С 2014 по 2021 на данной территории случаев заболевания населения не зарегистрировано (Государственный доклад …2015, 2018, 2019, 2022)

# ВЫВОДЫ

1. Видовой состав мелких млекопитающих долинных комплексов в слиянии Оби и Иртыша представлен 8 видами насекомоядных и 10 видами мышевидных грызунов.
2. Выявлена специфичность мелких млекопитающих долинных биотопов, выражающаяся в видовом составе и структуре по сравнению с материковыми сообществами. Основу сообществ мелких млекопитающих исследованных долинных (пойменных и припойменных) комплексов в слиянии рек Оби и Иртыша составляют представители европейского типа фауны, что, очевидно, связано с отепляющим влиянием пойм рек Оби и Иртыша. Сообщества мелких млекопитающих исследованных комплексов могут быть охарактеризованы как нарушенные. Наиболее сильно эффект несбалансированности сообществ проявляется в биотопах подверженных затоплению. Изученные сообщества имеют сниженное количество доминирующих видов по сравнению с материковыми сообществами.
3. Установлены отличия и в едином интразональном комплексе Средней Оби. В районе слияния рек Оби и Иртыша не выявлен ряд видов, встречающихся в центральной и восточной частях Средней Оби, проникающих в среднюю тайгу по речным долинам (тундро-лесостепные реликты, восточные палеаркты, теплолюбивые формы).
4. В июне возрастной состав популяций численно преобладающих землероек и грызунов варьирует, но уже в июле и последующих месяцах доминируют прибылые зверьки. Соотношение полов, как правило, смещено в сторону преобладания самцов.
5. Значения плодовитости землероек и грызунов вписываются в общий тренд, характерный для этого показателя лесной и лесостепной зон Западной Сибири. Участие самок-сеголетков бурозубок ничтожно мало

или отсутствует. У перезимовавших самок грызунов плодовитость статистически значимо выше, чем у самок-сеголеток.

6. Мелкие млекопитающие и исследованная группа паразитических членистоногих, включает значительное количество видов, вовлечённых в хранение и циркуляцию туляремийной инфекции. По меньшей мере в этом могут участвовать более 90 % видов-прокормителей и около 45 % эктопаразитов. В слиянии рек Оби и Иртыша пополнен список видов вшей и блох, соответственно на 2 и 7 видов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРА


1. Адольф, Т. А. К вопросу о влиянии весеннего разлива на мелких млекопитающих поймы реки Мологи / Т. А. Адольф // Учён. зап. МГПИ им. В. П. Потёмкина. 1951. Т. 18. Вып. 1. С. 69 – 74.
2. Алгазин, И. П. К оценке современного состояния пойменно-речных очагов туляремии Омского Прииртышья / И. П. Алгазин, М. М. Шутеев, Н. Г. Карсаков, Л. А. Трухина, А. К. Танцев // IV съезд Всесоюзного Териологического общества: Тез. докл. Т.2. – М., 1986. - С. 264-265.
3. Архив погоды [Электронный ресурс]: содержит информацию об основных климатических показателях региона. – Режим доступа: URL: http://www.rp5.ru
4. Атлас Ханты-Мансийского автономного округа – Югры. Т. 2: Природа. Экология. – Ханты-Мансийск, М., 2004. – 152 с.
5. Барышников, М. К. Луга Оби и Иртыша Тобольского севера (Отчёт экспедиции бывшего Тобольского окружного отдела землеустройства и Уральского отделения Госземтреста) / М. К. Барышников // М.: Издание Госземобъединения, 1933. 95 с.
6. Башенина, Н. В. Об определении возраста обыкновенной полёвки (*Microtus arvalis* Pall.) / Н. В. Башенина // Зоологический журнал. 1953, Т. 32, Вып. 4. – С. 730-743.

7. Бахтигозин, И. А. Влияние паводков и апрельско-майских осадков на осеннюю численность мелких мышевидных грызунов в Волго-Ахтубинской пойме / И. А. Бахтигозин // Зоол. журн. – 1962. – Т. 41, вып. 7. – С. 1075-1082.
8. Беклемишев, В. Н. Термины и понятия, необходимые при количественном изучении популяций эктопаразитов и нидиколов / В. Н. Беклемишев // Зоологический журнал. – 1961. – Т. 40, №2. – С. 149-158.
9. Беляченко, А. В. Особенности использования наземными позвоночными животными границ биогеоценозов долин рек / А. В. Беляченко, Г. В. Шляхтин // Известия Саратовского университета. Серия Химия. Биология. Экология. 2005. Т. 5. Вып. 2. С. 44-49.
10. Бобринский, Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965. – 382 с.
11. Бобрецов, А. В. Структурные перестройки в населении лесных полёвок (*Clethrionomys*, Rodentia) предгорий Северного Урала / А. В. Бобретцов, А. Н. Петров, Л. Е. Лукьянова, Н. М. Быховец. // Зоол. Журнал. – 2015. Т. 94, №6, С. 731-738
12. Бобрецов, А. В. Популяционная экология мелких млекопитающих равнинных и горных ландшафтов Северо-Востока европейской части России / А. В. Бобрецов. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2016. – 381 с.
13. Большаков, В. Н. Половая структура популяций млекопитающих и её динамика / В. Н. Большаков, Б. С. Кубанцев. – М.: Наука, 1984. – 233 с.
14. Большаков, В. Н. Фауна и популяционная экология землероек Урала (Mammalia, Soricidae)/ В. Н. Большаков, А. Г. Васильев, Л. П. Шарова // Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”. 1996. 268 с.
15. Бородин, Л. П. Роль весеннего паводка в экологии млекопитающих пойменных биотопов / Л. П. Бородин // Зоол. журн. – 1951. – Т. 30, вып. 6. – С. 607–615.

16. Бородин, А. В. Население мелких млекопитающих памятника природы "Луговские мамонты" (Ханты-Мансийский автономный округ - Югра) / А. В. Бородин, В. П. Стариков // Региональные проблемы экологии и охраны животного мира: Материалы Всероссийской научной конференции, Улан-Удэ, 01–02 февраля 2019 года. – Улан-Удэ: Бурятский государственный университет, 2019. – С. 170-173.
17. Бородин, А. В., Полёвка-экономка *Alexandromys oeconomus* в слиянии рек Оби и Иртыша / А. В. Бородин, В. П. Стариков, К. А. Берников, В.А. Петухов// Естественные и технические науки. 2020. №12. С. 62–66.
18. Буйдалина, Ф.Р. Средняя и обыкновенная бурозубки Сосьвинского Приобья / Ф. Р. Буйдалина // I Всесоюз. совещ. по биологии насекомоядных млекопитающих. М. 1992. С.14-16.
19. Булатов, В. И. Физическая география и экология региона. Ханты-Мансийск / В. И. Булатов, Б. П. Ткачёв – Югор. отд-ние РГО, 2006. 197 с.
20. Вартапетов, Л. Г. Сообщества мелких млекопитающих таёжных междуречий Западной Сибири / Л. Г. Вартапетов // Размещение и численность позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. С. 237-253.
21. Вернадский В. И. Очерки геохимии. М. – Л., Грозный, Новосибирск: Государственное научно-техническое Горно-геолого-нефтяное издательство, 1934. 382 с.
22. Водяная полёвка: Образ вида. М.: Наука, 2001. – 527 с.
23. Вольперт, Я. Л. Мелкие млекопитающие северо-востока Сибири / Я. Л. Вольперт, Е. Г. Шадрина. – Новосибирск: Наука, 2002. – 246 с.
24. Галимов, В. Р. Состав видов и численность мелких млекопитающих в Обь-Назымском междуречье / В. Р. Галимов, Е. Н. Ермаков // Научно-технический бюллетень Всесоюзного научно-исследовательского института ветеринарной энтомологии и арахнологии. Тюмень, 1980. №20. С. 54-57.

25. Гашев, С. Н. Фауна мелких млекопитающих нефтезагрязненных территорий Среднего Приобья / С. Н. Гашев // Млекопитающие в экосистемах. – Свердловск: УрО АН СССР, 1990. – С. 18-20.
26. Гирина, А. А. Вспышка туляремии в Ханты-Мансийке в 2013 г. : клинико-эпидемиологические особенности в детской популяции / А. А. Гирина, А. А. Добровольский, А. Ю. Курганская, Н. А. Кошилёва, Н. Ю. Щеглинкова, Г. Д. Николаева // Журн. инфектологии. 2015. Т. 7, № 4. С. 83-88.
27. Глотов, И. Н. Сообщества мелких млекопитающих Барабы / И. Н. Глотов, Л. Н. Ердаков, В. А. Кузякин, А. А. Максимов, Е. П. Мерзлякова, А. С. Николаев, В. Е. Сергеев. – Новосибирск: Наука, 1978. 231 с.
28. Государственный доклад «О состоянии санитарно-эпидемиологического благополучия населения в Ханты-Мансийском автономном округе – Югре в 2014 году». – Ханты-Мансийск, 2015. – 184 с.
29. Государственный доклад «О состоянии санитарно-эпидемиологического благополучия населения в Ханты-Мансийском автономном округе – Югре в 2017 году». – Ханты-Мансийск, 2018. – 221 с.
30. Государственный доклад «О состоянии санитарно-эпидемиологического благополучия населения в Ханты-Мансийском автономном округе – Югре в 2018 году». – Ханты-Мансийск, 2019. – 231 с.
31. Государственный доклад «О состоянии санитарно-эпидемиологического благополучия населения в Ханты-Мансийском автономном округе – Югре в 2021 году». – Ханты-Мансийск, 2022. – 194 с.
32. Гриценко И. Н. Особенности циркуляции возбудителей природно-очаговых болезней Западной Сибири / И. Н. Гриценко // Биологические

проблемы природной очаговости болезней. Сб. науч. тр. Биологич. Института СО АН СССР. -Новосибирск, 1981. – С.4-10.

33. Громов, И. М. Полёвки (Microtinae) / И. М. Громов, И. Я. Поляков // Серия : Фауна СССР. Млекопитающие. – Т. 3, вып. 8. – Л. : Наука, Ленинградское отделение, 1977. – 504 с.
34. Гуреев, А. А. Насекомоядные. Ежи, кроты и землеройки (Erinaceidae, Talpidae, Soricidae) / А. А. Гуреев / Фауна СССР. Млекопитающие. – Т. IV, вып. 2. – Ленинград : Наука, 1979. – 503 с.
35. Давыдова, М. С. Фаунистические комплексы гамазовых клещей в ландшафтных зонах Западной Сибири / М. С. Давыдова // Первое акарологическое совещание. Тезисы докладов. – М.: Изд. «Наука», 1966. – С. 77 – 78.
36. Давыдова, М. С. Гамазовые клещи Западной Сибири / М. С. Давыдова, В. В. Никольский. – Новосибирск : Изд-во «Наука», Сибирское отделение, 1986. – 125 с.
37. Данилов, А. Н. Изменения южных границ ареалов мелких млекопитающих в бассейне р. Хадыта-Яха на Южном Ямале / А.Н. Данилов, Ю.М. Малафеев, М.Н. Данилова // Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих. Материалы конф. – М.: Изд-во КМК, 2009. – С. 29.
38. Демидова, Т. Н. Роль мелких млекопитающих в подержании природных очагов туляремии на территории Ханты-Мансийского автономного округа – Югры / Т. Н. Демидова, И. С. Мещерякова, В. П. Попов // Млекопитающие Северной Евразии: жизнь в северных широтах: мат-лы Междунар. науч. конф. Сургут: ИЦ СурГУ, 2014. С 161.
39. Дидорчук, М. В. Экология землероек Рязанской Мещеры: автореф. дис. …. канд. биол. наук. Воронеж: ВГУ. 2010. 24 с.
40. Докучаев, Н. Е. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии / Н. Е. Докучаев. – М. : Наука, 1990. – 160 с.

41. Докучаев, Н. Е. Методы по исследованию маток у землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) / Н. Е. Докучаев // Зоол. журнал, 1992. Т. 71. Вып. 8. С. 132-135
42. Долгов В. А. Распространение и численность палеарктических бурозубок (Insectivora, Soricidae) / В. А. Долгов // Зоол. журн., 1967, т. 46, Вып. 11. С. 1701-1712
43. Долгов, В. А. Некоторые вопросы экологии бурозубок (Mammalia, *Sorex*) и их значение в очагах клещевого энцефалита / В. А. Долгов, В. И. Чабовский, С. А. Шилова, К. М. Эфрон // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1968. – Т. 73. – Вып. 6. – С. 17-28.
44. Долгов, В. А. Бурозубки Старого Света. М.: Изд-во МГУ. 1985. 221 с.
45. Дунаева Т. Н, Экспериментальные исследования туляремии у диких животных (грызунов, хищных, насекомоядных) как основа изучения природных очагов этой инфекции / Т. Н. Дунаева // Зоол. Журн., 1954. Т. 33. Вып. 2. – С. 296-318
46. Дунаева, Т. Н. К изучению биологии размножения обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) / Т. Н. Дунаева // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1955. – Т. 60, Вып. 6. – С. 27-43.
47. Дубровский, В. Ю. Роль долин малых рек в формировании структуры населения мелких млекопитающих (грызунов и насекомоядных) в горах Северного Урала / В. Ю. Дубровский, А. П. Вабищевич, М. М. Нагайлик // Тр. гос. запов. ”Денежкин Камень“. Екатеринбург: Изд-во “Академкнига”, 2003. Вып.2. С.70-78.
48. Дубровский, В. Ю. Интразональные формы ландшафта как фактор формирования структуры ареалов (на примере мелких млекопитающих) / Ю. В. Дубровский. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2021. 244 с.
49. Евдокимов, Н. Г. Весеннего паводка на популяционную структуру населения мелких грызунов пойменного биотопа / Н. Г. Евдокимов //

Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. С. 89-100.

50. Еленевский, Р. А. Вопросы изучения и освоения пойм. – М., 1936. – 167 с.
51. Ердаков, Л. Н. Количественная оценка верности местообитаниям / Л. Н. Ердаков, В. И. Ефимов, Ю. К. Галактионов, В. Е. Сергеев // Экология, № 3. Свердловск, 1978, С. 105-107.
52. Ердаков, Л. Н. Экологическая структура сообществ мышевидных грызунов (на примере Западной Сибири) / Л. Н. Ердаков, А. А. Максимов, Б. Я. Рябко // Известия Сибирского отделения АН СССР, Серия биол. наук. Новосибирск, 1980. – Вып. 3, №15. – С. 55-61
53. Ердаков, Л. Н. Сезонная цикличность в популяциях грызунов поймы Оби / Л. Н. Ердаков // Сукцессии животного населения в биоценозах поймы реки Оби. Новосибирск : Наука, 1981. С. 146-160.
54. Зарубина В.Н. Методические рекомендации по сбору и определению вшей диких млекопитающих Юго-Восточного Забайкалья. Иркутск, Иркутский государственный научно-исследовательский противочумный ин-т Сибири и Дальнего Востока, 1976. 46 с.
55. Захаров, В. М. Изменение климата и популяционная динамика: возможные последствия (на примере мелких млекопитающих в Центральной Сибири) / В. М. Захаров, Б. И. Шефтель, С. Г. Дмитриев // Успехи современной биологии. – 2011. – Т. 131. №5. – С. 435-439.
56. Земская А.А. Паразитические гамазовые клещи и их медицинское значение. М., 1973. 166 с.
57. Зуевский А. П. К роли гамазовых клещей в эпизоотологии туляремии / А. П. Зуевский // Паразитология. — 1976. — Т. 10, вып. 6. — С. 531-535.
58. Ивантер, Т. В. Биология размножения и структура популяций землероек (Soricidae) Карелии / Т. В. Ивантер, Э. В. Ивантер, Е. И. Терноушко // Вопр. экологии животных. Петрозаводск. 1974. С.95-143.

59. Ивантер, Э. В. 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР / Э. В. Ивантер. – Л. : Наука, 1975. – 246 с.
60. Ивантер, Т. В. 1981. О биотопическом распределении землероек-бурозубок // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С.78−89.
61. Ивантер, Э. В. Территориальная экология землероек-бурозубок (*Insectivora, Sorex*): Монография / Э. В. Ивантер, А. М, Макаров. – Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2001. – 272 с.
62. Ивантер, Э. В. Млекопитающие Карелии / Э. В. Ивантер. – Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2008. – 296 с.
63. Ивантер, Э. В. Элементарная биометрия / Э. В. Ивантер, А. В. Коросов. – Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2010. – 105 с.
64. Ивантер, Э. В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала / Э. В. Ивантер. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. – 770 с.
65. Ильина, И. С. Картографирование растительности поймы р. Оби на отрезке Ханты-Мансийск – Нижневартовское. – Докл. Ин-та геогр. Сибири и Дальнего Востока, Иркутск. 1968, Вып. 17. С. 12 – 19.
66. Ильина, И. С. Обзорное картографирование растительности поймы р. Оби / И. С. Ильина. – Сиб. геогр. сб., 1976, вып. 12, С. 161-182.
67. Ильина И. С. Растительный покров Западно Сибирской равнины / И. С. Ильина, Е. И. Лапшина, Н. Н. Лавренко и др. – Новосибирск: Наука, 1985. – 251 с.
68. Информационный бюллетень «О состоянии окружающей природной среды Ханты-Мансийского автономного округа в 2001 году». Текст. Ханты-Мансийск, 2002. 121 с.
69. Иофф И. Г. Определитель блох Восточной Сибири, Дальнего Востока и прилежащих районов / И. Г. Иофф, О. И. Скалон. – М.: Медгиз, 1954. 275 с.

70. Истомин, А. В. Некоторые реакции биоты на изменение климата в лесных ландшафтах Каспийско-Балтийского водораздела / А. В. Истомин // Вестн. Рос. гос. ун-та им. И. Канта. 2009. Вып. 7. С. 15-22.
71. Карасёва Е. В. Экологические особенности млекопитающих — носителей лептоспиры Grippotyphosa и их роль в природных очагах лептоспироза / Е. В. Карасёва // Фауна и экология грызунов. М, 1971.С.45−53.
72. Карасёва, Е. В. Методы изучения грызунов в полевых условиях: учёты численности и мечения / Е. В. Карасёва, А. Ю. Телицына. – М., 1996.
73. Кислый, А. А. Распределение красной полёвки *Myodes rutilus* (Pallas, 1779) в Западной Сибири / А. А. Кислый, Ю. С. Равкин, И. Н. Богомолова, С. М. Цыбулин, В. П. Стариков, В. В. Панов, В. А. Юдкин, Л. Г. Вартапетов, С. А. Соловьёв // Сибирский экологический журнал. – 2019. – Т. 26. – № 1. – С. 14-28.
74. Численность и распределение узкочерепной полёвки *Lasiopodomys gregalis* (Pallas, 1779) (Cricetidae, Rodentia) в Западной Сибири / А. А. Кислый, Ю. С. Равкин, И. Н. Богомолова, С. М. Цыбулин, В. П. Стариков // Поволжский экологический журнал. – 2020. – № 2. – С. 209-227.
75. Кислый А. А. Распределение лесных полёвок *Myodes* Craseomys (Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae) в Западной Сибири / А. А. Кислый, Ю. С. Равкин, В. П. Стариков, С. М. Цыбулин, В. В. Панов, В. А. Юдкин, И. Н. Богомолова // Зоологический журнал. – 2022. – Т. 101. – № 10. – С. 1162-1172.
76. Колчева, Н. Е. Структура и динамика населения мышевидных грызунов в пойменных местообитаниях / Н. Е. Колчева // Поволж. экол. журн. – 2004. – № 3. – С. 285-294.
77. Кошкина, Т. В. Популяционная регуляция численности у грызунов: автореф. дис. … д-ра биол. наук. Свердловск, 1974 59 с.
78. Кузякин, А. П. Зоогеография СССР / А. П. Кузякин // Учёные записки МОПИ им. Н. К. Крупской. – Т. 109, вып. 1. – М., 1962. – С. 3-182.

79. Кулик, И. Л. Фауна мелких млекопитающих лесной зоны Коми АССР / И. Л. Кулик, Н. А. Никитина // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.65. Вып.6. 1960. С.3-16.
80. Куприянова, И. Ф. Численность и биотопические взаимоотноше-ния бурозубок (Insectivora, Soricidae) в Архангельской области / И. Ф. Куприянова // Фауна и экология животных. М. : Ч.2. 1976. – С.170-184.
81. Куприянова, И. Ф. Бурозубки в средней тайге бассейна р. Вычегды (Коми АССР) / И. Ф. Куприянова // Экология животных лесной зоны. М. 1990. С.97−111.
82. Кучерук, В. В. Краткий очерк экологии водяной крысы в северной части Волго-Ахтубинской поймы / В. В Кучерук, Н. В. Тупикова, П. А. Пантелеев, Л. Н. Елесеев // Вопр. Эпидемиологии и профилактики туляремии. М.: Гос. изд-во мед. Литературы, 1958. С. 33-47.
83. Кучерук, В. В. Новое в методике количественного учета грызунов и землероек / В. В. Кучерук // Организация и методика учета птиц и вредных грызунов. М. : Изд-во АН СССР, 1963. С. 159-184.
84. Кучерук В. В. Грызуны – обитатели построек человека и населённых пунктов различных регионов СССР / В. В. Кучерук // Общая и региональная териогеография. М. : Наука, 1988. С. 165-237.
85. Крыжановская, В. В. Грызуны поймы Оби, их эпидемиологическое и хозяйственное значение / В. В. Крыжановская // Природа поймы реки Оби и ее хозяйственное освоение. Томск : Изд-во Томского ун-та, 1963. С. 293-301.
86. Лаптев, И. П. Млекопитающие таёжной зоны Западной Сибири / И. П. Лаптев. – Томск. : Изд-во Томского университета, 1958. – 285 с.
87. Лаптев, И. П. Фауна наземных позвоночных поймы рек бассейна Оби и вопросы охотничьего хозяйства / И. П. Лаптев // Природа поймы реки Оби и её хозяйственное освоение. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1963. С. 279-292.

88. Ларина, Н. И. К методике выделения возрастных групп у некорнезубых полёвок / Н. И. Ларина, В. А. Лапшов // Физиологическая и популяционная экология животных. – Саратов : Изд-во СГУ, 1974. – вып. 2 (4). – С. 92-97.
89. Леонов, Ю. А. Контакты ондатры с водяной крысой и полёвкой-экономкой в озёрных котловинах Северной Кулунды / Ю. А. Леонов, Л. А. Барбаш // Ондатра Западной Сибири (биоценотические связи, паразитофауна, эпизоотии и меры их профилактики). Новосибирск: Наука, 1966. С. 30-39.
90. Лещинский, С. В. Палеоэкологические исследования, тафономия и генезис местонахождения Луговское / С. В. Лещинский // Археология, этнография и антропология Евразии. 2006. № 1. С. 33-40.
91. Лисовский, А. А. Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты (Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 56) / А. А. Лисовский, Б. И. Шефтель, А. П. Савельев, О. А. Ермаков, Ю. А. Козлов, Д. Г. Смирнов, В. В. Стахеев, Д. М. Глазов. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2019. 191 с.
92. Литвинов Н., Панов В.В. Структурные связи как элемент биоразнообразия в сообществах грызунов Северной Барабы // Успехи совр. биол. 1998. Т. 118. С. 101–108.
93. Литвинов, Н. Сообщества и популяции мелких млекопитающих в экосистемах Сибири. Новосибирск: ЦЭРИС, 2001. 128 с.
94. Литвинов, Н. Динамика структуры сообществ грызунов модельных ландшафтов в связи с проблемами стабильности и устойчивости / Н. Литвинов, С. А. Абрамов, В. В. Панов // Сообщества и популяции животных: экологический и морфологический анализ. Новосибирск–М.: Тов. научн. изд. КМК, 2010. С. 66-92.
95. Литвинов, Ю. Н. Цикличность популяции водяной полевки как фактор биоразнообразия в экосистемах Западной Сибири / Ю. Н. Литвинов, В.

Ю. Ковалева, В. М. Ефимов, Ю. К. Галактионов // Экология. – 2013. – № 5. – С. 383-388.

96. Литвинов, Ю. Н. Фауно-экологические исследования на Таймыре: млекопитающие и птицы / Ю. Н. Литвинов, И. И. Чупин. – Новосибирск : Издательство Сибирского отделения РАН, 2018. – 382 с.
97. Лукьянова И. В. Многолетние и сезонные изменения структуры популяций у бурозубок / И. В. Лукьянова // V съезд Всесоюз. териол. о-ва АН СССР. М.: Наука. Т.2. 1990. С.177-178.
98. Максимов, А. А. Основные типы туляремийных очагов, их характеристика и географическое распространение в РСФСР / А. А. Максимов // Доклады АН СССР. – 1947. – Т. 57, №5. – С. 501-503.
99. Максимов, А. А. Географическое распространение и ландшафтно-экологическая структура ареала водяной крысы / А. А. Максимов // Доклады АН СССР. – 1956. – Т. 109, № 2. С. 389-392.
100. Максимов, А. А. Гидрологический режим водоемов и прогнозы трансмиссивных вспышек туляремии / А. А. Максимов // Изв. Новосиб. отд-ния Географ. общества СССР. – 1958. – № 2. С. 23-242.
101. Максимов, А. А. К методике прогнозов массовых размножений водяной крысы в Западной Сибири / А. А. Максимов // Известия СО АН СССР. 1958. № 6. С. 137-142.
102. Максимов А. А. Фауна мелких млекопитающих в природных очагах туляремии Западной Сибири и роль водяной крысы как основного эпидемически опасного вида грызуна в этих очагах / А. А. Максимов // Водяная крыса и борьба с ней в Западной Сибири. Новосибирск, 1959. – С. 217-237
103. Максимов, А. А. Структура и динамика биоценозов речных долин / А. А. Максимов. – Новосибирск : Наука, 1974. – 260 с.
104. Максимов, А. А. Типы вспышек и прогнозы массовых размножений грызунов / А. А. Максимов. – Новосибирск : Наука, 1977. – 189 с.

105. Максимов, А. А. Массовые погодные подвижки мелких млекопитающих как биологический процесс / А. А. Максимов, А. С. Николаев //Биологические проблемы природной очаговости болезней. Изд – во «Наука» Сибирское отделение. Новосибирск, 1981. С. 182-194.

106. Максимов, А. А. Статистическая характеристика видовой структуры населения землероек и грызунов в пойме Оби / А. А. Максимов, Л. Н. Ердаков, В. Е. Сергеев, В. В. Салтыков // Сукцессии животного населения в биоценозах поймы реки Оби. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1981. С 5-63.

107. Максимов, А. А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз / А. А. Максимов. – Новосибирск : Наука, 1984. – 250 с.

108. Максимов, А. А. Циклические процессы в сообществах животных (биоритмы, сукцессии) / А. А. Максимов, Л. Н. Ердаков. – Новосибирск: Наука, 1985. 237 с.

109. Маркина, Т.А. Влияние половодья на сезонную динамику численности и структуру населения мелких млекопитающих юго-востока Мещеры / Т. А. Маркина // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2010. – Т. 12, № 1. – С. 147-152.

110. Малюшина, Е.П. О северной границе распространения *Ixodes persulcatus* в Тюменской области / Е. П. Малюшина // Природно-очаговые болезни. – Тюмень, 1963. – С. 54-55.

111. Малюшина, Е. П. Материалы к экологии клещей *Ixodes persulcatus* в очагах клещевого энцефалита Тюменской области / Е. П. Малюшина // Природноочаговые инфекции и инвазии Западной Сибири. – Тюмень, 1969. – С. 65-69.

112. Малюшина, Е. П. Ixodidae Тюменской области / Е. П. Малюшина // Экология животных и фаунистика. – Тюмень, 1983. – С. 52-71.

113. Малюшина, Е. П. Экология иксодовых клещей (Ixodidae) Тюменской области / Е. П. Малюшина, Л. П. Колчанова // Экология животных и фаунистика: сб. науч. тр. Тюмень: ТюмГУ, 2008. С. 158-167.

114. Малькова, М. Г. Особенности зонального распределения гамазовых клещей, связанных с мелкими млекопитающими и их гнёздами в Западной Сибири / М. Г. Малькова // Паразитология. – 2010. Т. 44, № 4. – С. 297-309

115. Малькова, М. Г. Зональные типы паразито-хозяинных комплексов мелких млекопитающих и членистоногих Западно-Сибирской равнины / М. Г. Малькова, А. К. Танцев // Паразитология. – 2011. – Т. 45, №5. – С. 392–400.

116. Маркова, Е. А. Молекулярные и цитогенетические данные о находке восточноевропейской полёвки Microtus rossiaemeridionalis (Arvicolinae, Rodentia) на севере Западной Сибири / Е. А. Маркова, В. П. Стариков, Л. Э. Ялковская, С. В. Зыков, А. В. Морозкина, П. А. Сибиряков // Доклады Академии наук. – 2014. – Т. 455, №5. – С. 603-605.

117. Мещерякова, И. С. Трансмиссивная эпидемическая вспышка туляремии в г. Ханты-Мансийске в 2013 году / И. С. Мещерякова, А. А. Добровольский, Т. Н. Демидова и [др.] // Эпидемиология. 2014. Т. 3, № 5(78). С. 14-19.

118. Морозкина, А. В. Некоторые тенденции в динамике популяции обыкновенной бурозубки (Sorex araneus) города Сургута / А. В. Морозкина, В. П. Стариков // Сборник научных трудов биологического факультета. – Сургут : ИЦ СурГУ, 2011. – Вып. 8. – С. 68-73.

119. Морозкина, А. В. Особенности экологии полѐвки-экономки города Сургута / А. В. Морозкина, В. П. Стариков // Мир науки, культуры, образования. – 2013. – №5(42). – С. 449-452.

120. Морозкина, А. В. Сообщества мелких млекопитающих урбатерриторий Среднего Приобья (на примере города Сургута) :

автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.02.08 / А. В. Морозкина. – Томск : [б. и.], 2015. – 19 с.

121. Наумов Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов / Н. П. Наумов. – М., Л.: Издательство Академии наук СССР, 1948. 204 с.

122. Наумов, Н. П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок / Н. П. Наумов // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. – М., 1955. – Т. 9. – С. 179-202.

123. Нельзина, Е. Н. Способ передачи туляремийного-микроба (Bact. tularense) гамазовыми клещами / Е. Н. Нельзина, В. П. Романов // ДАН АН СССР, 1951, 78 (1). С. 179-180

124. Николаев, А. С. Мелкие млекопитающие поймы реки Оби в ландшафтно-географических зонах Западной Сибири: Автореф. дис. …канд. биол. наук, Новосибирск, 1969. 25 с.

125. Николаев, А. С. Мелкие млекопитающие поймы Оби в ландшафтно-географических зонах Западной Сибири / А. С. Николаев // Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск : Наука, 1972. С. 60-121.

126. Никулина, Н. А. Каталог паразитических гамазовых клещей млекопитающих Северной Евразии (территория России) / Н. А. Никулина. – СПб.: РАН, Териологическое общество, восточный филиал, 2004. Ч 1. 170 с.

127. Никулина, Н. А. Эколого-фаунистическая характеристика некоторых видов паразитических гамазовых клещей мелких млекопитающих в природных комплексах России / Н. А. Никулина // Вестник ИрГСХА. – 2008. – № 32. – С. 55-83.

128. Новиков, В. П. Водяная крыса - проблема решена / В. П. Новиков // Промышленность и экология Севера. – 2010. – № 2. – С. 96-97.

129. Обзор «О состоянии окружающей природной среды Ханты-Мансийского автономного округа в 1997 году». Ханты-Мансийск, 1998. 155 с.

130. Обзор «О состоянии окружающей природной среды Ханты-Мансийского автономного округа в 1999 году». Ханты-Мансийск, 2000. 130 с.

131. Одум, Ю. 1986 Экология. Т. 2 М.: Мир. 376 с.

132. Олсуфьев, Н. Г. Эпизоотология (природная очаговость) туляремии. Туляремия. / Н. Г. Олсуфьев, Т. Н. Дунаева. – М., Мед-гиз, 1960, С. 136–206.

133. Олсуфьев, Н. Г. Кровососущие членистоногие и *Francisella tularensis* / Н. Г. Олсуфьев, В. Г. Петров // Биологические взаимоотношения кровососущих членистоногих с возбудителями болезней человека. – М. : Медицина, 1967. – С. 200-218.

134. Олсуфьев, Н. Г. Природная очаговость, эпидемиология и профилактика туляремии / Н. Г. Олсуфьев, Т. Н. Дунаева. – М.: Медицина, 1970. – 272 с.

135. Остапенко, Н. А. О вспышке туляремии среди населения Ханты-Мансийска и Ханты-Мансийского района в 2013 г. / Н. А. Остапенко, М. Г. Соловьева, А. А. Казачинин, И. И. Козлова, Н. М. Файзуллина, Е. Б. Ежлова // Проблемы особо опасных инфекций. 2015, вып. 2. – С. 28-32.

136. Охотина, М. В. Полиэтиленовая плёнка – перспективный материал для изготовления ловчих заборчиков / М. В. Охотина, В. А. Костенко // Фауна и экология позвоночных животных юга Дальнего Востока СССР. – Владивосток, 1974. – С. 193-196.

137. Павлинов, И.Я. Наземные звери России. Справочник-определитель / И.Я. Павлинов, С.В. Крускоп, А.А. Варшавский, А.В. Борисенко. – М.: Изд-во КМК, 2002. – 298 с.

138. Павлинов И. Я., Лисовский А. А. Млекопитающие России: системат.-географ. справ. М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2012. 604 с.

139. Павловский, Е. Н. Наставление к собиранию и исследованию клещей (Ixodoidea) / Е. Н. Павловский. – Л.: Изд-во АН СССР, 1928. – 107 с.

140. Павловский Е. Н. О природной очаговости инфекционных и паразитарных болезней / Е. Н. Павловский //Вест. АН СССР. 1939. № 10. С. 98-108.

141. Павлов, А. Ф. Особенности тафономии и состава фауны млекопитающих позднеплейстоценового местонахождения Луговское / А. Ф. Павлов, Е. Н. Мащенко // Эволюция жизни на Земле: Матер. II Междунар. симпозиума. Томск: Изд-во НТЛ, 2001. С. 522-524.

142. Панов, В. В. Демографические особенности популяций из 2-х сообществ землероек: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / В.В. Панов; ИСиЭЖ СО РАН. – Новосибирск, 2004. – 17 с.

143. Пантелеев П.А. Популяционная экология водяной полёвки и меры борьбы. М.: Наука, 1968. 255 с.

144. Пахотина, В. А. Клинико-эпидемиологическая характеристика вспышки туляремии в Ханты-Мансийском автономном округе – Югре / В. А, Пахотина, М. Р. Мирошниченко, Т. Ф. Федько, Н. А. Конева // Научный медицинский вестник Югры. 2014. № 1-2. – С. 151-158.

145. Петров, И. Б. Обь-Иртышская пойма. Типизация и качественная оценка земель / И. Б. Петров. – Новосибирск: Наука, 1979. – 136 с.

146. Петухов, В. А. Структура сообществ мелких млекопитающих и их эктопаразиты города Сургута / В. А. Петухов [и др.] // Экология урбанизированных территорий. – 2018. – №3. – С. 19-24.

147. Петухов, В. А. Сообщества и популяции мелких млекопитающих и их эктопаразиты садово-дачных участков Среднего Приобья : автореф. дис. … канд. биол. наук : 03.02.08 / В. А. Петухова. – [Место защиты: Иркут. гос. ун-т]. - Иркутск, 2019. - 19

148. Перович, И. Н., Н. А. Безукладникова. Природная очаговость болезней. Библиографический указатель отечественной литературы 1939— 1974 гг., ч. I и II. БАН, Ленинград, 1978. С.1-853.

149. Пианка, Э. Эволюционная экология. М.: Мир: 1981. 400 с.

150. Попов, В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края: Насекомоядные, рукокрылые, грызуны / Акад. наук СССР. Казан. филиал. – Казань : Б. и., 1960. – 468 с.

151. Попов, В. В. О фауне иксодовых клещей (Ixodidae) Тюменской области / В. В. Попов // Зоол. журн., 1967. Т. 46. Вып. 2. С. 200-207.

152. Попов, В. П. Эпизоотическая ситуация во время вспышки туляремии в Ханты-Мансийском автономном округе (Югра) в 2013 году / В. П. Попов // Дальневосточный журнал инфекционной патологии. – 2014. – № 25. – С. 56-58.

153. Попова, А. Ю. Эпидемиология и профилактика туляремии на эндемичных территориях / А. Ю. Попова, В. В. Мефодьев, Т. Ф. Степанова, Е. Б. Ежлова, А. Н. Марченко – Тюмень: Изд. центр ТГУ, 2016. – 332 с.

154. Путилов, А. А. Особенности переживания половодья мелкими млекопитающими / А. А. Путилов, И. В. Фалеев // Сукцессии животного населения в биоценозах поймы реки Оби. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1981. С 111–124.

155. Пучковский, С. В. Особенности распределения бурозубок (Insectivora, Soricidae) по биотопам в тайге Онежского полуострова / С. В. Пучковский // Фауна, экология и география животных. М., 1969. С. 100-109.

156. Пучковский, С. В. К вопросу о закономерностях биотопического распределения бурозубок / С. В. Пучковский // Тр. Свердловск. пед. ин-та. № 221. Свердловск, 1973. С.109-125.

157. Пучковский, С. В. Сравнение некоторых экологических показателей обыкновенной и средней бурозубок (*Sorex*) / С. В.

Пучковский // Экология животных и фаунистика Тюменской области. Науч. тр. Сборник 16. – Тюмень, 1975. – С. 53-63.

158. Пучковский С. В. Распределение и численность мелких млекопитающих в тайге Тюменской области / С. В. Пучковский // Восьмая Всесоюзная зоогеографическая конференция : тез. докл. - Л., 1985. - С. 352-354.

159. Пучковский, С.В. Распространение и численность бурозубок и сибирского крота в тайге Тюменской области / С. В. Пучковский // Фауна, экология и география позвоночных и членистоногих. – Новосибирск, 1989. – С. 94-105.

160. Пястолова О. А. Полёвка-экономка // Млекопитающие Ямала и Полярного Урала: Сб. науч. тр. – Свердловск,1971. – С. 127-149.

161. Равдоникас О. В. К вопросу о ландшафтно-эпидемиологическом районировании Западной Сибири по туляремии / О. В. Равдоникас // Туляремия и сопутствующие инфекции : материалы науч.- практ. конф. Омск : Зап.-Сиб. кн. изд-во, 1965. С. 243-247.

162. Равкин, Ю. С. География позвоночных южной тайги Западной Сибири (птицы, мелкие млекопитающие и земноводные). / Ю. С. Равкин, И. В. Лукьянова – Новосибирск: Наука, 1976. – 338 с.

163. Равкин, Ю. С. Особенности распределения мелких млекопитающих Западно-Сибирской равнины / Ю. С. Равкин [и др.] // Сибирский экологический журнал. – 1996. – №3-4. – С. 307-317.

164. Равкин, Ю. С. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления / Ю. С. Равкин, С. Г. Ливанов. – Новосибирск : Наука, 2008. – 205 с.

165. Растительный покров Западно-Сибирской равнины / Отв. ред. В. В. Воробьев, А. В. Белов. - Новосибирск: Наука: Сиб. отд-ние, 1985. - 251 с.

166. Роднянская, Э. Е. Роль гидрологического режима ландшафтов р. Оби / Э. Е. Роднянская, Г. С. Самойлова //Природные условия Западной Сибири. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1971, Вып. 1. С. 136-144.

167. Сазонова О. Н. О блохах с грызунов и насекомоядных низовьев Иртыша / О. Н. Сазонова // Новости медицины. Паразитология и трансмиссивные болезни. – М.: Медгиз, 1947. Вып. 5. – С. 29-30.

168. Самусенко Э. Г. О взаимоотношениях ондатры, водяной полевки и полевки-экономки / Э. Г. Самусенко // Бюлл. ин-та биологии АН БССР за 1957 г. 1958. Вып. 3. С. 259–263.

169. Сергеев, В. Е. Землеройки (Soricidae) поймы р. Оби / В. Е. Сергеев // Систематика, фауна, зоогеография млекопитающих и их паразитов. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 77-87.

170. Сергеев В.Е. Воздействие весенне-летних разливов на землероек поймы Оби / В. Е. Сергеев // Сукцессии животного населения в биоценозах поймы реки Оби. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1981. С. 125-146.

171. Скалон, В.Н. Материалы к изучению грызунов Севера Сибири / В.Н. Скалон // Труды по защите растений Сибири. – Новосибирск. – Т. 1 (8), 1931. – С. 183-207.

172. Слуту, И.М. Экология мелких млекопитающих Сибирских Увалов (Западная Сибирь): автреф. дис. … канд. биол. наук. – Новосибирск, 2009.

173. Снигиревская, Е. Н. Материалы по биологии размножения и колебания численности землероек в Башкирском заповеднике / Е. Н. Снигиревская // Труды Башкирского гос. заповедника М., 1947. вып. 1. С. 4968.

174. Стариков, В. П. Пространственная структура населения мелких млекопитающих лесостепной и лесной зон Западной Сибири / В. П. Стариков // Пространственно-временная динамика животного населения

(птицы и мелкие млекопитающие). Новосибирск: Наука, 1985. С. 176-187.

175. Стариков, В.П. Экология полёвки-экономки (Microtus oeconomus) природного парка «Самаровский чугас» / В.П. Стариков, Н.Ф. Гатина // Сб. науч. трудов биол. ф-та. – Сургут, 2005. – Вып. 2.

176. Стариков, В. П. Население мелких млекопитающих природного парка «Самаровский чугас»: итоги и перспективы исследований / В.П. Стариков, К.Е. Карпачева // Сб. науч. трудов. – Екатеринбург, 2008. - Вып. 1.

177. Стариков, В. П. Мелкие млекопитающие околоводных и переувлажненных биотопов г. Сургута / Стариков В. П., Ибрагимова Д. В., Наконечный Н. В. // Экология и природопользование в Югре: мат-лы науч.- практ. конф., посвященной 10-летию кафедры экологии СурГУ. — Сургут: ИЦ СурГУ, 2009. — С. 142—143.

178. Стариков, В. П. Мелкие млекопитающие природного парка "Самаровский Чугас" / В. П. Стариков, А. Берников, Т. М. Старикова А. В. Бородин, А. В. Морозкина // Мир науки, культуры, образования. – 2014. – № 4(47). – С. 413-417.

179. Стариков, В. П. Пойменный комплекс мелких млекопитающих в слиянии рек Оби и Иртыша / В. П. Стариков, А. В. Бородин, К. А. Берников // Вестник Сургутского государственного университета. – 2015. – № 3(9). – С. 29-33.

180. Стариков, В. П. Динамика сообщества мелких млекопитающих в слиянии рек Оби и Иртыша (в фазе депрессии численности водяной полевки) / В. П. Стариков, А. В. Бородин, К. А. Берников // Пест-Менеджмент. – 2016. – № 1-2(97-98). – С. 10-16.

181. Стариков, В. П. Эпизоотологический мониторинг природного очага туляремии пойменно-речного типа в окрестностях города Ханты-Мансийска / В. П. Стариков, Н. П. Винарская, К. А. Берников, Т. М. Старикова, А. В. Бородин, А. С. Скорынина, Е. К. Сарапульцева, С. С.

Самков // Вестник Сургутского государственного университета. – 2016. – Вып. 3. – С. 14-19.

182. Стариков В. П. Сообщества и популяции мелких млекопитающих природных парков Югры / В. П. Стариков, К. А. Берников, А. В. Морозкина, И. М. Слуту // Сургут. гос. ун-т. – Сургут: изд-во « », 2017. (а) 128 с.

183. Стариков, В. П. Материалы по иксодовым клещам (IXODIDAE) мелких млекопитающих Ханты-Мансийского округа – Югры / В. П. Стариков, А. Д. Майорова, Е. С. Сарапульцева, К. А. Берников, Н. В. Наконечный, А. В. Морозкина, А. В. Бородин, В. А. Петухов // Самарский научный вестник. – 2017. (б) – Том. 6. № 2 – С. 88-91.

184. Стариков, В. П. Мелкие млекопитающие и их эктопаразиты (Ixodidae) поймы Средней Оби и сопредельных территорий / В. П. Стариков, А. Д. Майорова, К. А. Берников, Е. С. Сарапульцева // Вестник Сургутского государственного университета. Биологические науки. – 2017. (г) – Вып. 4. – С. 58-66.

185. Стариков, В. П. Комплексная оценка природного очага туляремии в слиянии рек Оби и Иртыша / В. П. Стариков, Н. П. Винарская, А. В. Бородин, К. А. Берников // Проблемы особо опасных инфекций. 2017. (в) вып. 2. – С. 28-31.

186. Стариков, В. П. Экология красной полёвки (*Myodes rutilus*) города Сургута / В. П. Стариков, В. А. Петухов, А. В. Морозкина // Экология и эволюция: новые горизонты: материалы Международного симпозиума, посвящённого 100-летию академика С.С. Шварца (1-5 апреля 2019 г., г. Екатеринбург). Екатеринбург: Гуманитарный университет, 2019. С. 99-100.

187. Стариков, В.П. Мелкие млекопитающие города Сургута / В. П. Стариков, В. А. Петухов, А. В. Морозкина // Сургут: Издательский центр СурГУ, 2021. 98 с.

188. Сукачев, В. Н. Избранные труды. Т. 1. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука, 1972. – 417 с.

189. Тарасов, М. А. Современный кадастр видов носителей туляремийного микроба в очагах разных типов на территории России / М. А. Тарасов, А. М. Поршаков, Л. В. Казакова, У. А. Кресова, Р. А. Романов, А. А. Слудский // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2019. Т. 19, вып. 1. С. 70-78.

190. Телегин, В. И. Долины северных рек как места концентрации и пути проникновения животных на Крайний Север / В. И. Телегина // Природа поймы р. Оби и ее хозяйственное освоение Томск: ТГУ, 1963 С. 343-349

191. Тупикова, Н. В. Учёт численности и массовый отлов мелких млекопитающих при помощи заборчиков / Н. В. Тупикова, В. П. Заклинская, В. С. Евсеева // Организация и методы учёта птиц и вредных грызунов. – М., 1963.

192. Тупикова, Н. В. Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих / Н. В. Тупикова // Методы изучения природных очагов болезней человека. – М. : Медицина, 1964. – С. 154-191.

193. Тупикова, Н. В. Определитель возраста лесных полёвок / Н. В. Тупикова, Г. А. Сидорова, Э. А. Коновалова // Фауна и экология грызунов. – М. : Изд-во МГУ, 1970. – вып. 9. – С. 160-167.

194. Туров, И. С. Биологические группы наземных позвоночных – обитателей речных пойм // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 1958. № 2. С. 62-65.

195. Туров, И. С. Наземные позвоночные речных пойм Волжского бассейна / И. С. Туров // Учёные записки Московского городского педагогического института. 1958, т. 84, вып. 7. – С. 9-71.

196. Уиттекер Р. 1980 Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 326 с.

197. Фащевский Б. В. Экологическое значение поймы в речных экосистемах. / Б. Ф. Фащевский // Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета. - № 5. 2007. - С. 118-129.

198. Фомин, Б. Н. Сукцессионная изменчивость численности и общего разнообразия сообщества мелких млекопитающих пойменного биоценоза / Б. Н. Фомин // Сукцессии животного населения в биоценозах поймы реки Оби. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1981. С 64-77.

199. Формозов, А. Н. Очерк экологии мышевидных грызунов, носителей туляремии / А. Н. Формозов // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МОИП, 1947. Вып. 1. С. 13-43.

200. Формозов, А. Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930 – 1940 гг. / А. Н. Формозов // Сб. «Фауна и экология грызунов». Вып. 3. Изд. МОИП. 1948. С. 3-110

201. Формозов, А. Н. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР / А. Н. Формозов // 2-е изд. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 287 с.

202. Хляп, Л. А. О горных фаунистических комплексах и горных сообществах грызунов и пищух на мелкомасштабной зоогеографической карте России // Млекопитающие горных территорий : материалы междунар. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2007. С. 350 – 353.

203. Чернов А. В. Речные поймы – их происхождение, развитие и оптимальное использование / А. В. Чернов // Соросовский образовательный журнал. 1999. №12. С. 47-54.

204. Шадрина, Е. Г. Реакция популяций мелких млекопитающих на стрессирующие воздействия природного и антропогенного происхождения / Е. Г. Шадрина, Я. Л. Вольперт // Наука и образование. – 2004. – № 2. – С. 38-46.

205. Шепелев А.И. Основы геоэкологии / Учеб. Пособие. – Сургут: Изд.-печ. дом «Дефис», 2004. – 124 с.

206. Шилов И. А. Влияние весеннего паводка на движение численности водяных крыс в различных типах пойм / И. А. Шилов // Зоол. журн. 1954. Т. 33. Вып. 6. С. 1396-1402.

207. Шварц С. С. Биология землероек лесостепного Зауралья. Зоологический журнал. 1955 Т. 34 Вып. 4. С. 915-927.

208. Шварц С. С. Морфологические и экологические особенности землероек на крайнем северном пределе их распространения / С. С. Шварц // Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. (Труды ин-та биологии УРАН СССР. 1962. Вып. 29). Свердловск, 1962. С. 45-51.

209. Шварц, С. С. Экология субарктических Micromammalia Западной Сибири и их роль в экосистемах / С. С. Шварц, В. Н. Большаков // Популяционная экология и изменчивость животных : сборник статей. – Свердловск, 1979. – С. 3-20.

210. Шварц, Е. А. Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса (на примере Валдайской возвышенности) / Е. А. Шварц, Д. В. Дёмин, Д. Г. Замолодчиков. – М. : Наука, 1992. – 127 с.

211. Экология Ханты-Мансийского автономного округа / под ред. В. В. Плотникова. – Тюмень: СофтДизайн, 1997. – 288 с.

212. Юдин, Б.С. Экология бурозубок (р. *Sorex*) Западной Сибири / Б.С. Юдин // Труды Биологического института СО АН СССР. – Новосибирск, 1962. – Вып. 8. – С. 33 – 134.

213. Юдин, Б.С. Фауна землероек (Mammalia: Soricidae) Севера Западной Сибири / Б.С. Юдин // Биологические проблемы Севера. Труды Северо-Восточного комплексного ин-та. – Магадан, 1971. – Вып. 42. – С. 48-53.

214. Юдин, Б. С. Насекомоядные млекопитающие Сибири / Б. С. Юдин. – Новосибирск : Наука, Сибирское отделение, 1989. – 360 с.

215. Якименко В. В. Иксодовые клещи Западной Сибири: фауна, экология, основные методы исследования / В. В. Якименко, М. Г. Малькова, С. Н. Шпынов. – Омск: ООО ИЦ «Омский научный вестник», 2013. – 240 с.

216. Andersen, D. C. Movement patterns of riparian small mammals during predictable floodplain inundation. / D. C. Andersen, K. R. Wilson, M. Falck, M. S. Miller // Journal of Mammalogy 81. – 2000. P. 1087-1099.

217. Bacalbasa-Dobrovici, N. The Danube River and its fisheries. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 106. 1989. – P. 455-468.

218. Balciauskas, L. The influence of spring floods on small mammal communities in the Nemunas River Delta, Lithuania / L. Balciauskas, L. Balciauskiene, A. Janonyte // Biologia 67/6: 2012, - C. 1220-1229

219. Chitty D. Mortality among voles (*Microtus agrestis*) at lake Vyrnwy, Mongomeryshire in 1936 – 9 / D. Chitty // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B-1952. - Vol. 236. - P. 505-552.

220. Dehnel, A. Badania nad rodsajem Sorex L. / A. Dehnel // Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska. Sectio C. – 1949. – V. 4, №2. – P. 17-102.

221. Dehnel, A. The biology of breeding the common shrew (Sorex araneus L.) in laboratory conditions / A. Dehnel // Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska. – 1952. – Sectio C, V. 6. – P. 359-376.

222. Durden, L. A. The sucking lice (Insecta, Anoplura) of the world: a taxonomic checklist with records of mammalian hosts and geographical distributions / L. A. Durden, G. G. Musser // Bulletin of the American Museum of Natural History. – New York, 1994. – №218. – 90 p.

223. Golet, G. H. Decline and recovery of small mammals after flooding: implications for pest management and floodplain community dynamics. / G. H. Golet, J. W. Hunt, D. Koenig // Published online 28 September 2011 in Wiley Online Library. River Res. Applic. 29: P. 183–194.

224. Gubanyi A., Dudich A., Stollmann A., Ambros M. Distribution and conservation management of the Root Vole (Microtus oeconomus) populations along the Danube in Central Europe (Rodentia: Arvicolinae). Lynx, n. s. (Praha), 40: 29–42 (2009).

225. Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica 4(1): 9 pp.

226. Jacob J. 2003. The response of small mammal populations to flooding. Mammalian Biology 68: 102–111.

227. Junk, W. J. The flood pulse concept in river flood-plain systems. / W. J. Junk, P. B. Bayley, R. E. Sparks. // in D. P. Dodge, ed. Proceedings of the International Large River Symposium. Toronto, Ontario, 14-21 September, 1986. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 106, Department of Fisheries and Oceans, Ottawa, Ontario, Canada. 1989. Pages 110-127

228. Kristofik J. Small mammals in floodplain forests Folia Zool / J. Kristofik // 48(3): 1999. P. 173-184

229. Krebs, Ch. J. Population cycles in small mammals / Ch. J. Krebs, J. H. Myers // Advances in Ecological Research London. V. 8: 1974. 267-399.

230. Magurran A. E. Measuring biological diversity / A. E. Magurran. – Oxford, UK: Blackwell Publishing, 2004. – 256 p.

231. Obeng, L. E. Man's impact on tropical rivers. / L. E. Obeng // in M. A. Lock and D. D. Williams. Perspectives in Running Wa-ter Ecology. Plenum Press, New York. 1981. – P. 265-288

232. Pearce, F. 1994. Dam truths on the Danube / F. Pearce // New Sci. 1943. – P. 27-31.

233. Miklós P. Community of small terrestrial mammals in Danubian inundation area in autumn 2013 / P. Miklós, D. Žiak, V. H. Sládkovičová // Folia faunistica Slovaca 20 (2) 2015. – P. 105-111

234. Poulet, A. R. The ecological of forecasting rodent outbreaks in Sachelian agrosystem / A. R. Poulet // Acta Zool. Fennica, 1985, N 173. p. 107 – 111.

235. Sparks R. Need for Ecosystem Management of Large Rivers and Their Floodplains / R. Sparks // BioScience, Vol. 45, No. 3, Ecology of Large Rivers (Mar., 1995), pp. 168-182

236. Starikov V.P. Lice (Anoplura) of Small Mammals in the Middle Ob Region / V. P. Starikov, V. N. Kravchenko, A. V. Borodin [et al.] // Entomological Review. – 2021. – Vol. 101. – No 2. – P. 191-198.

237. Starikov, V. P. Geographic ecological analysis of small mammals of the Northern taiga of Western Siberia / V. P. Starikov., L. G Vartapetov // Contemporary Problems of Ecology. 2021. V. 14, №1. pp. 49-61.

238. Welcomme, R. L. On the nature of large tropical rivers, floodplains, and future research directions. / R. L. Welcomme // J. North Am. Benthol. Soc. 7: 1988. P. 525-526.

239. Williams, A K. Impacts of a flood on small mammal populations of lower Missouri / A. K. Williams, M. J. Ratnaswamy, R. B. Renken // American Midland Naturalist 146, 2001. – P. 217–21.

240. Wijnhoven S. Modelling recolonization of heterogeneous river floodplains by small mammals / S. Wijnhoven, G. van der Velde, R.S.E.W Leuven, A.J.M. Smits // Hydrobiologia 565: 2006. – P. 135-152.

241. Zhang, M. Recovery of a rodent community in an agro-ecosystem after flooding / M. Zhang, K. Wang, Y. Wang, C. Guo, B. Li, H. Huang // Journal of Zoology 272: 2007. – P. 138-147.

242. Zhang, M. Small mammal community succession on the beach of Dongting Lake, China after the Three Gorges Project / M. Zhang, Y. Wang, C. Guo, B. Li, H. Huang, G. Shen, X. Zhou. // Integrative Zoology 9: 2014. – P. 294-308.

243. Zenin, V. N. The first direct evidence of mammothhunting in Asia (Lugovskoe Site, Western Siberia) / V. N. Zenin, E. N. Maschenko, S. N.

Leshchinskiy, A. F. Pavlov, M-J Nadeau // 3 International Mammoth conference / Occasional Papers in Earth Sciences № 5: abstracts, — Whitehorse, 2003. P. 152-155.