

599.32

Б-516

АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР  
ОБЪЕДИНЕННЫЙ УЧЕНЫЙ СОВЕТ ИНСТИТУТА ЗООЛОГИИ  
И ИНСТИТУТА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БИОЛОГИИ

---

На правах рукописи

А. Д. БЕРНШТЕЙН

# ЭКОЛОГИЯ ПИЩУХ ТЯНЬ-ШАНЯ

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель —  
доктор биологических наук  
А. А. СЛУДСКИЙ

АЛМА-АТА — 1966

В Библиотечку Императорского  
зоологического Музея СССР

А. Прохоров

АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР  
ОБЪЕДИНЕННЫЙ УЧЕНЫЙ СОВЕТ ИНСТИТУТА ЗООЛОГИИ  
И ИНСТИТУТА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БИОЛОГИИ

На правах рукописи

А. Д. БЕРНШТЕЙН

18242  
ЭКОЛОГИЯ ПИЩУХ ТЯНЬ-ШАНЯ

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель —  
доктор биологических наук  
СЛУДСКИЙ



АЛМА-АТА — 1966

Работа выполнена в Институте зоологии АН КазССР.

Защита диссертации состоится на Объединенном ученом совете Института зоологии и экспериментальной биологии АН КазССР \_\_\_\_\_ декабря 1966 г.

Автореферат разослан \_\_\_\_\_ 1966 г.

Отзывы на автореферат просим направлять по адресу: г. Алма-Ата, 13, пр. Абая, 38, Институт экспериментальной биологии.

#### Официальные оппоненты:

1. Доктор биологических наук Д. И. Бибиков.
2. Кандидат биологических наук В. П. Хрущелевский.

Диссертация состоит из следующих разделов:

	Стр.
Введение . . . . .	1
1. Места обитания . . . . .	7
2. Характеристика внешних признаков и поведения . . . . .	55
3. Питание . . . . .	78
4. Размножение . . . . .	114
5. Линька . . . . .	156
6. Враги и паразиты . . . . .	167
7. Распространение . . . . .	190
Общее заключение . . . . .	210
Литература . . . . .	216

Объем диссертации 215 страниц машинописи. Список использованной литературы содержит 201 название. В тексте 46 таблиц. Иллюстративный материал состоит из 39 фотографий, пяти рисунков, четырех графиков и диаграмм, семи схем и двух карт.

## ВВЕДЕНИЕ

Изучение жизни в верхних поясах гор представляет большой теоретический и практический интерес. В Советском Союзе эта проблема приобрела особое значение в связи с началом интенсивного освоения горных районов. В то же время наши сведения о фауне высокогорий еще очень не полны. Одной из наименее изученных групп млекопитающих до настоящего времени остаются пищухи или сеноставки (сем. Ochotonidae или Lagomyidae), которые очень характерны для высокогорных ландшафтов Центральной и Средней Азии. На этой территории обитает большая часть представителей современного рода *Ochotona* и здесь же, по-видимому, лежит центр происхождения всего семейства. Особенности распространения азиатских горных пищух и заметная роль в биоценозах делает этих зверьков удобным объектом для изучения общих экологических закономерностей, связанных со своеобразными природными условиями верхних поясов гор.

Предметом нашего исследования послужили пищухи двух видов, обитающие на Тянь-Шане — красная (*O. guttata* Sev.) и большеухая (*O. roylei macrotis* Gunter), которых А. И. Аргипуло (1948) отнес к высокогорной центральноазиатской группе *roylei*. По экологии этих зверьков до последнего времени имелись лишь самые общие сведения, основанные на отрывочных наблюдениях (Огнев, 1940 а, б; Абдусаламов, 1962; Зимина, 1962; Давыдов, 1964). Оставался неясным и вопрос о распространении красной и большеухой пищух на Тянь-Шане и других горных массивах Средней и Центральной Азии.

Учитывая все вышесказанное, мы стремились прежде всего по возможности полно изучить образ жизни тянь-шанских пи-

ших и выяснить, какие именно факторы способствовали выработке у них тех или иных черт экологии. Кроме того, мы попытались уточнить ареалы этих зверьков и проследить закономерности их распределения по территории.

Материал по экологии красной и большеухой пищух собран нами в основном за пять полевых сезонов в 1959—1963 гг. и частично в 1964 году. Общая продолжительность полевых работ составила 33 месяца, большая часть из которых приходится на весну, лето и осень. Стационарные наблюдения проводились в следующих районах: на северном склоне Западного Алатау в окрестностях Б. Алматинского озера, 2300—2900 м\* (1959—1962 гг.), на северном склоне Терекей Алатау в долинах рр. Чоп-Кызылсу и Барекауи, а также на северо-восточных отрогах этого хребта в долинах рр. Большой и Малый Кокпак, 2300—2700 м (1962—1964 гг.); в Центральном и Внутреннем Тянь-Шане: в бассейне р. Куйлю, 2700—2900 м (1962 г.) и на Прииссыкульских сыртах, 3300—3700 м (1962—1963 гг.). Кроме того, выполнен ряд маршрутов на территории Северного, Внутреннего и Центрального Тянь-Шаня.

За время работы добыто и исследовано 1483 пищухи (728 экз. красной и 755 — большеухой), промерено и описано 488 черепов этих зверьков и просмотрено 1420 шкурки для изучения линьки. Большая часть собранного материала хранится в коллекциях Института зоологии АН КазССР.

В процессе работы разработан метод учета численности пищух — отстрел зверьков на ограниченных участках с последующим подсчетом количества семей, приходящихся на 1 га (Бернштейн, 1963); заложено 26 учетных площадок. Поведение зверьков изучалось путем прямых наблюдений в природе, а также в вольере и клетках. Для выяснения характера питания исследовано 748 поедов в местах кормежек пищух, 52 запаса корма, содержимое 1138 желудков и проведены опыты с кормлением зверьков в неволе.

При изучении размножения, помимо общепринятых промеров и взвешивания половых органов, мы просматривали влагалищные мазки и мазки из семенников и их придатков. На основании краниологических и некоторых других признаков составлена таблица для определения возраста пищух. Продолжительность жизни зверьков выяснялась по количеству годичных слоев на срезах стенки нижней челюсти (Бернштейн, Клевезаль, 1965).

\* Здесь и далее имеется в виду высота над уровнем моря.

В местах обитания пищух собрано и проанализировано 38 желудков и около 300 экскрементов четвероногих хищников. Проведены сборы экто-и эндопаразитов. Для изучения взаимоотношений пищух с другими обитателями высокогорий добыто и исследовано около 1800 экз. мелких млекопитающих, принадлежащих к 10 видам: горностаи, солонгой, серый сурок, горная серебристая, тьяньшанская лесная и узкочерепная полевки, лесная и домовая мыши, малая и тьяньшанская бурозубки.

Собранные растения определены канд. биол. наук В. П. Голоскоковым, блохи — Н. П. Бусалаевой и К. Мурзахметовой, иксодовые клещи — канд. биол. наук Г. В. Ушаковой, гамазовые клещи — канд. биол. наук В. А. Бибиковой, краснотелки — К. А. Джанокмеи, вши — Н. А. Безукладниковой, гельминты — канд. биол. наук Е. В. Гвоздевым.

## Глава 1. Места обитания

Красная и большеухая пищухи населяют исключительно верхние пояса гор Средней и Центральной Азии. Вертикальные пределы распространения красной пищухи на Тянь-Шане лежат на высоте от 1700—2000 до 3000—3200 м. Судя по наблюдениям в Зайлийском Алатау, она встречается в основном в лесо-лугостепном и субальпийском поясах, редко поднимаясь выше верхней границы древесной и кустарниковой растительности. Поселения большеухой пищухи на северном склоне Терской Алатау и его северо-восточных отрогах расположены в тех же поясах, на высоте 2300—3300 м. Однако основная часть ареала этого зверька расположена на еще больших высотах в засушливых безлесных высокогорьях центральноазиатского типа. Таковы, в частности, выравненные поверхности сыртов Центрального и Внутреннего Тянь-Шаня (3000—4000 м).

Вторая характерная особенность распределения описываемых зверьков — их строгая приуроченность к каменистым биотопам. Красная и большеухая пищухи наиболее специализированные петрофилы из всех изученных в настоящее время представителей этого семейства. В отличие от пищух большинства других видов они используют в качестве убежищ только готовые укрытия, в основном трещины скал и пустоты между камнями. На сыртах большеухая изредка встречается на открытых пространствах, лишенных камней, но собственных нор она и здесь не делает. Такая строгая специализация

в выборе мест обитания приводит к тому, что на всем протяжении ареала оба эти зверька распределены очень спорадично и редко образуют обширные поселения.

Условия существования красной и большеухой пищух определяются особенностями мест их обитания — природой высокогорий, с одной стороны, и спецификой каменистых биотопов — с другой. Места обитания обоих зверьков на склонах хребтов в лесо-луго-степном и субальпийском поясах по характеру очень сходны между собой. Эти высотные пояса в Заилийском и Терской Алатау характеризуются умеренно-континентальным климатом без резких сезонных и суточных колебаний температур воздуха и значительным количеством осадков (600—800 мм в год), большая часть из которых приходится на весну и первую половину лета. Зимы здесь довольно теплые и многоснежные, причем снежный покров лежит в течение 5—6 месяцев. Достаточное увлажнение способствует развитию богатой травянистой растительности, несмотря на то, что вегетационный период значительно короче, чем в нижележащих поясах. Осыпи и россыпи в лесо-луго-степном и субальпийском поясах окружены обычно бордюром из елей и кустарников. Вместе с травами древесная и кустарниковая растительность обеспечивает пищух кормами во все сезоны. Микроклиматические условия каменистых биотопов также благоприятны для зверьков. Поэтому в указанных районах красная и большеухая пищухи заселяют фактически все скопления обломочного материала и разрушенные участки скал при наличии в них подходящих убежищ. Наибольшей плотности населения этих зверьков достигает на частично задернованных участках с богатой растительностью. На обширных незадернованных каменистых массивах они предпочитают селиться по краям.

Пищухи на Тянь-Шане совсем не так малочисленны, как принято обычно считать. У верхней границы леса в Заилийском Алатау плотность населения красной пищухи летом бывает до 3—3,5 семей на 1 га (Бернштейн, 1963). Большеухая пищуха на северном склоне Терской Алатау на этих высотах еще многочисленнее: плотность ее населения колеблется от 10 до 18 семей на 1 га, а на некоторых небольших участках достигает еще большей величины.\*

---

\* У красной пищухи число семей на участке подсчитывалось по количеству размножающихся пар, а у большеухой пищухи — по количеству размножающихся самок.



В то же время в альпийском поясе Заилийского и Терской Алатау, несмотря на обилие каменистых скоплений, поселения пищух, особенно красной, встречаются гораздо реже. Обычно они бывают здесь приурочены только к участкам с более пышной разнотравной растительностью. Распространение пищух в верхней части склонов лимитирует, по-видимому, очень плотный снежный покров, сохраняющийся большую часть года, в сочетании со скудной кормовой базой.

На сыртах Центрального и Внутреннего Тянь-Шаня, где субальпийский и альпийский пояса представлены своеобразными холодно-засушливыми степными и пустынными ландшафтами, условия существования большеухой пищухи совсем иные и приближаются к таковым в нагорьях Центральной Азии. Рельеф здесь сглаженный, климат сухой и морозный, растительный покров разрежен, а устойчивый снежный покров почти повсеместно отсутствует. Последняя особенность играет существенную роль в жизни зверьков, так как в бесснежных районах они могут в течение всей зимы жить на подножном корме. Возможно, что именно это позволило пищухам заселить внутренние области Тянь-Шаня, а также Восточный Памир и Центральноазиатские нагорья, лежащие на огромных высотах. Плотность населения пищух на сыртах не столь велика, как на северном склоне Терской Алатау, что связано, вероятно, с характером растительного покрова. В наиболее благоприятных местах — на небольших участках осыпей или разрушенных скал, окруженных более богатой растительностью, — в июле 1963 г. мы учитывали в среднем около семи семей (до 35 зверьков) на 1 га. В то же время на сыртах пищухи шире расселяются по территории и чаще встречаются вдали от каменистых местообитаний, поселяясь иногда в песчаных обрывах и стенках кошар.

Динамика численности пищух, обитающих по периферийным склонам хребтов и во внутренних областях Тянь-Шаня, различна. В лесо-луго-степном и субальпийском поясах Заилийского и Терской Алатау плотность населения как красной, так и большеухой пищух мало изменяется по годам. Это характерно и для других обитателей каменистых биотопов названных поясов — для горной серебристой и тяньшанской лесной полевок (Федосенко, 1965). Указанная особенность связана, по-видимому, с тем, что влияние неблагоприятных внешних факторов на мелких млекопитающих здесь относительно ограничено и стабильно. На открытых пространствах сыртов места обитания большеухой пищухи не так хорошо защищены,

а сами зверьки более подвижны, чем на склонах гор с сильно расчлененным рельефом и богатой растительностью. Поэтому численность их в этих условиях подвержена, по всей вероятности, большим колебаниям, чем в нижележащих поясах.

Таким образом, несмотря на одинаковую биотопическую приуроченность, условия существования пищух в разных ландшафтных поясах весьма различны, что не может не сказываться на их биологии.

## Глава 2. Характеристика внешних признаков и поведения

Во внешнем облике красной и большеухой пищух много общего с другими представителями семейства. В то же время черты, связанные со спецификой местообитаний, выражены у них достаточно четко. Зверьки имеют большие уши и очень длинные вибрисы, что характерно и для других петрофилов. Лапы с хорошо развитыми ороговениями на концах пальцев и относительно короткими когтями не приспособлены к рытью, но позволяют свободно передвигаться по камням. Окраска мехового покрова изменяется в зависимости от времени года и соответствует окружающей обстановке: летом в ней преобладают охристые тона, а зимой — светлосерые.

Повадки красной и большеухой пищух также обусловлены жизнью в каменистых биотопах (Бернштейн, 1963). От родственных форм, обитающих в сходных условиях, они отличаются сравнительной молчаливостью. Особенно редко подает голос красная пищуха, что может быть связано с меньшей плотностью ее населения. Тихий «стрекочущий» звук, который изредка издает зверек, ничем не напоминает свистовые позыны других пищух. Тяньшанским пищухам не свойственны агрессивность и активная защита территории. Это противоречит мнению П. П. Тарасова (1958) об острой внутривидовой конкуренции, возникающей у всех степотопов, в частности, у монгольской пищухи. Возможно, ослабление конкурентных отношений у красной и большеухой пищух, а также у алтайской (Н. В. Хмелевская, устн. сообщ.) связано с обилием пищи и убежищ в местах концентрации этих зверьков.

Внутрипопуляционные отношения и характер использования территории у изучаемых нами пищух различны. Красная пищуха живет отдельными семьями, причем семейные участки даже при увеличении численности перекрываются лишь час-

тично. В противоположность этому, у большеухой пищухи нет постоянных пар, а индивидуальные участки разграничены, по-видимому, не так строго. В диссертации приводятся схемы, отражающие размещение зверьков внутри поселений.

Несмотря на указанную разницу в поведении красной и большеухой пищух, ни у той, ни у другой мы не обнаружили черт, характеризующих групповой образ жизни (коллективное использование убежищ и запасов корма, хорошо развитую звуковую сигнализацию и др.). Поэтому вряд ли уместно называть этих зверьков колоннальными.

### Глава 3. Питание

Красная и большеухая пищухи исключительно растительноядны. Список кормовых растений красной пищухи в Зайлийском Алатау насчитывает около 100 видов (Бернштейн, 1963), в Таласском Алатау — около 70 (В. И. Капитонов, устн. сообщ.). В поедях большеухой пищухи на северном склоне Терской Алатау мы отметили растения 59 видов, а на Прииссыккульских сыртах — 47. Однако основу питания пищух на каждом участке составляют растения лишь 10—15 видов, из которых в рационе одного зверька преобладает всего три-четыре. Выбор зависит от обилия растений на данной территории, сезона и индивидуального вкуса зверьков, который проявляется вполне отчетливо.

Сезонная смена кормов у красной и большеухой пищух особенно хорошо выражена в лесо-луго-степном и субальпийском поясах, причем в бесснежный период характер их питания здесь очень сходен. Весной и в первую половину лета они — типичные зеленояды; к осени начинают употреблять, помимо трав, веточки и ягоды рябины, шиповника, жимолости, хвою ели и арчи, а также мхи и лишайники. На сыртах, где веточные корма отсутствуют, рацион большеухой пищухи во все сезоны беднее и менее разнообразен. Однако относительная скудность кормовой базы здесь компенсируется повышенной питательностью растений, что вообще характерно для засушливых высокогорий такого типа (Станюкович, 1960; Яковлев, 1963).

Наиболее существенно стлчается характер питания изучаемых зверьков в зимний период. Красная пищуха, подобно другим сеноставкам, делает на зиму большие запасы корма. Заготовка обычно продолжается с июня до сентября; участ-

вуют в ней в основном взрослые зверьки. Запасы сушатся и хранятся под защитой камней; открытых «стожков» мы не находили. Вес растений из одного запаса в сентябре достигает 8 кг. В «стожках» преобладают целые экземпляры трав или крупные листья *Phlomis oreophila*, *Ligularia persica* и др., а также ветки ели, арчи и лиственных кустарников. Помимо сухих растений из запасов, зверьки в течение всей зимы кормятся ветошью, а также хвоей и корой. Они наносят серьезные повреждения молодой поросли, мешая возобновлению древесных и кустарниковых пород.

Большеухая пищуха в обследованных нами районах Тянь-Шаня запасов корма не делает и поэтому в зимний период должна питаться только растениями на корню. В пределах лесо-луго-степного и субальпийского поясов особенно большое значение в это время приобретают веточные корма, а на сыртах — полынь, которая и зимой сохраняет ценные питательные качества.

Если проанализировать данные по питанию пищух других видов, можно заметить, что и у них растения из запасов часто служат лишь дополнением к основному рациону (Некипелов, 1959; Шубин, 1959 а; Шукуров, 1962 и др.). Поэтому о характере зимнего питания этих зверьков также нельзя судить только по составу из «стожков». Ослабление инстинкта запасаения у большеухой пищухи возможно связано с особенностями территории, которую она издавна населяет — засушливыми бесснежными областями нагорной Азии, где корма очень калорийны и доступны в течение всей зимы.

#### Глава 4. Размножение

Сезон размножения у красной и большеухой пищух на Тянь-Шане ограничен весенне-летними месяцами. Начинается он в апреле, еще до стаивания снега и начала вегетации. Затухание размножения происходит в июле, а в августе оно обычно совсем прекращается. Это дает возможность молодым (последних выводков к зиме подрасти. Сравнительно короткий (четыре месяца) период размножения частично компенсируется интенсивностью этого процесса. В нем принимают участие все без исключения взрослые особи, причем выводки следуют непосредственно один за другим: вторая, а иногда и третья беременность наступает сразу же после родов. Благодаря этому большинство самок приносит за сезон не менее

трех выводков. У отдельных экземпляров спаривание происходит еще до родов: у двух самок большеухой пищухи, имевших крупные эмбрионы, во влагалище мы обнаружили сперму. Возможно, что при этом происходит и оплодотворение, так как у зайцев — представителей того же отряда — зарегистрированы случаи совмещения двух беременностей (Bloch и др., 1954).

Два другие показателя, характеризующие интенсивность размножения — величина выводка (число эмбрионов) и сроки полового созревания — значительно изменяются в зависимости от условий существования пищух. В пределах лесо-луго-степного и субальпийского поясов в выводке у красной пищухи бывает 2—6 детенышей, в среднем 4,2, а у большеухой — 2—7, в среднем — 4, 5. В годы наших наблюдений цифры эти почти не изменялись. Половое созревание у пищух в этих поясах наступает только после перезимовки, в возрасте 7—10 месяцев.

На сыртах взрослые самки большеухой пищухи вынашивают в летние месяцы от 2 до 8, а в среднем — 6 детенышей. Кроме того, молодые самки весенних выводков начинают здесь размножаться уже в июне, в возрасте не более полугода месяцев, едва достигнув половины веса взрослых особей. Это значительно увеличивает плодовитость зверьков в сыртовых популяциях. Если на склонах гор, в лесо-луго-степном и субальпийском поясах сто взрослых особей красной и большеухой пищух приносят за сезон всего 525—560 молодых, то на сыртах эта цифра увеличивается до 1200—1400, приближаясь к таковой у монгольской и даурской пищух (Бернштейн, 1964). Таким образом, межпопуляционные отличия проявляются здесь ярче, чем межвидовые. При этом зверьки, обитающие на склонах гор, отличаются относительным постоянством всех показателей размножения и значительной продолжительностью жизни — больше трети взрослых особей переживает не менее двух зим, а некоторые — три (Бернштейн, Клевезаль, 1965). На сыртах смертность выше, однако смена популяции у большеухой пищухи и здесь происходит не так быстро, как у других обитателей открытых ландшафтов — монгольской и даурской пищух. Те или иные темпы размножения у таких стенотопных зверьков, как тяньшанские пищухи, могут быть связаны и с возможностями расселения, которые на сыртах значительно больше, чем в условиях глубоко расчлененного рельефа склоновых высокогорий.

Эмбриональное развитие у красной и большеухой пищух продолжается, вероятно, месяц. Вполне сформированные эм-

брионы пигментированы и покрыты волосами, что характерно и для ряда других представителей этого семейства — алтайской и северной пищух, которые также устраивают свои убежища среди камней. В то же время у норников — даурской и малой пищух и даже у монгольской пищухи, которая занимает как бы промежуточное положение между этими двумя группами, детеныши появляются на свет голыми и не пигментированными. У последних трех видов новорожденные относительно мельче: вес их составляет всего 4,5—4,6% от веса взрослых по сравнению с 6% у красной и большеухой пищух. Рождение крупных и покрытых шерстью детенышей связано, вероятно, с тем, что режим температуры и влажности в пустотах между камнями менее благоприятен, чем в подземных норах.

Постэмбриональное развитие и рост молодых пищух происходит довольно быстро (Бернштейн, 1964). К двум неделям у красной пищухи открываются глаза и появляются коренные зубы. С этого момента зверьки начинают особенно быстро прибавлять в весе, что связано с появлением в их рационе зелени. К самостоятельной жизни они приступают примерно к 20-му дню жизни. Интенсивный рост продолжается почти до полугода месяцев, после чего он заметно замедляется. Размеры и веса взрослых молодых зверьки достигают обычно к трем месяцам. Развитие черепа у пищух происходит быстрее, чем у большинства мелких млекопитающих, и основные краниологические признаки окончательно формируются уже к 3—3,5 месяцам.

Таким образом, условия обитания оказывают на биологию размножения зверьков заметный отпечаток и черты адаптации выступают здесь особенно ясно. Указанные выше отличия в темпах размножения тьяншанских пищух отражают разнообразие природных условий в верхних поясах гор.

## Глава 5. Линька

Летний и зимний наряды красной и большеухой пищух хорошо отличаются как по окраске, так и по качеству волосяного покрова. Однако вопрос о характере и сроках линьки этих зверьков до сих пор оставался неясным и вызывал существенные разногласия (Бихнер, 1888; Шпитников, 1936; Огнев, 1940 а; Гуреев, 1964). Наши материалы показали, что на Тянь-Шане пищухи имеют две хорошо выраженные сезонные линьки, у каждой из которых есть свои особенности. Смена зимнего

наряда на летний, начавшись ранней весной, затягивается на все лето. Особенно медленно этот процесс протекает у размножающихся самок. У большинства зверьков полностью вылиняет лишь голова и передняя часть тела; на огрузке и частично на спине прошлогодние волосы могут сохраняться до самой осени, и летний мех так и не появляется. Таким образом, «весенняя» линька у красной и большеухой пищух не только очень растянута, но, как правило, бывает не полной. Такое явление частичного невылинивания у пищух до сих пор отмечено не было. Возможно, оно свойственно и другим представителям этого семейства, в частности, алтайской, северной и пищухам Северной Америки, у которых участки зимнего меха также находили до конца лета (Cowan, 1960, Портенко и др. 1963; Н. В. Хмелевская, устн. сообщ.).

Осенняя линька тьяншанских пищух, в отличие от предыдущей, протекает очень интенсивно, и в течение сентября-октября зверьки полностью одеваются в новый зимний наряд. Смена волосяного покрова в этом случае начинается с середины спины; в последнюю очередь вылинивают брюхо и голова. Сроки линьки несколько колеблются в зависимости от пола и возраста пищух, а также от высоты местности над уровнем моря.

Смена ювенильного волосяного покрова у этих зверьков происходит неодинаково. Прибылые красной пищухи в возрасте одного-двух месяцев полностью сменяют свой ювенильный наряд на летний мех, ничем не отличающийся от такового взрослых; возрастная линька у них имеет четкий рисунок и проходит очень интенсивно. У большеухой пищухи вторичный наряд молодых несколько иной, чем у взрослых особей, и возрастная линька не имеет такой определенной последовательности; возможно, часть прибылых, особенно на сыртах, летом полностью не вылинивает.

Отмеченные особенности линьки красной и большеухой пищух, как и другие сезонные явления в жизни этих зверьков, тесно связаны с условиями их существования. Замедленная смена зимнего наряда и тенденция к сокращению линьки наблюдается у многих животных, обитающих в горах или на севере, где летний период очень короток. Помимо пищух, это отмечено у зайца-беляка (Огнев, 1940 а) и некоторых сурков — черношапочного, серого, длиннохвостого и др. (Капитонов, 1964). На крайнем севере, например, на Аляске, зайцы и пищухи линяют всего один раз (Howell, 1924; Thomson,

1953). Все это приводит к мысли, что за счет лишьки зверьки экономят внутренние ресурсы, необходимые им для более важных жизненных функций.

## Глава 6. Враги и паразиты

Наиболее опасные враги пищух на Тянь-Шане — куницы (горноста́й, солонгой, каменная куница). Однако заметное влияние на поголовье зверьков оказывает лишь горноста́й, наиболее многочисленный в каменистых биотопах верхних поясов гор. Пищухи занимают в его рационе значительное место — до 20—40% встреч в желудках и экскрементах. В случае успешной акклиматизации соболя в Заилийском Алатау он также, вероятно, будет добывать обитающую здесь красную пищуху.

Другие хищники и, в частности, лисица добывают пищух лишь на сыртах, где зверьки подвижнее и чаще отходят от каменистых укрытий. В целом в этих районах хищники должны играть большую роль в истреблении пищух. В то же время, при сравнении наших наблюдений с литературными данными по этому вопросу (Пржевальский, 1948; Бром, 1952, 1954; Банников, 1953 и др.), становится несомненным, что влияние хищников на численность пищух во всех высотных поясах Тянь-Шаня значительно слабее, чем в других частях ареала этого семейства и особенно на открытых пространствах равнин и нагорий Центрального Казахстана, Забайкалья, Монголии и Центральной Азии. Это связано не только с хорошими защитными условиями мест обитания красной и большеухой пищух, но и с тем, что количество хищников, особенно перепятых, в высокогорьях Тянь-Шаня сравнительно невелико.

Обе пищухи, обитающие на Тянь-Шане, имеют богатую паразитофауну, близкую по видовому составу. Из эктопаразитов в обследованных нами районах на них зарегистрированы блохи (12 видов), иксодовые клещи (4 вида), гамазовые клещи (7 видов), вши (1 вид) и краснотелки (1 вид). Основную массу в сборах составляют специфические для пищух паразиты, такие, как блоха *Amphalius clarus*, вошь *Horlopleura ochotonae* и некоторые виды, широко распространенные в горах и типичные для каменистых биотопов: блоха *Paraneopsylla ioffi*, клещ *Haemaphysalis warburtoni*. Остальные виды, паразитирующие главным образом на грызунах, встречены лишь в единичных экземплярах.



Еще более специфична фауна гельминтов. Из восьми видов паразитических червей, определенных Е. В. Гвоздевым (1962) по нашим сборам, шесть встречены только у пищух. Это трематода *Haastilesia ochotonae*, цестода *Schizorchis altaica* и 4 вида нематод: *Cephalurus andrejevi*, *Labiostrongylus vesicularis*, *Dermatoxys schumakovitschi* и *MurIELus tjanschanensis*.

Все представители семейства пищух как азиатские, так и американские, имеют гельминтофауну очень близкую по видовому составу, что указывает на общность происхождения и единый центр видообразования современных пищух (Гвоздев, 1962).

Об эпизоотологическом значении красной и большеухой пищух в настоящее время можно судить лишь по косвенным данным. Обмен паразитами между пищухами и другими обитателями высокогорий очень незначителен. Это уменьшает вероятность вовлечения упомянутых зверьков в эпизоотии чумы и других трансмиссивных заболеваний. С большим основанием можно говорить о причастности пищух к гельминтозам овец, так как у них обнаружены паразитические черви, свойственные этим животным.

## Глава 7. Распространение

Ареалы красной и большеухой пищух до сих пор недостаточно ясны. Это связано с малой изученностью территории, на которой они обитают и с не всегда правильным определением видовой принадлежности этих зверьков. Мы попытались собрать возможно наиболее достоверные из имеющихся в настоящее время сведений о распространении красной и большеухой пищух и нанести на карту места их находок. Помимо собственных данных, литературных источников и спроченных сведений, мы использовали для этого коллекционные материалы, хранящиеся в различных зоологических учреждениях Советского Союза.

При сопоставлении полученных данных выявляется определенная закономерность. Красная пищуха населяет в основном периферию гор Средней Азии, встречаясь почти во всех крупных хребтах Северного и Юго-западного Тянь-Шаня, на Гиссаро-Алае и отчасти на Западном Памире. В то же время во внутренних областях этих горных стран, представляющих собой высокие сухие нагорья центральноазиатского типа, как, по-видимому, и в собственно Центральной Азии, эти зверьки

отсутствуют. Ареал большеухой пищухи, напротив, охватывает огромную территорию высочайших нагорий и хребтов Центральной Азии, а также Восточный Памир, Внутренний и Центральный Тянь-Шань и сопредельные с ними хребты. Таким образом, если распространение красной пищухи в значительной степени связано именно с Тянь-Шанем, то для большеухой пищухи эта страна — лишь самая северозападная оконечность ее обширного ареала.

Тот факт, что на большей части занимаемой территории эти пищухи встречаются раздельно, объясняется, вероятно, не просто экологическим викарнатом, а скорее историей формирования ареалов описываемых видов.

Семейство пищух имеет очень древнее происхождение. Примитивные его представители жили еще в олигоцене, а рецентный род *Ochotona*, по мнению А. И. Аргиропуло (1940), появился в третичное время (миоцен). Территория современной нагорной Азии, которая, вероятно, была родиной пищух, в этот период имела на всем протяжении характер невысокой горной страны типа Казахского мелкосопочника. Современный высокогорный рельеф она приобрела лишь в четвертичный период (Кассин, 1960). Таким образом, «высокогорность» центральноазиатских и среднеазиатских пищух — явление сравнительно недавнее в длительной истории формирования этих видов.

Однако, те ландшафтные различия, которые характерны для этой горной страны в настоящее время, появились еще в доледниковую эпоху, когда на периферии обособились отдельные хребты, а внутренние области претерпевали лишь общие поднятия. К началу первого оледенения периферические части Тянь-Шаня имели уже среднегорный рельеф с вертикальной дифференциацией ландшафтов, а внутренний Тянь-Шань так же, как Восточный Памир и нагорья Центральной Азии, сохранил вид высоко поднятого плато, представляющего собой остатки мезозойского пенеплена (Глазовская, 1953). Внутренние и периферические области отличались не только физиономически, но и по характеру растительности, что было связано с климатическими особенностями. На окраинных хребтах, где выпадало достаточное количество осадков, широкое распространение получила древесная растительность. Внутренние же области, отгороженные поднявшимися хребтами от потоков влажного воздуха, оказались в условиях крайней сухости, что привело к развитию здесь в основном степных и пустынных ландшафтов. Следовательно, принимая во

18212

внимание современное распространение зверьков, можно предположить, что становление большеухой пищухи как вида происходило в условиях более или менее открытых ландшафтов, а красная пищуха была исконным жителем облесенных склонов.

Ареалы обеих пищух поначалу были, вероятно, более сплошными. Целостность их могла нарушиться в межледниковое и послеледниковое время, когда усилились эрозионные процессы, и горы стали приобретать свой нынешний облик. На фоне дальнейших поднятий и расчленения горных областей происходило формирование современных ландшафтов, а наряду с этим в общих чертах — и большинства современных ареалов, которые часто приобретали островной характер. Это относится в первую очередь к периферическим областям, где эрозионные процессы протекали наиболее интенсивно. В результате образовались большие перепады высот, и вертикальные пояса стали выражены особенно четко. При таких условиях межгорные впадины становились подчас непреодолимым препятствием для расселения многих млекопитающих и, в частности, пищух. Так, ареал красной пищухи, состоящий из отдельных изолированных участков на периферических хребтах Средней Азии, носит несомненно реликтовый характер. Большеухая пищуха, обитавшая в нагорных областях с менее расчлененным рельефом, имела, вероятно, возможность полнее восстановить свой ареал после отступления ледников и населяет сейчас более обширную территорию. Кроме того, кое-где этот зверек проник и на внешние склоны хребтов, где, благодаря своей пластичности, заселил участки, очень сходные по природным условиям с теми, в которых обитает красная пищуха. Это можно наблюдать, в частности, на северном склоне Терской Алатау.

Использовать скопления камней в качестве убежищ могли еще предки современных пищух. Однако, строгая приуроченность к каменистым биотопам возникла у этих зверьков скорее всего в четвертичный период, в связи с ухудшением условий существования. В результате работы ледников заметно увеличилось количество обломочного материала, и скопления его приобрели большое значение в жизни многих обитателей гор. Каменистые биотопы должны были привлекать зверьков своими хорошими защитными свойствами и благоприятными микроклиматическими условиями. У некоторых представителей горной фауны, таких, как азиатские горные полевки и некоторые пищухи, в частности, красная и большеухая, специализа-

ция зашла особенно далеко, что не может не влиять на их распределение по территории. Во многих случаях пищухи не встречаются на том или ином участке именно из-за отсутствия там подходящих для их жизни скоплений камней. Кроме того, как мы уже говорили в свое время, на распределение пищух влияет характер растительности и снежного покрова.

Таким образом, если общие очертания ареалов красной и большеухой пищух обусловлены, в основном, историческими причинами, то характер распределения зверьков внутри этой территории связан с особенностями их экологии, главным образом, с их стенотопностью.

### Общее заключение

Обе пищухи, встречающиеся на Тянь-Шане,—красная и большеухая — типичные обитатели каменистых биотопов верхних поясов гор. В то же время в ландшафтном отношении большая часть занимаемой ими территории отличается достаточно четко. Эти особенности распределения зверьков находят отражение в их экологии.

Однотипность местообитаний определяет большое сходство во внешнем облике и образе жизни красной и большеухой пищух. Они имеют целый ряд общих черт, наиболее существенны из которых следующие: 1. Покровительственная окраска, с преобладанием летом бурых и охристых тонов, а зимой — светлосерых. 2. Длинные вибриссы и крупные уши. 3. Характерное строение пальцев, с хорошо развитыми роговыми подушечками и короткими когтями, не приспособленными к рытью. 4. Использование в качестве убежищ только естественных укрытий, в большинстве случаев расположенных среди камней. 5. Быстрые и легкие движения, способность к прыжкам и лазанию. 6. Зеленоядность как основной тип питания, без строгой видовой специализации. 7. Четко выраженный весенне-летний сезон размножения. 8. Рождение хорошо сформированных, покрытых шерстью детенышей. 9. Растянутость так называемой «весенней» линьки, которая часто не захватывает задней части тела.

Все указанные черты носят явно адаптивный характер и в той или иной степени присущи многим обитателям каменистых биотопов гор. К этому надо добавить еще спорадичность размещения пищух внутри занимаемой территории, что также связано со спецификой их местообитаний.

Особенно большое сходство обнаруживают популяции изу-

чаемых видов, занимающие близкие по природным условиям территории, в частности, северные склоны Заилийского и Терской Алатау. В этом случае как для красной, так и для большеухой пищух характерны невысокая, но устойчивая плодовитость, большая привязанность к территории, значительная продолжительность жизни и медленная смена популяций, отсутствие резких колебаний численности по годам. Эти особенности, непосредственно связаны между собой и обусловлены хорошими защитными условиями мест обитания пищух в пределах лесо-луго-степного и субальпийского поясов, расположенных на склонах гор с глубоко расчлененным рельефом, где воздействие внешних факторов на поголовье зверьков сравнительно невелико. Подобный тип динамики популяции можно встретить и у обитающих в сходных условиях грызунов, в частности, у длинноохостного суслика и некоторых полевков.

В то же время нельзя забывать, что если для красной пищухи такая природная обстановка типична, то большеухая встречается с ней, вероятно, лишь на границах ареала. Остальная же часть территории, которую занимает этот зверек, по условиям существования больше напоминает засушливые пространства внутренних областей Тянь-Шаня, где у большеухой пищухи обнаруживаются совсем иные популяционные особенности, а именно: 1) повышенная плодовитость, вызванная, вероятно, большой смертностью и выражающаяся в увеличении числа детенышей в выводке, и, что особенно важно, в раннем созревании самок; 2) сравнительно большая подвижность; 3) менее постоянный уровень численности.

Из этого можно заключить, что тот или иной тип динамики популяции определяется не видовой принадлежностью пищух, а условиями их существования. При этом большеухая пищуха проявляет большую экологическую пластичность, что позволяет ей более широко использовать территорию. Однако, учитывая какие именно условия наиболее характерны для каждого из этих зверьков, мы считаем, что для красной пищухи типичен первый из указанных типов динамики населения, а для большеухой — второй. В этом отношении красная пищуха стоит ближе к алтайской, северной и американским пищухам, занимающим обычно каменистые участки по склонам гор и в лесу, а большеухая обнаруживает сходство с обитателями открытых пространств, главным образом, с монгольской пищухой.

Помимо указанных уже особенностей в динамике популяций, изучаемые нами зверьки имеют и более стойкие видовые

отличия. Так, красная пищуха делает большие запасы корма, которые зимой играют существенную роль в ее питании. Она ведет семейный образ жизни, причем каждая пара взрослых зверьков имеет свой участок, где расположены убежища и запасы. Большеухая пищуха, по крайней мере в обследованных нами районах Тянь-Шаня, зимних запасов не делает и в течение всего года живет на подножном корме. Постоянных пар у нее нет, а индивидуальные участки разграничены, по-видимому, не так строго. Последнее может быть связано и с характером питания. Указанные черты возникли у большеухой пищухи, вероятно, в связи с длительной адаптацией к условиям засушливых высокогорий.

Из всего сказанного здесь следует, что пищухи, обитающие на Тянь-Шане, несмотря на целый ряд общих черт, экологически совсем не так близки, как может представиться на первый взгляд. Присущие каждой из них особенности выработались в процессе эволюции, как приспособление к различным условиям среды и отражают историю формирования этих видов.

#### Работы, опубликованные по материалам диссертации

**Бернштейн А. Д.**, 1963. Материалы по экологии красной пищухи (*Ochotona rutila* Sev.) в Занлыском Алатау (Тянь-Шань). Образ жизни и питание. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 68, вып. 4.

**Бернштейн А. Д.**, 1964. Размножение красной пищухи в Занлыском Алатау, Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 69, вып. 3.

**Бернштейн А. Д.** (в соавт. с Клевезаль Г. А.), 1965. Определение возраста красной и большеухой пищух. Зоол. ж., т. 44, вып. 5.

**Бернштейн А. Д.**, очерки «Красная пищуха» и «Большеухая пищуха» (в печати).



Сдано в набор 26/IX — 1966 г. Подписано к печати 19/X — 1966 г.  
Формат бумаги 60×84<sup>1</sup>/<sub>16</sub> физ. печ. лист 1<sup>1</sup>/<sub>4</sub>. Зак. № 1700. УГ06363. Тир. 200.

Типография Управления делами Госплана, Алма-Ата, Мира, 113. КазССР.