

УДК 551.438.23

© 2007 г. П.П. ДМИТРИЕВ

ЗООЛОГИЧЕСКАЯ ГЕОМОРФОЛОГИЯ ИЛИ ГЕОЭКОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Значение биоты в формировании современных поверхностных отложений обсуждается достаточно долгое время. Общеизвестна, например, роль растений в биологическом выветривании. Роль животных, особенно позвоночных, менее очевидна, хотя разрозненные факты в их отношении появляются в литературе с определенной регулярностью.

Основателем зоологической геоморфологии, как почвенной зоологии и многих других комплексных наук, был, по всей видимости, Чарльз Дарвин, опубликовавший в 1881 г. работу “Образование растительного слоя земли деятельностью дождевых червей и наблюдения над их образом жизни” [1]. Она до сих пор не оценена в должной мере ни геоморфологами, ни почвоведом. Между тем Дарвин в этой работе уже обсуждает конкретный механизм действия животных: вынос на поверхность субстрата нижних “слоев” почвы. В это же время, путешествуя по Восточной Монголии, Г.Н. Потанин [2], обратил внимание на сурков, выбрасывающих на поверхность материал из такой глубины, что по их выбросам можно было судить о геологической породе, подстилающей почву. Надо отметить, что и другие исследователи XIX века¹ демонстрировали необыкновенную широту знаний и взглядов, которой можно только позавидовать нашим современникам.

В последующем накапливались многочисленные свидетельства того или иного участия млекопитающих, преимущественно землероев, в процессах формирования земной поверхности и ее рельефа, прежде всего связанные с почвенными исследованиями. Кажется, что многое установлено: норы разрыхляют почву, улучшают аэрацию, способствуют более глубокому увлажнению, защищают почвенную влагу от непродуктивного испарения; осуществляется вынос на поверхность материалов глубинных горизонтов; увеличивается содержание в почве легкорастворимых солей, гипса, карбонатов; формируются специфические формы рельефа; почва обогащается химическими веществами; перемешивание верхнего гумусированного горизонта с материнской породой способствует увеличению мощности гумусового горизонта; разрыхленный почвенный материал становится более подвержен эрозии [4]. Тем не менее, в этой области наших знаний пока не сложилась сколь-либо стройная система взглядов, позволяющая говорить о геоэкологии млекопитающих или зоологической геоморфологии. Прежде всего, не систематизированы конкретные механизмы воздействия зверей, не обсуждаются масштабы роющей деятельности, не оценены исторические и современные тенденции развития геосистем. Что, в сущности, делают животные и к чему эти действия должны приводить?

¹ Филолог В.И. Даль [3] в это же время дает такое определение “байбаковине”: “сурочина, сурочья нора или бугор, земля, изрытая и испорченная сурками, выгребаящими из нор красную глину целыми холмами наверх почвы”.

Деятельность роющих животных, на первый взгляд, кажется элементарной, она складывается из пронизывания почвы ходами и создания выбросов почвы на дневной поверхности. Тем не менее, эта работа вызывает сложные и неоднозначные изменения в геоморфологии суши. Попробуем проанализировать причины и направления этих изменений.

Масштабы роющей деятельности зверей

Для того чтобы рассчитать масштабы роющей деятельности животных, надо представлять себе все разнообразие нор. В.В. Кучеруком обобщена функциональная типизация нор [5], выделены бескамерные (защитные), выводковые, зимовочные, кормовые норы настоящих подземников и, наконец, сложные полифункциональные норы. Мы предприняли попытку количественной их типизации [6]: по диаметру входных отверстий, глубине, длине, объему ходов, количеству выброшенного на поверхность грунта. Теперь мы обобщаем эти сведения, учитываем также площади занимаемых норами поверхностей (табл. 1, 2), что не делалось ранее. Это весьма формальное распределение нор по группам помогает определять конкретное их значение, а может быть в будущем и моделировать его.

Диаметр ходов изменяется от 0.8 см (землеройки) до 30 см в зависимости от размеров тела млекопитающих-норников (и меньше – от структуры грунта). Другие количественные показатели нор зависят от функции нор и биологии видов-хозяев. По длине ходов в одну группу объединяются норы очень несхожих между собой видов, например, сурков и цокоров.

Таблица 1

Распределение групп нор млекопитающих по основным количественным показателям

Вид млекопитающих	Группы нор				
	диаметр ходов, см	длина ходов, м	глубина, см	объем, дм ³	площадь, м ²
<i>Peromyscus</i>	1 (2–4)	1 (0.6–4)	1 (12–50)	1 (0.7–15)	–
Кроты <i>Talpa</i>	2 (5–9)	3 (10–25)	1 (12–50)	2 (30–60)	3 (5–10)
Выхухоль <i>Desmana</i>	–	3 (10–25)	1 (12–50)	–	1 (<1)
Кролики <i>Oryctolagus</i>	4 (20–30)	3 (10–25)	4 (200–400)	3 (200–3000)	–
Суслики <i>Citellus</i>	2 (5–9)	2 (5–8)	4 (200–400)	1 (0.7–15)	1 (<1) 2 (1–5)
Сурки <i>Marmota</i>	3 (9–19)	4 (25–250)	4 (200–400)	3 (200–3000)	3 (5–10) 4 (10–400)
Полевка Брандта <i>Lasiopodomys brandti</i>	1 (2–4)	4 (25–250)	1 (12–50)	1 (0.7–15) 2 (30–60) 3 (200–3000)	2 (1–5)
Тушканчики <i>Dipodinae</i>	1 (2–4) 2 (5–9)	1 (0.6–4) 2 (5–8)	2 (50–80) 3 (80–200) 4 (200–400)	1 (0.7–15)	1 (<1)
Большая песчанка <i>Rhombomys opimus</i>	3 (9–19)	4 (25–250)	4 (200–400)	2 (30–60) 3 (200–3000)	3 (5–10)
Песчанки рода <i>Meriones</i>	3 (9–19)	2 (5–8)	4 (200–400)	2 (30–60)	2 (1–5)
Цокор <i>Myospalax</i>	2 (5–9)	4 (25–250)	1 (12–50) 2 (50–80)	3 (200–3000)	5 (>400)
Барсук <i>Meles</i>	4 (20–30)	3 (10–25)	4 (200–400)	3 (200–3000)	2 (1–5) 3 (5–10)
Песец <i>Alopex</i>	4 (20–30)	3 (10–25)	3 (80–200)	3 (200–3000)	4 (10–400)

Масса и объем грунта, выбрасываемого из нор млекопитающих

Вид млекопитающих	Регион	Ландшафт	Масса и объем грунта (в год на 1 га)	Источник [по 5]
Крот <i>Talpa europaea</i>	Чехия	луг	55–160 т	Groulich, 1959
	Московская область	лес	3.9–18.6 т	Абатуров, 1979
Малый суслик <i>Citellus pygmaeus</i>	Северный Прикаспий	полупустыня	1.5 т	Абатуров, 1979
Суслики <i>Citellus</i> sp.	Украина	степь	24 т	Мигулин, 1946
Тонкопалый суслик его попопки	Прибалхашье	пустыня	2.5 т	Сапоженков, 1965
	Прибалхашье	пустыня	26 т	Карулин, 1960
Слепушонка <i>Ellobius talpinus</i>	Узбекистан	пустыня	20 м ³	Угрюмый, 1934
Цокор <i>Myospalax aspalax</i>	Алтай	луг	3.2 м ³	Махмутов, 1972
			20 м ³	Кучерук, 1963
	Монголия	степь	80 т	Травина, Дмитриев, 1984
Слепыш <i>Spalax</i> sp.	Центральночерноземный регион	лесостепь	7.6 м ³	Злотин, Ходашова, 1974; Скворцова, Утехин, 1969; Ходашова, 1967
Копытный лемминг <i>Dicrostonyx torquatus</i>	Остров Врангеля	тундра	5.1–7.9 т	Кирющенко, 1980
Китайская полевка <i>L. mandarinus</i>	Монголия	степь	до 10 т	Дмитриев, 1988
Полевка Брандта <i>Lasiopodomys brandti</i>	Монголия	сухая степь	6 т*	Дмитриев, Цеофель, 1992
			17 т**	Дмитриев, Цеофель, 1992
Обыкновенная полевка <i>Microtus arvalis</i>			87 м ³	Кучерук и др., 1935
Подземная полевка <i>M. (Pitymys) subterraneus</i>	Карпаты	полонина	0.3 м ³	Полушина, 1975
Кустарниковая полевка <i>M. (P.) majori</i>	Кавказ	луг	146 м ³	Тарасов, 1977
Гоферы <i>Thomomys talpoides</i>	Северная Америка	прерия	0.8–15 т 11.2 т 103 т	Buechner, 1942; Ellison, 1960; Klein, 1997
Тарбаган <i>Marmota sibirica</i>	Сибирь	степь	0.06–0.36 м ³	Тихвинский, 1934

Примечание. * – при средней численности, ** – при высокой численности.

Для характеристики изменений большое значение имеет глубина нор. От того, какие горизонты затрагиваются норами и какого качества почвенные массы выносятся на поверхность, зависит дальнейший ход геоморфологических процессов. Другим важным показателем роющей деятельности является объем норы. От него зависит объем выброшенного на поверхность грунта, хоть и не всегда прямо пропорционально. В.В. Кучерук отмечает, что благодаря длительному существованию нор, а также широкому использованию нор других видов, масса грунта, ежегодно выбрасываемая на поверхность, обычно бывает значительно меньше общего объема нор на данной площади [7]. Кроме того, объем нор часто не дает полного представления о характере воздействия зверьков, так как один и тот же объем грунта может быть вынесен на разную площадь и разными способами. В этом отношении можно выделить три группы нор: 1) *лабильные норы* подземников (кроты, слепыши, цокоры, слепушонки и др.) –

когда довольно большая масса грунта из верхних горизонтов почвы выбрасывается отдельными компактными кучками на большой поверхности; 2) *неподвижные недолговечные норы*, используемые одним поколением зверьков, – например, у мышей и многих полевок каждая свежая нора роется на новом месте (в последнем случае эффект воздействия роющей деятельности, вероятно, близок к таковому первой группы нор); 3) *стабильные норы*, используемые целым рядом поколений животных (например, сурков и многих песчанок): весь объем грунта выбрасывается на локальный участок поверхности почвы. Такие норы приводят к формированию нанорельефа². Мы пытаемся представить общую картину распределения нор по основным количественным показателям (табл. 1).

Как количественный показатель роющей деятельности, важна общая масса выбрасываемого на поверхность грунта. Этот показатель варьирует в больших пределах (табл. 2) в разных регионах и местообитаниях различных видов млекопитающих. Выбрасывание на поверхность грунта происходит неравномерно, и количественная его оценка затруднительна. Это связано с тем, что (1) численность грызунов подвержена резким колебаниям, (2) часть выброшенного грунта подвергается сносу и, наконец, (3) в процессах выбрасывания грунта участвуют многие виды не только млекопитающих, но и других животных. К сожалению, в работах, освещающих роющую деятельность млекопитающих, часто нет сведений о численности зверьков, а также описания способа оценки выбросов.

В разных почвенно-климатических зонах мощность почвенных горизонтов различна. Но обычно землеройки своей деятельностью затрагивают только подстилку и самые верхние горизонты почвы, большинство настоящих подземников, а также мышей и полевок, роет норы в основном в гумусовом горизонте, и только небольшая их часть заглублена, остальные виды роющих млекопитающих, такие как суслики и сурки, могут затрагивать более глубокие горизонты, в том числе и материнскую породу.

Однако и эти показатели оказались недостаточными для раскрытия механизмов воздействия нор на поверхность земли. Важными показателями являются величины выбросов, их распределение по поверхности, распределение самих нор по территории и во времени, направление перемещения грунта в норах и многие другие особенности. Попробуем разобрать некоторые из них.

Формирование зоологического нанорельефа

Действие животных при рытье нор – это перемещение грунта в различных направлениях с последующим его переносом за счет других факторов (рис. 1). При рытье нор всегда присутствует вертикальное³ перемещение грунта зверьками на дневную поверхность, что сопровождается образованием выброса почвы той или иной формы и величины, обычно видоспецифичных.

Судьба выбросов разная, чаще они остаются на месте, перемещаются незначительно, грунт распыляется по поверхности и попадает в ходы нор. Вместе с этим постепенно происходит общая просадка грунта во все полости нор, а поверхность норы нивелируется. Скорости этих процессов различны, зависят от количественных показателей роющей деятельности, а также от структуры грунта и климатических условий. В некоторых случаях судьба выбросов более или менее изучена, выбросы постепенно уплощаясь и зарастая травой, сохраняются в течение 4–5 лет [8] или до 6–7 лет [9].

Если на поверхность выбрасывается однородный по всей глубине рытья материал и какое-то время он остается на месте, рельеф местности чаще не изменяется (рис. 1, А). Мы еще вернемся к этой ситуации. В ином случае, когда выбросы распределены локально, формируется положительный нанорельеф над всей норой или ее частью,

² По отношению к рельефу нор, мы склонны применять термин “нанорельеф”, так как термин “микрорельеф” в геоморфологии используется для обозначения более крупных образований.

³ Мы имеем в виду преобладание вертикальной составляющей.

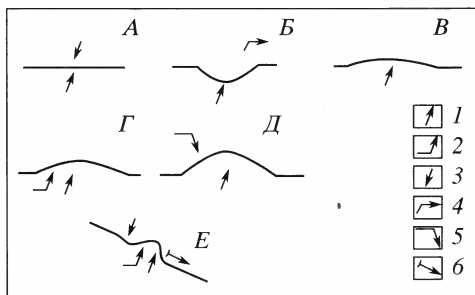


Рис. 1. Направления перемещений грунта в пределах нор млекопитающих и формирование нанорельефа
 А – преимущественно вертикальный вынос грунта (1) из нор и равное ему заплывание и проседание (3),
 Б – то же, но заплывания нет, а преобладает выдувание (золотый вынос (4)) разрыхленного грунта, В –
 то же, что А, но нет проседания и выдувания, Г – преобладает горизонтальный вынос (2), Д – присут-
 ствует золотое осадконакопление (5), Е – присутствует гравитационный снос (6)

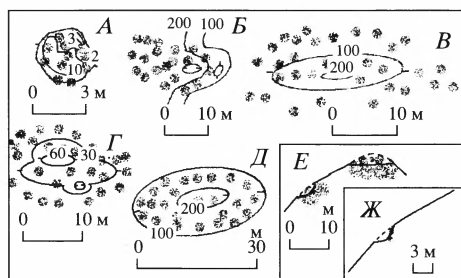


Рис. 2. Основные формы нанорельефа нор млекопитающих. Залиты зоны расположения основных, в т. ч. исторических, нор

Гипсометрические планы: А – нор полевки Брандта (*Lasiodromys brandti*) в Восточной Монголии, Б – бутана тарбагана (*Marmota sibirica*) в Восточном Хангае (Монголия), В – мима-бугра тарбагана в Восточной Монголии, Г – нор малого суслика (*Citellus pygmaeus*) в Прикаспии, Черноморский р-н, Д – нор большой песчанки (*Rhombomys opimus*) в Приаральских Каракумах (Казахстан). Горизонтальности даны в см. Разрезы склонов с эрозией в местах нор (пунктир – линия восстановленного склона): Е – песца (*Alopex lagopus*) [40], Ж – афганской полевки (*Microtus afghanus*) в Бадхызе (Туркмения)

свойственный норам многих млекопитающих (полевкам, пеструшкам, песчанкам). Образование незначительного по масштабу положительного нанорельефа может происходить в том случае, если процессы заплывания и проседания грунта приостанавливаются (рис. 1, В; 2, А). Чаще всего это случается при строительстве полифункциональных нор с объемными (кормовыми) камерами в относительно аридных местобитаниях с суглинистыми (тяжелыми) почвами. Выброшенный на поверхность материал цементируется и задерживается на поверхности длительное время.

Положительные формы нанорельефа выражены резко при наличии горизонтального подземного перемещения грунта, которое ярко проявляется на трудных для рытья грунтах, например щебнистых или карбонатных. В этом случае формируются так называемые “мима-бугры (mima-mounds)”, известные для ряда районов Америки, и Африки [10, 11 и др.]. Их связывают с роющей деятельностью гоферов (преимущественно *Thomomys talpoides*) в Северной Америке (рис. 2, В), туко-туковых (*Ctenomyidae*) и свинок (*Caviidae*) в Южной Америке, вискачи (*Tympanoctomys barrerae*) в пустынных областях Аргентины, африканской бамбуковой крысы (*Tachyoryctes splendens*), в меньшей степени с сусликами и сурками. Мима-бугры в Западном Вашингтоне очень впечатляют своими размерами: в диаметре они от 2.5 до 12 м, высотой – от 0.3 до 2.1 м. Если смотреть на них сверху, они округлы или овальные. Стоят одиночно, иногда сливаются друг с другом. В разрезе бугры выглядят как двояковыпуклые линзы за счет того, что подстилающий, уже нарушенный норами, щебнистый слой почвы несколько прогибается вниз под основание бугра. Дело в том, что везде, где находили мима-бугры, были и весьма своеобразные почвы: они маломощны и лежат на плотном слое обломочного материала различной крупности: от дресвы до щебня (преимущественно величиной от горошины до грецкого ореха). На таких почвах преобладает горизонтальное перемещение зверьками грунта в сторону бугров, где труднопреодолимый для рытья горизонт уже нарушен (рис. 1, Г).

Мима-бугры описаны еще в середине XIX века. Они характеризуются специфическими размерами, формой, распределением (как мы уже описали), а также непонят-

ным происхождением. Среди специалистов и, порой, любителей до сих пор бушуют страстные споры, отстаиваются самые разнообразные гипотезы их происхождения⁴. Зоологическое происхождение мима-бугров впервые достаточно хорошо обосновали У.У. Далквист и В.Н. Шеффер [10]. Кстати, эти авторы предполагали наличие их в Сибири, ссылаясь на монографию С.А. Огнева [12].

По их мнению, бугры в Северной Америке своим происхождением обязаны деятельности гоферов (*Thomomys talpoides*) – грызунов-подземников. Очень трудно было догадаться, как небольшие зверьки могут насыпать такие серьезные “пирамиды”. Толчком к началу формирования бугров служит единичное пронизывание субстрата ходами нор и, следовательно, нарушение щебнистого горизонта. В дальнейшем эти участки становятся своеобразными центрами активности зверьков. Живя на глубине на относительно мягкой почве, зверьки роют в межбугровых понижениях ходы, и, сталкиваясь с необходимостью выбросить грунт на поверхность, перемещают его под землей к центрам активности – буграм.

Основные доказательства зоологического происхождения мима-бугров следующие: 1) сходное распространение бугров и гоферов. Где есть бугры, там живут или обитали в прошлом гоферы; 2) распределение бугров по территории сходно с таковым поселений гофера в тех местах, где бугры не образуются; 3) бугры сложены из материала относительно небольшого размера, который зверьки могут перемещать по норам и выбрасывать на поверхность. В выбросах гоферов встречаются, так же как в материале мима-бугров, камни весом до 140 г. Большого размера камни обнаружены лишь в межбугровых понижениях, а также под основанием бугров; 4) в щебнистом горизонте встречаются следы нор, так называемые “кротовины” (термин российских почвоведов, в американской литературе – “корни нор” – “bugtow roots”), соответствующие по размерам норам гоферов.

Надо сказать, что все эти доводы с таким же успехом согласуются с зоологической гипотезой, как противоречат другим, абиотическим. В некоторых случаях “соавторами” бугров признают термитов⁵, хотя, возможно их роль вторична.

Начиная с американских работ во многих частях света такие своеобразные элементы положительного нанорельефа получают название мима-бугров или мима-подобных им образований (если они отличались от типичных). В России положительные формы нанорельефа, связанные со зверьками называют сусликовинами, сурчинами, бутанами. Понять, насколько эти формы рельефа могут ассоциироваться с мима-буграми, и является одной из наших задач.

В ряде случаев формирование рельефа сусликовин и сурчин (бутанов) происходит по типу мима-бугров [13, 14]. Наибольшей величины сурчины и сусликовины встречаются на трудных для рытья почвах, с присутствием камней, щебнистых и цементирующих прослоев.

Сурчины обладают специфическим рельефом, который требует особого обсуждения, и мы к ним еще вернемся. Однако существуют сурчины и полностью соответствующие мима-буграм. Мы нашли группу таких уникальных сурчин на юге Сухэбаторского аймака в Монголии на краевом шлейфе низкого базальтового плато и по краю прилегающей долины. Максимальный мима-бугор находился в долине (рис. 2, Б), формой и размерами он полностью соответствовал классическим мима-буграм шт. Вашингтон. Склоновые бугры были меньше: наименьший имел длину 7 м, ширину – 3 и высоту – 1.4 м.

Сусликовины и связанные с ними западины, развивающиеся в Прикаспии в результате роющей деятельности малого суслика (*Citellus pygmaeus*), являются предметом жарких споров уже на протяжении ста лет. Эту совокупность положительных и отри-

⁴ Продолжается обсуждение их происхождения и теперь: совсем недавно один геолог выдвинул тектоническую версию: он сравнил появление бугров с распределением земли в собачьей конуре: от постоянной встряски на дне ее появляется что-то наподобие мима-бугров из пыли.

⁵ Анализ огромной литературы по мима-буграм настоящая работа вместить не сможет.

цательных форм рельефа связывали, например, с воздействием вод и ветра, с неровностями дна отступившего моря, с роющей деятельностью сусликов, наконец, с суффозионными процессами [14, 15]. Представления о последней причине до недавнего времени доминировали в литературе [15], однако предполагалось, что сами суффозионные западины формируются в результате неравномерного увлажнения, происходящего, в частности, под влиянием растительности и землероев.

Сусликовины выявляются совсем не повсюду, где есть поселения суслика. Мало того, что они отсутствуют на огромных пространствах ареала малого суслика на супесчаных легких почвах, в ряде случаев их нет и на достаточно тяжелых субстратах. Более того, не описаны сусликовины и у многих других видов сусликов. По нашим предварительным данным, для мест, где формируются заметные сусликовины, весьма характерно обязательное наличие в почве хоть и небольших, но очень трудных для землекопов горизонтов. Это слои раковин морских моллюсков, кальцинированные, карбонатные горизонты и др. В урочище Кривая Лука в Черноярском районе, например, на внешне легких супесчаных почвах мы обнаружили твердый, вероятно кремниевый горизонт толщиной не более 1 см, залегающий на глубине 13 см. Совершенно ясно, что этот не очень плотный и не мощный горизонт (его можно было не заметить при работе тяжелой лопатой) тем не менее является серьезным препятствием для зубов и лапок суслика. Совсем непреодолимой преградой он становится для зверьков, копающих сверху. За время трудного преодоления этого слоя суслик может подвергнуться нападению, поэтому начало рытья для него предпочтительнее на уже перерытых местах. По всей видимости, на трудных для рытья участках все встречаемые норы, как правило, вертикальные, вырыты из глубины – снизу вверх. Мало того, там он копает в относительно влажный период, как это делают и гоферы, копая от мима-буров в поисках корма.

На наш взгляд, главное, что способствует росту вверх уровня сусликовин, с одной стороны, и все большему падению уровня поверхности между ними, в западинах, с другой стороны, это горизонтальное перемещение грунта, направленное в сторону центров активности, т.е. в сторону сусликовин. Начиная копать из глубины сусликовины, зверьки часто открывают вертикальную нору в западине. При этом они не выбрасывают грунт на поверхность в пределах границ западины, а перемещают его назад, в сторону бугра. В окончательном варианте грунт может быть выброшен в пределах сусликовины, или оставлен в норе. В результате последнего действия, по всей видимости, весьма обычного, вертикальная нора отделяется от материнской и становится защитной. Ею пользуются кормящиеся в пределах западины суслики. Именно этот постоянный вектор горизонтального перемещения грунта может обеспечивать постоянное относительно необратимое повышение уровня сусликовины по отношению к уровню западины (рис. 2, Г; [14]). Дополнительным фактором роста сусликовин может служить и эоловое осадконакопление.

В создании нанорельефа нор, кроме зверей, принимают участие и другие факторы.

Описано в литературе образование положительного нанорельефа под действием эолово-зоо-фитогенного фактора [16, 17]. В этом случае собственно нора и выбросы из нее являются только началом многочисленных изменений в пределах локализации норы, а специфическая растительность на норах зверей, как правило, отличающаяся обилием, большой продуктивностью и даже гигантизмом, является причиной эолового осадконакопления (рис. 1, Д). Это тот случай, когда положительный нанорельеф может образовываться и на легких для рытья почвах.

Образующийся эоловый бугор (иногда называемый дюной) в этих случаях бывает весьма различной формы и размеров. Первые сурчины, зарастающие чиём блестящим (*Achnatherum splendens*)⁶, вызывали образование бугров, конкурирующих по размерам с мима-буграми: диаметром до 42 м, высотой – 1.3 м [17]. На норах полевки Брандта в Восточной Монголии, зарастающих кустарником, мелколистной караганой

⁶ Крупнодерновинный ксеромезофильный злак.

(*Caragana microphylla*), бугры точно соответствовали размерам самых сложных нор этих зверьков (3–5 м в диаметре), а их высота не превышала 70 см. Распространение последних, по всей видимости, ограничивалось территориями перевыпаса домашнего скота [18], чему способствует локальная ветровая эрозия почв в этих местах.

Мы показали, что заселение открытых ландшафтов многими кустарниками происходит по норам зверей [19], следовательно, можно предполагать зоологическое происхождение многих эоловых бугров пустынь и степей (с тамариксами, саксаулами и джужгунами).

Близкие процессы имеют место, вероятно, и на солончаках [20] в Монголии в результате роющей деятельности полевки Брандта (*Lasiopodomys brandti*) и даурской пищухи (*Ochotona daurica*). Здесь встречаются бугры разной высоты, разной конфигурации и отличающиеся разнообразными растительными группировками, которые в целом выстраиваются в показательные ряды биоценотической сукцессии и развития этого типа рельефа.

В пустынных областях Аргентины по берегам соленых озер описаны бугры, которые заселяют грызуны (*Tupiaoctomys barrerae*) из восьмизубовых (*Octodontidae*) [21]. Средний бугор высотой около 1 м имеет площадь около 40 м² и несколько десятков входных отверстий нор грызунов, соединенных подземными галереями. Большие бугры имеют “дочерние” бугры меньшей площади и высоты и с простыми защитными норами. Интересно, что весьма сложная норовая система принадлежала, как правило, одиночному животному, плотность популяции, следовательно, не превышала 0.8 зверьков на 1 га, а биомасса 55 г/га. Бугры заняты галофитной растительностью, преимущественно *Atriplex lampa*, кустарником из семейства *Chenopodiaceae*, а также *Chuquiraga arnica* и *Suaeda divaricata*.

Прямо противоположные процессы происходят в том случае, когда выбросы из нор подвергаются водной и ветровой эрозиям, что вместе с провалом ходов нор и проседанием почвы приводит к формированию отрицательных форм нанорельефа (рис. 1, Б). Наиболее известны воронки на норах пустынных грызунов – больших песчанок (*Rhombomys opimus*) [22] и эрозия склонов [23]).

На легких супесчаных почвах выброшенный из создаваемой норы весьма легкий материал подвергается ветровой эрозии, постепенно почва над полостями нор проваливается и прессуется, на следующем этапе место этой небольшой воронки привлекает новых зверей и строится новая нора, затем все повторяется вновь. При значительных размерах воронки, превышающих площадь одной норы песчанок, звери используют для строительства новых нор уже не днища, а борта воронок, что приводит к постепенному росту воронок по площади. Равномерное увеличение размеров воронки связано с тем, что части норы (или норы) в разных частях воронки используются в различное время года: борт северной экспозиции – осенью и зимой, а южной – летом, это связано с температурными условиями в разных частях воронки [24]. В конце концов, в воронке могут располагаться уже не одна, а две-три сложных норы песчанок.

Несмотря на то, что формирование отрицательного нанорельефа в поселениях песчанок не вызывает сейчас каких-либо сомнений, конкретных исследований, посвященных этому вопросу, не хватает, чтобы судить о масштабах и скорости этих процессов. Не достает точных нивелирных съемок в поселениях песчанок, да и документированных раскопок мало. На схеме Ю.А. Дубровского с соавторами [25] показана воронка площадью 37×17 м², глубиной 2 м. Попробуем подсчитать скорость образования воронки, опираясь на результаты этих исследований. Раскопанная нора имеет примерно следующие объемы полостей: 0.25 м³ – ходы, 0.1 м³ – гнездовые камеры и около 0.2 м³ – 12 кормовых камер, т. е. общий объем – около половины кубометра. Если объем образованной над норой воронки составляет около 600 м³, то для образования такой воронки на данном месте по крайней мере 1200 раз должны были существовать (вплоть до полного их разрушения) схожие по размерам норы больших песчанок. Если принять срок создания и разрушения нор равным 10 годам [26], то уже тогда абсолютный возраст норы определяется как начало голоцена. Надо иметь в виду,

что на самом деле возраст еще больше. Во-первых, десятилетний цикл существования норы явно условен, через 5 лет после исчезновения песчанок исчезали по нашим данным только внешние признаки наличия норы, во-вторых, не весь выброшенный на поверхность грунт подвергается эрозии, по крайней мере, часть его остается на месте выноса из норы. С другой стороны, на норах песчанок предпочитают селиться другие многочисленные землерои [22], что может ускорить рост воронок.

По всей видимости, можно получить недостающие сведения и уточнить возраст воронок в поселениях песчанок. Это будут большие величины: тысячелетия, десятки тысячелетий. Раннеголоценовый, а не более ранний, возраст воронок, кажется, подтверждается составом костных остатков, которые находят на поверхности нор больших песчанок (присутствие только рецентных форм, не считая желтой пеструшки (*Eolagurus luteus*) [22]). Сходные воронки мы отмечали в сухих степях в поселениях монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus*) на аллювии древней долины р. Дзабхан в Монголии. Они были меньше размерами, чем у больших песчанок, пропорционально соотношению размеров этих зверьков.

На склонах эрозия интенсифицируется за счет гравитационного сноса (рис. 1, E). Рассматривая эти процессы, можно вернуться к рельефу сурчин. Дело в том, что сурки имеют достаточно высокую и относительно стабильную во времени численность и на протяжении многих поколений проделывают на локальных участках огромную роющую работу. Эта деятельность сурков известна достаточно давно, а нанорельеф их нор получил в некоторых регионах название “бутана”⁷.

Размеры бутанов впечатляют. Общие объемы их бугров могут достигать 46 м³ и даже 162 м³ [27, 28], что определяется протяженностью времени работы зверьков – соответственно 225–450 и 800 лет. По современным представлениям эти показатели возраста явно занижены. Радиоуглеродные датировки костных остатков в норах тарбагана (*Marmota sibirica*) в Монголии дают максимальные показатели в 7–8 тысяч лет [29, 30], которые также следует считать заниженными. К примеру, радиоуглеродное датирование растительных остатков, найденных в норах (впрочем, суслиных) в низовьях р. Колымы, дало результаты: 32800 ± 1400 и 30500 ± 700 лет. На мысе Чукочий на глубине 3 м обнаружена система нор, принадлежащая песцу, возраст 19700 ± 700 лет [31].

Шурфы, закладываемые на норах сурков, дают относительно одинаковую картину. В верхних частях различается профиль сурчины из нескольких слоев породы (до 7), вынесенной зверьками на поверхность и в разной степени переработанной процессами почвообразования. Нижний слой образовался при первичном сооружении норы, последующие – при крупных перестройках. Такое строение раскопанных бутанов не оставляет никаких сомнений в происхождении этих форм рельефа, хотя мнения об ином их происхождении все еще встречаются среди практических геоморфологов [32].

Средние размеры бутанов горных сурков анализируют Р.П. Зиминий и Р.И. Злотиним [33]. Высота бутанов серого сурка (*Marmota baibacina*) в Тянь-Шане достигает 30–46 см, объем 11.8–37.7 м³, а красного сурка (*M. caudata*) в Алайской Долине и на Восточном Памире – 20–46 см и 4.2–33.2 м³ соответственно. Мы встречали в Хангае бутаны тарбагана высотой до 1 м.

В условиях относительно влажного климата сурки селятся на хорошо дренированных почвах: в горах – на относительно крутых склонах, а на равнинах – чаще в местах выхода коренных пород. Каменистый субстрат кроме дренирования нор обеспечивает еще длительную сохранность ходов и камер.

Хотя данных по характеристике этих форм рельефа в литературе много, не до конца ясен механизм их образования. Вместе с рядом других авторов мы считаем, что бутан представляет собой исключительно совокупный выброс грунта на поверхность многими поколениями животных. Мало того, очевидно, что зверьки проделали еще большую работу, чем та, о которой свидетельствует величина бутана. Для бутанов

⁷ Бутан по В.И. Далю [3] – “одинокий степной холм; курган, горка на равнине; бугор, нарытый сурками, байбаками, торбаганами”.

сурка на склонах очень характерна денудация (рис. 1, *Е*): выброшенный на поверхность из нор грунт в значительной степени подвергается сносу. Очевидно, что формирование сурчин идет по типу “мима-бугров”. Объемы бутанов могут полностью соответствовать суммарным объемам полостей нор только на равнине, где денудация ограничивается склонами самого бутана.

Бутан сурка представляет собой меняющийся во времени объект. Со временем часть поверхности бутана проседает над основными полостями норы и кроме бугра образуется так или иначе выраженный провал или воронка (рис. 2, *Б*), частично затем заплывающие мелкоземом. Бутан такой формы, сравнимый с бруствером окопа [34], получил название “бастионный” [35]. В этой стадии формирование формы бутана завершается – он может только увеличиваться в размерах. Среди зоологов применимо понятие “относительный возраст” норы, под которым подразумевается срок активного ее использования [36]. По мере относительного старения бутана происходит его рост и усложнение.

На равнинных местах, как отмечалось в литературе [37], бутаны не имеют такой типичной формы, как на склонах. Здесь иногда трудно столь четко отличить древний бутан от старого. Однако и здесь старые бутаны представляют собой бугры округлой формы, а в древних обычны несколько воронок. Важным критерием для оценки возраста равнинных бутанов может быть их размер [38].

Высота бутанов варьирует в Казахстане от 25 до 90 см и увеличивается с продвижением на север, что, по мнению И.Г. Шубина [39] связано с более высоким там растительным покровом. Мало того, по его мнению, сурки увеличивают высоту бутанов и по мере роста растений, активно копая в июне и июле, и, напротив, разгребают грунт в местах с низким травостоем⁸. Действительно, на бутане образуется своеобразная смотровая площадка, активно используемая зверьками для обзора территории и общения с соседями, визуального и акустического.

Столь же сложные, как у сурков, норы песцов вызывают заметную эрозию вершин и склонов гор [40] (рис. 2, *Д*). Более значительные масштабы эрозии с формированием преимущественно отрицательных форм рельефа, можно объяснить влажными условиями тундры. Разрушение склонов мы наблюдали на небольших буграх Бадхыза, сложенных лёссовыми отложениями. Его вызывало, вероятно, мощное промачивание грунта по норам афганской полевки (*Microtus afghanus*) на фоне иссушенного грунта близлежащих участков (рис. 2, *Е*). Линия отрыва проходила точно по ходам нор. Подобные процессы обычны при разрушении береговой линии по норам полуводных млекопитающих, ондатры, выхухоли и бобра.

Кстати, в этой работе мы специально не обсуждаем специфическую деятельность бобров (норы, плотины), направленную на резкое изменение всей гидрологической и геоморфологической ситуации в местах их обитания. В последнее время появились новые материалы по этой тематике [41].

Зоологическое осадконакопление и перераспределение отложений

Роющая деятельность животных ведет к переотложению осадочных пород. По существу, это “зоологическое осадконакопление”, которое следует отличать от геологического (или выделять внутри геологического). В случае равномерного распределения роющих животных и выбросов из нор, а также при незначительном наземном перемещении выбросов (рис. 1, *А*), происходит, как мы показали, рост профиля почвы [42]: выброшенный на поверхность глубинный материал включается в процессы почвообразования с интенсификацией процессов выветривания. Как было показано, схема увеличения общего профиля почвы за счет зоологического осадконакопления более соответствует современным фактам, чем теория геологического осадконакопления И.П. Герасимова [43].

⁸ Увеличивая тем самым площадь бутана.

В случае локального распределения выбросов (стабильные сложные норы) рост почвенного профиля происходит локально, формируется сложный почвенный покров [44]. При формировании положительных форм нанорельефа зоологическое осадконакопление локализуется и фиксируется в пределах поверхности нор.

Надо особо отметить третий вариант зоологического осадконакопления, который наблюдается вне поверхности родительских нор. Это явление остается за пределами современных исследований, хотя его роль в формировании поверхности суши вряд ли можно переоценить. Речь идет о формировании близ нор материала, подвергающегося ветровой эрозии и выпадающего в виде эоловых осадков на другой территории. В условиях аридного климата такой материал появляется не только в местах нор-котловин выдувания (рис. 2, Д), но и повсюду, где проявлена роющая деятельность: а это миллиарды покопок различных зверей. Часть любых выбросов подвержена выдуванию, не случайно на поверхности выбросов оголяются щебень и камни. По фактическим данным, приведенным в таблице 2, не учитывая временных нор и покопок, можно только предполагать истинные величины выбрасываемого на поверхность грунта. Тонкопалый суслик (*Spermophilopsis leptodactylus*), например, делает от 56 до 305 покопок в сутки, выкапывая подземные части растений, при каждой копке зверек выбрасывает 130–150 г почвы, которая является материалом для развевания [45]. Д.Н. Кашкаров и В.П. Курбатов [46] насчитывали до 14 тыс. покопок на 1 га, следовательно, одновременно имеется почти 2 т песка, который может подвергнуться ветровой эрозии, а по другим подсчетам – до 26 т [45]. В этом плане нельзя не отдать должное и работе многочисленных беспозвоночных-землероев. Соответственно интенсивны и процессы эрозии в местах выдувания, масштабы которой еще предстоит оценить.

Сортировка осадочного материала

При перераспределении отложений идет сортировка осадочного материала. Важным элементом сортировки является вынос зверьками на поверхность материала из нор и перемещение внутри норы грунта определенных фракций, специфических для вида (табл. 3). Физические возможности зверьков определяют максимальную величину транспортируемых в норах камней. Сортировка более мелких фракций идет в результате работы муравьев, термитов и других беспозвоночных. Масштабы этих процессов еще не выяснены.

Выброшенные из нор камни освобождаются от мелкозема водой и ветром и формируют каменистый или щебнистый плащ на поверхности почвы [47]. В аридных условиях (при отсутствии морозобойного выпучивания) трудно вообразить иные пути формирования такого плаща на дневной поверхности. Дальнейшая сортировка каменистого материала происходит под влиянием сил гравитации. Весьма подробно этот процесс описан в поселениях гоферов.

Таблица 3

Максимальные размеры камней, выбрасываемые из нор

Вид	Регион	Фракция, мм
Китайская полевка <i>L. mandarinus</i>	Хангай, Монголия	15
Полевка Брандта <i>Lasiopodomys brandti</i>	Хангай, Монголия	25
Серебристая полевка <i>Alticola argentatus</i>	Хэнтэй, Монголия	40
Копытный лемминг <i>Dicrostonyx torquatus</i>	О-в Врангеля, Россия	40
Даурский цокор <i>Myospalax aspalax</i>	Восточная Монголия	55
Гофер <i>Thomomys talpoides</i>	Колорадо, США	50
Тарбаган <i>Marmota sibirica</i>	Монголия	250

На Колумбийском плато (США) широко распространены земляные бугры типа “мима”, высотой до 2 м и до 20 м в диаметре. Они включают камни размером примерно до 50 мм в диаметре. Кроме того, бугры окружены кругами и сетками из камней. G.M. Cox [48] методом аэрофотосъемки наблюдал различия этих образований в зависимости от крутизны и экспозиции склонов. На выположенных участках бугры были наибольшими по размеру, имели наиболее округлую форму и были целиком окружены плащом отсортированных камней. С увеличением крутизны склонов бугры уменьшались в размерах, становились более асимметричными и вытянутыми вниз по склону (иногда сливаясь с нижележащими в линии). Окружающий плащ камней становился меньшим по размерам или совсем исчезал вверх и вниз от бугра. Боковой плащ развивался ниже по склону, также сливаясь с производным от нижних бугров. Такие различия, видимо, связаны с тем, что манера рытья у гоферов изменяется на разных склонах, кроме того изменяется и характер стока воды на склонах. На наш взгляд, фрагменты породы, выброшенные из нор животных в разное время, подвергаются сносу и перераспределению по склону. На юго-востоке Монголии вокруг невысокой сопки мы наблюдали распределение фрагментов вулканической породы, выброшенные из нор тарбагана: последние, самые крупные, камни встречались на расстоянии 40–60 м от подножия.

Интересно, что разные авторы отмечают мима-бугры на склонах разной крутизны: от 6 и 7° до 35–45°, что могло быть связано как с характером почв, так и с другими факторами. Есть различия в оценке и их формы. Описаны и различные рисунки каменных плащей в виде каменных гребней, цирков, “хвостов” и “крыльев” [48]. Сходное распределение буланов тарбагана по склонам и каменным плащам вокруг них отмечали и мы в Монголии. Это наводит нас на мысль, что мима-бугры на западе США суть буланы (настоящие или бывшие) американских сурков (сами сурки могли быть уничтожены еще индейцами). Распределение по склонам разной крутизны, форма и размеры бугров, характер каменных плащей – все свидетельствует об этом.

Выброс камней на поверхность – одна из сторон зоологического выветривания [46, 49]. Масштабы его часто впечатляют (по визуальной оценке вес камней около норы может иногда достигать нескольких десятков тонн). Это зависит от многих факторов, прежде всего от содержания камней в грунте и относительного возраста нор. Оценка количества и распределения камней на буланах может подвести нас к оценке возраста нор и поселений.

В восточном Хэнтее (Монголия) мы определили количество и распределение камней на двух сурчинах. Норы располагались на делювиальных отложениях в нижней части пологого склона (3–7°) северо-восточной экспозиции невысокой сопки. Первая нора оценивается как молодая [49]: она имеет один вход, бугор сформирован одним выбросом. Камни общим весом 106 кг 890 г распределены по площади 28 м². Наибольшее количество камней сосредоточено непосредственно перед входным отверстием, а наиболее крупные фракции (свыше 150 и 100 мм) – снесены на край бугра (рис. 3, А). Вторая нора – средневозрастная, поверхность над ней уплощена. Входных отверстий четыре, из них расчищены три, общая площадь бугра – около 80 м², площадь с наибольшим содержанием камней – 192 м². Кроме того, отдельные крупные камни встречаются на расстоянии 6–8 м от основного массива. Всего собрано 395 кг 130 г камней, их распределение показано на рис. 3, Б.

На основании этого анализа можно утверждать, что относительный возраст норы 2 больше такового норы 1 примерно в 4 раза, но абсолютный возраст значительно больше, так как камни на норе 2 в большой мере уже подверглись сносу.

Другой составляющей зоологического выветривания является интенсификация обычных механизмов выветривания (физического, химического) коренных пород близ нор сурков. В результате в элювии коренных пород (гранитов, сиенитов, алевролитов, песчаников) или в элювиально-делювиальных отложениях образуются своеобразные воронки, заполненные более тонким материалом, часто уже проработанным

А

1	1	1.5	2	0.6	0	0
2	3	4	3	1	0	0
3	7	7	8	2	0.4	0.6
4	1.3	8	1.3	2	0.6	0
0.3	5	4	5	0.2	0.8	
0	0.1	0.3	0.4	0.4	0	0.4

Б

	0.2		1	1	0.3		0.2	0.3			
	0.3	0.1	0.5	0.6	1	0.3	0.3		0.2		
			0.1	0.6	2	1	0.8	2	0.2		
	0.6	0.6	0.1		4	5	2	0.8	0.2		
2	1	0.5	1	5	1	4	3	1			
	0.4	0.6	0.3	1	8	9	6	6	3		
	0.6	0.9	0.8	0.5	4	3	5	4	3		
0.7	1	1	1	5	3	7	3	1			
0.7	1	2	2	8	7	6	3	1	1		
1	1	2	3	8	7	6	3	1	1	1	
	0.9	0.8	2	1	4	3	2	3	1	0.3	0.2
		0.3	2	1	4	3	0.7	2	0.3	0.2	
		1	2	3	4	4	4	0.6	1	1	0.2
0.1		3	6	11	2	11	0.5	0.6	0.6	2	2
			0.8	11	8	3	1	0.6	1	3	4
		0.4	2	11	3	1	2	0.6	5	6	7
				0.2	0.4	0.3	0.5	1	4	8	5
								0.4	4	7	3

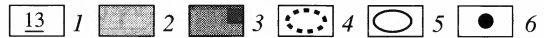


Рис. 3. Распределение камней (кг/м²) на сурчинах (А, Б), восточные предгорья Хэнтэя
 1 – максимальные показатели; преобладание камней: 2 – крупных (>100 мм в поперечнике), 3 – >150 мм;
 граница: 4 – выбросов, 5 – воронки; 6 – вход в уру

процессами почвообразования. Под влиянием деятельности сурков идет мощное разрушение скальных пород [50].

Зоологическое выветривание

Вынос на поверхность камней сопровождается интенсификацией других механизмов выветривания. Дело в том, что нора, особенно сложная полифункциональная нора млекопитающих, представляет собой относительно самостоятельную геологическую и биологическую систему с присущим ей развитием. Этой системе свойственны определенные экологические режимы: температурный, водный и воздушный, приводящие к интенсификации физического выветривания. Эта система обычно включает в себя целый мир микрофлоры, макрофлоры и фауны (сообщества растений и животных), во всем многообразии их метаболизма. Здесь скапливаются разнообразные продукты обмена и разложения, в том числе весьма агрессивные (интенсификация химического выветривания). Все это ведет к формированию толщ коры выветривания в подстилающих почву породах, как осадочных (песчаники, алевролиты), так и вулканических (граниты, сиениты). В коренных породах образуются своеобразные углубления (воронки), специфические для разных видов млекопитающих-норников (полевка Брандта, тарбаган), имеющие тенденции к росту и слиянию друг с другом. Динами-

ка этих процессов только начала проясняться. Примеры таких воронок мы уже публиковали [13, 46, 48–50].

Итак, совершенно очевидно, что геоморфологические процессы (осадконакопление, выветривание, эрозия и т.д.), связанные с деятельностью роющих млекопитающих, наложили существенный отпечаток на характер всей современной земной поверхности. Изменения, которые происходят в коренных породах, в коре выветривания, на дневной поверхности земли под влиянием животных во многом специфичны (даже видоспецифичны, так как зависят от конкретного вида работающего зверя) и зачастую могут вполне идентифицироваться. Действия животных приводит к неоднородности геосистем, их мозаичности. При этом элементы этой мозаики могут рассматриваться как элементарные единицы геосистемы, участвующие в ее развитии и дущим как по вертикали (рост толщи коры выветривания, изменение рельефа), так и по горизонтали (рост и слияние различных элементов).

Многое предстоит еще выяснить. Особенно интересны, на наш взгляд, геоморфологические проявления совокупного населения роющих млекопитающих, в том числе в историческом аспекте. Начало деятельности норников можно связывать с миоценом [51], а наиболее важную роющую деятельность можно датировать, по крайней мере, плиоценом, временем возникновения наземных беличьих. Открытые пространства Палеоарктики прошли долгий путь формирования под постоянным и весьма мощным воздействием животных. Так, к примеру, в плейстоцене и на рубеже голоцена для территории Молдавии были характерны самые разнообразные млекопитающие-земле-рои: два вида сурков, два вида пищух, два вида слепышей, слепушонка, четыре вида полевок и копытный лемминг [52]. Столь же богата норовыми формами так называемая мамонтовая фауна Северной Евразии [53].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дарвин Ч. Образование растительного слоя земли деятельностью дождевых червей и наблюдения над их образом жизни (1881) // Собр. соч. М.-Л.: Гос. изд. биол. и мед. лит., 1936. Т. 2. С. 117–278.
2. Потанин Г.Н. Очерки Северо-Западной Монголии. СПб.: Госиздат, 1881. Вып. 1. 306 с.
3. Даль В.И. Толковый словарь живого русского языка. М.: Гос. изд-во ин. и нац. словарей, 1955. Т. 1. 700 с.
4. Абатуров Б.Д. Млекопитающие как компонент экосистемы. М.: Наука, 1984. 288 с.
5. Кучерук В.В. Норы млекопитающих, их строение, использование и типология // Фауна и экология грызунов (м-лы по грызунам). М.: Изд-во МГУ, 1983. Вып. 15. С. 5–54.
6. Виноградов Б.В., Дмитриев П.П. Аэрокосмические методы и геоэкология млекопитающих // Итоги науки и техники. Сер. зоология позвоночных. М.: ВИНТИ, 1989. Т. 16. 156 с.
7. Кучерук В.В. Воздействие травоядных млекопитающих на продуктивность травостоев степи и их значение в образовании органической части степных почв // Биология, биогеоценология и систематика млекопитающих СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 157–193.
8. Гуляевская Н.Г. Роющая деятельность слепыша, ее ландшафтное и сельскохозяйственное значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГПИ им В.И. Ленина, 1954. 15 с.
9. Жучкова В.К., Утехин В.Д. Влияние роющей деятельности слепыша на растительный покров в лесостепных биогеоценозах // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 134–144.
10. Dalquest W.W., Scheffer V.B. The origin of Mima-mounds of western Washington // J. Geol. 1942. V. 50. ¹1. P. 69–84.
11. Cox G.M. Mounds of mystery // Natural history. 1984. V. 93. № 6. P. 35–46.
12. Огнев С.И. Звери СССР и прилегающих стран. М.-Л.: Госиздат. биол. и мед. лит., 1950. Т. 7. 706 с.
13. Дмитриев П.П. Геоэкология сурков // Сурки Северной Евразии: сохранение биологического разнообразия. М.: Изд-во АБФ, 1996. С. 24–25.
14. Дмитриев П.П. Рельеф сусликовин и условия его формирования на севере Астраханской области // Проблемы социально-экономического развития аридных территорий России. М.: Современные тетради, 2001. С. 391–394.
15. Абатуров Б.Д. Формирование микрорельефа и комплексного почвенного покрова в полупустыне Северного Прикаспия как результат жизнедеятельности малого суслика // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 1985. С. 224–249.

16. Залетаев В.С. Возникновение рельефа "песчано-эфедровых городков" в результате зоофитогенного и эолового процессов // Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука, 1975. С. 113–114.
17. Дмитриев П.П., Гугалинская Л.А., Гуричева Н.П. Происхождение эоловых бугров с чием *Achnatherum splendens* Trin., Nevski в сухих степях Монголии и сурок *Marmota sibirica* Radde // Ж. общ. биол. 1982. Т. 43. Вып. 5. С. 712–718.
18. Храпцов В.П., Дмитриев П.П., Лим В.Д., Худяков О.И. Оценка нарушенности степных экосистем и отдельных их компонентов в Восточной Монголии // Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления. М.–СПб.: Наука, 1993. С. 120–144.
19. Дмитриев П.П. О связи некоторых кустарников степей Монголии с поселениями млекопитающих // Ж. общ. биол. 1985. № 5. С. 661–669.
20. Дмитриев П.П., Худяков О.И., Галсан П. Микромозаичность солончаковых депрессий степей Восточной Монголии как результат деятельности млекопитающих-землероев // Экология. 1989. 15. С. 7–12.
21. Mares M. A., Braun J. K., Channel R. Ecological observations on the octodontid rodent *Tympanoctomys barrerae* in Argentina // Souhwest. Natur. 1997. V. 42. № 4. P. 488–504.
22. Наумов Н.П., Лобачев В.С., Дмитриев П.П., Смирин В.М. Природный очаг чумы в Приаральских Каракумах. М.: Изд-во МГУ, 1972. 404 с.
23. Воронов А.Г. О влиянии роющей деятельности серого суслика (*Citellus pygmaeus*) на размывание склонов // Землеведение. 1936. Т. 38. С. 183–188.
24. Петров В.С. Организационные основы обследования горного и пустынного очагов чумы // М-лы науч. конф. по природной очаговости и профилактике чумы. Алма-Ата: Мектеп, 1963. С. 73–74.
25. Дубровский Ю.А., Неронов В.М., Доброхотов Б.П. и др. Материалы о строении нор больших песчанок по результатам их полной раскопки // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1966. Вып. 8. С. 175–187.
26. Дмитриев П.П., Лобачев В.С. Восстановление численности больших песчанок (*Rhombomys opimus*) после их истребления на севере Приаральских Каракумов // Зоол. ж-л. 1973. Т. 52. Вып. 7. С. 1063–1069.
27. Летов Г.С. Строение жилищ тарбагана // Изв. Иркутск. НИ противочумного ин-та Сибири и ДВ. 1950. Т. 8. С. 46–63.
28. Железова И. Опыт классификации роющей деятельности некоторых грызунов // Сб. студ. геогр. иссл. М.: Изд-во МГУ, 1957. С. 18–19.
29. Динесман Л.Г., Киселева Н.К., Князев А.Н. История степных экосистем Монгольской Народной Республики. М.: Наука, 1989. 215 с.
30. Гугалинская Л.А. История развития почв // Горная лесостепь Восточного Хангая. М.: Наука, 1983. С. 20–32.
31. Губин С.В., Хасанов Б.Ф. Ископаемые норы млекопитающих из лёссово-ледовых толщ Колымско-Индигирской низменности // ДАН. 1996. Т. 346. № 2. С. 278–279.
32. Волкова В.Г. Влияние бутанов тарбагана на степи Юго-Восточного Забайкалья // Природа, население и хозяйство Сибири. Чита: Читинск. кн. изд-во, 1966. С. 30–32.
33. Зимица Р.П., Злотин Р.И. Биоценотическое значение // Сурки. Биоценотическое и практическое значение. М.: Наука, 1980. С. 70–110.
34. Кайзер Г.А. Экология длиннохвостого сурка // Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол. 1940. Т. 18. Вып. 3–4. С. 359–402.
35. Иофф И.Г., Наумов Н.П., Фолитарек С.С., Абрамов Ф.И. Высокогорный природный очаг чумы в Киргизии // Природная очаговость трансмиссивных болезней в Казахстане. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1961. С. 173–324.
36. Ротшильд Е.В. Группировки растительности как показатель относительного возраста поселений больших песчанок // Науч. конф. по природной очаговости особо опасных инфекцион. заболеваний. Саратов: Приволж. кн. изд-во, 1957. С. 89–91.
37. Бибиков Д.И. Горные сурки Средней Азии и Казахстана. М.: Наука, 1967. 199 с.
38. Дубровский Ю.А. Размеры бутанов степных сурков как показатель возраста их поселений // Исслед. географии природных ресурсов. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 133–138.
39. Шубин И.Г. Степной сурок, или байбак // Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Онер, 1969. Т. 1. Ч. 1. С. 233–266.
40. Максимов И.К. О биологических особенностях норения песка // Тр. биол. ин-та Сиб. отд. АН СССР. 1959. № 5. С. 91–100.
41. Завьялов Н.А. Динамика численности и средообразующая деятельность речного бобра в Дарвиновском заповеднике: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЭЖ, 1999. 23 с.

42. *Дмитриев П.П.* Изменение профиля почвы в результате деятельности млекопитающих-землероев // Почвоведение. 1988. № 11. С. 75–81.
43. *Герасимов И.П.* Понятие “почва – природное тело” и его производные // Почвоведение. 1983. № 4. С. 5–12.
44. *Дмитриев П.П., Худяков О.И., Жаргалсайхан Л.* Сукцессионные ряды темнокаштановых почв и степной растительности Монголии, связанные с жизнедеятельностью млекопитающих-землероев // Бюл. Моск. о-ва. испыт. Природы. Отд. биол. 1990. Т. 5. Вып. С. 3–15.
45. *Карулин Б.Е.* К биологии тонкопалого суслика // Фауна и экология грызунов (м-лы по грызунам). М.: МГУ, 1960. С. 165–181.
46. *Кашкаров Д.Н., Курбатов В.П.* Экологический очерк фауны позвоночных центральных Каракумов // Тр. Средне-Азиатского гос. ун-та. Сер. 12а. География. 1929. Вып. 7. С. 56–83.
47. *Дмитриев П.П., Шауер И.* Роющая деятельность млекопитающих как фактор выветривания горных пород и образования щебнистого плаща // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1987. № 11. С. 92–100.
48. *Сох G.M.* Form and distribution of Mima mounds in relation to slope steepness and aspect of the Columbia plateau // Great Basin Naturalist. 1991. V. 50 (1). P. 48–69.
49. *Дмитриев П.П., Худяков О.И., Лим В.Д.* Роль зоологического выветривания в формировании современных поверхностных отложений Восточной Монголии // Геоморфология. 1991. № 3. С. 84–93.
50. *Дмитриев П.П.* Сурки и камни // Сурки Голарктики как фактор биоразнообразия (тез. докл. III между. конф. по суркам). М.: Изд-во АБФ, 1997. С. 38–39.
51. Каталог млекопитающих СССР / И.М. Громов, Г.И. Баранова. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. 456 с.
52. *Давид А.И., Чемыртан Г.Д.* История развития териофауны Молдавии в голоцене // История биоценозов СССР в голоцене. М.: Наука, 1976. С. 207–213.
53. *Смирнов Н.Г.* Некоторые особенности голоценового этапа развития териофауны Урала // История биоценозов СССР в голоцене. М.: Наука, 1976. С. 213–221.

Московский государственный университет,
Биологический факультет

Поступила в редакцию
25.04.2006

ZOOLOGICAL GEOMORPHOLOGY OR GEOECOLOGY OF BURROWING MAMMALS

P.P. DMITRIEV

S u m m a r y

The ground ejection during burrowing of holes leads to zoological sedimentation, the growth of the soil profile and of the crust of weathering, so called zoological weathering. The nanorelief appears when such ejections are locally distributed; it is manifested sharper if horizontal undersurface displacement of ground takes place. In this case mima-mounds are forming: they are known in some regions of America and Africa. Marmot-hills and ground-squirrel-hills are forming in the same way as mima-mounds. Erosion and deflation make negative forms of nanorelief: holes over the burrows, slope erosion.