

Прикаспийский институт биологических ресурсов – обособленное подразделение
Федерального государственного бюджетного учреждения науки Дагестанского
федерального исследовательского центра Российской академии наук

на правах рукописи

Омаров Ризван Ризванович

**ТРОФО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ УСТОЙЧИВОСТИ
И ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИИ ПОЛУДЕННОЙ ПЕСЧАНКИ
(*MERIONES MERIDIANUS* Pallas, 1773) В СЕВЕРО-ЗАПАДНОМ ПРИКАСПИИ**

Специальность: 1.5.15 – Экология (биологические науки)

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук, доцент
Омаров Камиль Зубаирович

МАХАЧКАЛА 2026

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	12
1.1 Изученность некоторых сторон экологии полуденной песчанки (<i>Meriones meridianus</i> Pallas, 1773)	12
1.2 Роль кормового фактора в динамике популяций растительноядных млекопитающих	18
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ.....	28
2.1 Учеты численности	31
2.2 Изучение состояния растительного покрова и особенностей питания	32
2.3 Изучение состава кормов и химизма питания	33
2.4 Изучение особенностей экологии, структуры и состояния популяции	39
ГЛАВА 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	42
ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ И ПОТРЕБНОСТИ В КОРМАХ И ЭНЕРГИИ ПОЛУДЕННОЙ ПЕСЧАНКИ В УСЛОВИЯХ НЕВОЛИ	48
4.1 Переваримость кормов.....	48
4.2 Влияние влажности кормов на их потребление	50
4.3 Влияние массы тела (возраста) на уровень потребления кормов	55
ГЛАВА 5. КОРМОВЫЕ РЕСУРСЫ СРЕДЫ И ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ПОЛУДЕННОЙ ПЕСЧАНКИ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИКАСПИЯ	60
5.1 Продуктивность растительности в районе проведения исследований.....	60
5.2 Сезонная динамика рациона и избирательности питания полуденной песчанки на опытных участках.....	69
5.3 Энергетическая ценность рациона полуденной песчанок на опытных участках	78
ГЛАВА 6. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ХАРАКТЕР РАЗМНОЖЕНИЯ ПОПУЛЯЦИИ ПОЛУДЕННОЙ ПЕСЧАНКИ В РАЙОНЕ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	81

6.1 Численность полуденных песчанок в районе проведения исследований .	81
6.2 Характер размножения популяции полуденной песчанки в Северо-Западном Прикаспии	84
ГЛАВА 7. ХАРАКТЕР ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ТРОФИЧЕСКИХ НИШ	
ЭКОЛОГИЧЕСКИ БЛИЗКИХ ВИДОВ ПЕСЧАНОК РОДА <i>MERIONES</i> НА	
КОЧУБЕЙСКОЙ БИОСФЕРНОЙ СТАНЦИИ.....	93
ВЫВОДЫ	100
БЛАГОДАРНОСТИ	102
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	103
СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ	129

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Одной из фундаментальных и дискуссионных проблем популяционной экологии является изучение механизмов регуляции популяций животных. Для решения этой проблемы необходимо выявить факторы, определяющие динамику численности животных в естественной природе. До настоящего времени продолжаются дискуссии о регулирующей роли отдельных факторов, что связано с недостаточной изученностью конкретных механизмов регуляции популяций. В многочисленных полевых исследованиях экспериментально подтверждена связь плотности популяций растительноядных животных с кормовыми ресурсами среды, которые независимо от других факторов могут определять плотность популяций и играть регулирующую роль (Голенищев, 1958; Bendell, 1959; Mares et al., 1976; Sullivan et al., 1983; Магомедов, 1995; Петросян, Голубков, 2016; Абатуров, 2021). В этом плане наибольший интерес представляет изучение механизмов поддержания высокой плотности массовых видов растительноядных млекопитающих, которые населяют аридные территории.

Аридные экосистемы, несмотря на кажущуюся простоту, характеризуются сложными трофическими взаимосвязями, где грызуны выполняют функцию важнейших потребителей растительной продукции. В ряде исследований показано, что они наряду с копытными интенсивно используют растительные ресурсы, включая корни и другие подземные органы растений (Andersen, 1987). Виды, специализирующиеся на поедании семян, существенно сокращают их банк в почве и вступают в конкурентные отношения за этот ресурс с птицами и насекомыми, например, муравьями. Такая деятельность напрямую регулирует формирование надземной фитомассы, которая служит кормовой базой для копытных (Brown et al., 1979; Kerley, 1991). Одновременно грызуны являются основой рациона многих хищников. Следовательно, их обилие и пространственное распределение являются критическими факторами, определяющими численность и успешность размножения хищных видов (Савинецкий, Шилова, 1986; Дементьев, 2012).

Взаимодействие грызунов и растительности, хищников и других компонентов пастбищных экосистем формирует сложную и динамичную сеть трофических связей. Понимание роли грызунов в этих сетях необходимо для эффективного управления пастбищными угодьями и сохранения биоразнообразия.

Известно, что корма растительноядных млекопитающих отчетливо разделяются на несколько различающихся типов: зеленые вегетативные части растений, сочные (плоды, корневища, луковицы и т.д.) и семена. В соответствии со специализацией питания грызуны также разделяются на три более или менее выраженных типа: виды, предпочитающие в основном зеленые корма; виды, специализированные на питании чисто семенными кормами и виды, для которых характерен смешанный тип питания (Наумов, 1948; Воронов, 1954; Воронцов, 1967 и др.). Во всех случаях наблюдается также много переходных форм. Данная классификация отражает общие закономерности питания, однако в реальных природных условиях, особенно в условиях дефицита кормов в аридных экосистемах, спектр питания конкретных видов варьирует в зависимости от сезона и доступности тех или иных типов кормов. В связи с этим большую актуальность представляют работы по изучению сезонной динамики рациона растительноядных млекопитающих, населяющих аридные территории. Удобным модельным видом для решения данной проблемы является объект данного исследования — полуденная песчанка (*Meriones meridianus* Pallas, 1773).

Полуденная песчанка является одним из наиболее функционально значимых фитофагов степных и полупустынных ландшафтов Северо-Западного Прикаспия, что делает данный вид идеальной моделью для анализа особенностей питания в условиях мозаичности кормовых ресурсов. Это важнейший грызун аридных регионов Старого Света, типичный псаммофил, обитатель песчаных массивов, где предпочитает полужакрепленные пески или закрепленные с оголенными пятнами на вершинах гряд и бугров, с более или менее значительными зарослями кустарников; определенно избегает как хорошо закрепленных травой участков, так и незакрепленных барханов. На развеваемых песках, поросших псаммофитной растительностью она может достигать до 50 ос/га (Павлов, 1959).

Степень разработанности темы. Несмотря на значительные успехи в расшифровке механизмов регуляции численности до сих пор сохраняются противоречия в отношении влияния на характер популяционных процессов двух тесно взаимосвязанных между собой факторов - кормовых ресурсов и плотности (Элтон, 1934; Christian, 1957; Chitty, 1960; Wynne-Edwards, 1964; Наумов, 1967, 1972; Krebs, 1974; Шилов, 1977, 2002; Абатуров, 1975; Башенина, 1977; Шварц, 1980; Бигон и др., 1989; Магомедов, 1995; Щипанов, 2001 и др.). В этих и других работах установлено, что численность животных, с одной стороны, находится под прямым контролем плотности и может быть не связана с кормовыми ресурсами, а с другой стороны, известно, что в большинстве случаев она изменяется в пространстве и во времени в соответствии с величиной и качеством кормовых ресурсов. Это приводит с одной стороны к обострению внутривидовых отношений по мере роста численности, а с другой стороны, рост численности в естественных условиях всегда сопряжен с соответствующим снижением уровня кормовых ресурсов, приходящихся на одну особь (Абатуров, 1975, 1980, 2021; Башенина, 1977; Магомедов, 1995; Петросян и др., 2016). Все это свидетельствует о важнейшей роли кормовых ресурсов среды в динамике популяций, которые независимо от других причин, способны оказывать значительное влияние на численность вида.

Наиболее удобными моделями для проверки изложенных выше положений о роли кормового фактора в регуляции популяций являются массовые виды грызунов, населяющие аридные экосистемы с дефицитом кормовых ресурсов. В числе успешно адаптированных и массовых видов грызунов, населяющих аридные экосистемы можно выделить песчанок. Кроме того, известно, что различные виды песчанок могут образовывать симпатрические поселения и поэтому отдельный интерес представляет и проблема совместного использования кормовых ресурсов в условиях его дефицита. В Северо-Западном Прикаспии полуденная и тамарисковая песчанки, относящиеся к одному роду *Meriones*, образуют симпатрические поселения и в течение длительного времени успешно избегают конкуренции и совместно используют территорию. До настоящего времени в

Северо-Западном Прикаспии не были проведены специальные комплексные исследования сравнительной оценки экологии и пищевых предпочтений этих двух близких видов песчанок. Если популяционная экология и трофо-экология тамарисковой песчанки в условиях Северо-Западного Прикаспия достаточно хорошо изучены (Ахтаев, 1995), то по полуденной песчанке такие исследования не проводились. Для сравнительной оценки этих двух видов песчанок в зоне симпатрии в Северо-Западном Прикаспии необходимо провести сопряженный анализ количественных и качественных показателей питания, а также выявить сезонную и многолетнюю динамику численности обоих видов песчанок в связи с состоянием кормовых ресурсов. Недостаточная разработанность всех этих вопросов не позволяет выявить механизмы совместного сосуществования тамарисковой и полуденной песчанок в условиях дефицита кормов в зоне симпатрии в Северо-Западном Прикаспии.

Цель работы – выявление трофо-экологических механизмов устойчивости и функционирования популяции полуденной песчанки (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) в условиях аридных экосистем Северо-Западного Прикаспия.

Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

1. Определить количественные особенности питания и потребности в кормах и энергии полуденной песчанки в условиях неволи.
2. Установить трофические связи, сезонную динамику рациона и избирательность питания полуденной песчанки на различных по кормообеспеченности участках в Северо-Западном Прикаспии.
3. Выявить сезонную и многолетнюю динамику численности полуденной песчанки в различных по кормообеспеченности участках в Северо-Западном Прикаспии.
4. Изучить характер размножения полуденной песчанки в различных по кормообеспеченности участках в Северо-Западном Прикаспии.
5. Выявить различия в стациальном распределении и сезонной динамике рациона полуденной и тамарисковой песчанки (*Meriones tamariscinus* Pallas, 1773) в зоне симпатрии в Северо-Западном Прикаспии.

Научная новизна. Впервые выявлен комплекс экологических механизмов, обеспечивающих устойчивое функционирование популяции полуденной песчанки в условиях аридных экосистем Северо-Западного Прикаспия. Выявлена взаимосвязь популяционной динамики полуденной песчанки в связи с естественной динамикой кормовых ресурсов. Впервые дана количественная и качественная оценка питания полуденной песчанки в неволе и в природе, выявлены основные факторы, определяющие интенсивность питания, потребления питательных веществ и энергии. Показана роль кустарниковых зарослей как одного из важнейших показателей качества местообитаний полуденной песчанки. Вскрыты трофически обусловленные механизмы, определяющие пространственное распределение, динамику численности и интенсивность размножения в популяции полуденной песчанки в сопредельных станциях. Показана зависимость состояния популяции и характера размножения полуденной песчанки в различных по кормовым и защитным условиям участках в Северо-Западном Прикаспии. Выявлены различия в стациальном распределении и механизмы дифференциации трофических ниш полуденной и тамарисковой песчанок в зоне симпатрии в Северо-Западном Прикаспии.

Теоретическая и практическая ценность работы. Проведенные исследования расширяют представления о принципах функционирования популяций растительноядных млекопитающих и регулирующем значении кормового фактора, который независимо от других факторов может определять плотность популяций животных и их пространственное размещение.

Практическая ценность работы заключается в том, что полуденная песчанка вследствие высокой численности является важнейшим компонентом степных и полупустынных экосистем Северо-Западного Прикаспия. На территории России полуденная песчанка является одним из важнейших носителей возбудителя чумы, лептоспирозных заболеваний, паратифа, тулеремии и др. В Северо-Западном Прикаспии полуденная песчанка выступает одним из важнейших кормовых ресурсов для южнорусской перевязки (*Vormela peregusna* Gldenstdt, 1770), включенной в Красную книгу России, а также для степного хоря (*Mustela*

eversmanii Lesson, 1827). Знания механизмов регуляции и факторов динамики популяции полуденной песчанки имеют важное значение в практике прогноза их численности и устойчивости биоразнообразия аридных экосистем Северо-Западного Прикаспия. Кроме того, роющая деятельность полуденной песчанки оказывает положительное влияние на аэрацию почвы, улучшая ее структуру и дренаж, что, в свою очередь, способствует росту и развитию растений. Помимо прямого воздействия на почву, полуденные песчанки выступают как ключевые эдификаторы микросреды, формируя условия для целого ряда других видов животных. Так они создают убежища для животных ботрофилов и ботробиионтов, особенно беспозвоночных, а также питательную среду для насекомых-копрофагов и сапрофагов. Кроме того, экскременты полуденных песчанок обогащают почву органическими веществами и питательными элементами, выступая в роли естественного удобрения. Перераспределяя семена и споры грибов, они участвуют в формировании видового состава растительного покрова.

Полученные результаты могут использоваться в лекционных курсах по популяционной экологии животных и экологических основ управления численностью грызунов.

Методология и методы исследования. Для выявления трофо-экологических механизмов устойчивости и функционирования популяции полуденной песчанки был использован комплексный методологический подход основанный на установлении в условиях неволи потенциальных потребностей полуденной песчанки в кормах и энергии, выявлении сезонной динамики рациона и избирательности питания на разных по кормовым и защитным условиям участках и в конечном итоге установлении конкретного влияния трофического фактора на состояние и динамику популяции полуденной песчанки в условиях аридных экосистем Северо-Западного Прикаспия.

Абсолютные учеты численности полуденных песчанок выполняли стандартным капканно-площадочным методом. Определение состояния и продуктивности растительного покрова проводили стандартными геоботаническими методами. Видовой состав, сезонную динамику рациона и

избирательность питания полуденных песчанок выявляли методом микрогистологического кутикулярно-копрологического анализа. Интенсивность питания полуденных песчанок на различных типах кормов определяли в балансовых опытах в условиях неволи. Для оценки энергетической ценности потребляемых кормов были проведены биохимические анализы содержимого желудков полуденных песчанок на содержание основных питательных веществ.

Статистическую обработку данных проводили с использованием программ Statistica 10.0 и Excel 2016.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Устойчивость популяции полуденной песчанки в аридных условиях Северо-Западного Прикаспия обеспечивается стратегией сезонной смены используемых энергоемких кормовых ресурсов от животных кормов и эфемеров весной до семян щирицы и мятлика луковичного в периоды наиболее жесткого дефицита кормов.
2. Численность и характер размножения полуденной песчанки определяются качеством среды обитания, включающим как продуктивность растительности, так и наличие кустарниковых зарослей тамариска и джужгуна, которые помимо кормовой и защитной играют еще и средообразующую роль, формируя сложную фитогенную мозаичность аридных территорий.

Степень достоверности и апробация работы. Достоверность результатов обеспечивается достаточным объемом полевых данных для двух опытных участков, оценки рациона с использованием кутикулярно-копрологического анализа, применением методов статистического анализа. Основные результаты работы были доложены и обсуждены на всероссийской конференции «Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных» (Пенза, 2016); международной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа и юга России» (Нальчик, 2015; Махачкала 2018, 2021; Магас, 2022; Махачкала, 2023); международной конференция «Российская наука в современном мире» (Москва, 2023); всероссийской конференции, посвященной 30-летию журнала «Аридные экосистемы» и 50-летию конференции ООН по борьбе с опустыниванием

(Махачкала, 2025); международных совещаниях «Териофауна России и сопредельных территорий» и «Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии» в рамках X-XII териологических съездов при РАН (Москва, 2016, 2022, 2026).

Публикации. Результаты диссертации отражены в 22 научных работах, в том числе 3 статьи в журналах, включенные в международные базы данных *Web of Science* и *Scopus*, 4 – в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК РФ, 15 – в журналах РИНЦ и в материалах всероссийских и международных конференций.

Личный вклад автора. Автор принимал личное участие в проведении полевых исследований, включающих учеты численности полуденной песчанки, оценку продуктивности растительности и геоботаническое описание участков, а также в выполнении балансовых опытов по изучению интенсивности питания полуденной песчанки в условиях неволи и оценки сезонной динамики ее рациона методом микрогистологического кутикулярного копрологического анализа. Автором самостоятельно выполнена статистическая обработка и анализ данных.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 132 страницах и состоит из следующих разделов: введение, обзор литературы, материалы и методы исследования, физико-географическая характеристика района исследований, результаты исследований, их обсуждение, выводы и библиографический список. Работа иллюстрирована 24 таблицами и 22 рисунками. Список литературы включает 240 наименований, в том числе 68 иностранных источника.

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Изученность некоторых сторон экологии полуденной песчанки (*Meriones meridianus* Pallas, 1773)

Полуденная песчанка является одним из наиболее функционально значимых видов-фитофагов пустынных и полупустынных экосистем. Это самый мелкий представитель рода *Meriones*: длина тела 90–140 мм, длина хвоста 85–125 мм. Окраска верха варьирует географически от тусклого светло-песочного до буроватых тонов, низ тела чисто-белый. Вид отличается характерным опушением хвоста, специфическим кариотипом ($2n=50$) и лёгким строением черепа с крупными слуховыми барабанами. Полуденная песчанка характеризуется исключительно высокой географической изменчивостью. Наиболее тёмные формы отмечены в Предкавказье и Фергане, наиболее крупные размеры на крайнем востоке и западе ареала, а наибольшая пневматизация слуховых барабанов в Монголии, что отражает широкие адаптивные возможности вида (Гептнер, 1968; Павлинов, 2002).

Полуденная песчанка – типичный псаммофил и населяет аридные территории Евразии и Африки. Ареал полуденной песчанки охватывает огромные пространства от Северного и Северо-Западного Прикаспия на западе до Алашаня, Внутренней Монголии и Шаньси на востоке. Северная граница распространения проходит до Волгограда, низовий Уила, верховий Эмбы, Бетпак-Далы, северного Прибалхашья, Джунгарии и Тувы. Южная граница достигает Цайдама, Кашгарии, североафганских равнин и центрального Ирана. Возможно, вид населяет также южный Афганистан (Сейстан) и прилегающую часть западного Пакистана, так как её присутствие указано вдоль всей восточной границы Ирана (Громов, Ербаева, 1995; Павлинов, 2002; Nanova, 2014; Zou et al., 2008; Яковлев, 2009). Западная граница сплошного распространения проходит по территориям Калмыкии, Астраханской области и восточным районам Волгоградской области. Важным исключением, определяющим современное северо-западное распространение вида,

являются изолированные поселения на правобережье реки Дон в Ростовской области. Вид достоверно установлен в Цимлянских песках, где он рассматривается как очень редкий и локально распространённый (Павлов, 1959; Миноранский, и др, 2006). Таким образом, ареал вида протягивается через весь пояс песчаных и глинисто-песчаных пустынь и полупустынь Евразии, от Прикаспийской низменности на западе до Центральной Азии и Северо-Западного Китая на востоке. В песчаных ландшафтах вид заселяет пространства сплошь, а на глинистых равнинах встречается спорадично по островкам песков (Мокроусов, 1963).

В условиях дефицита кормовых ресурсов в аридных экосистемах стратегия питания полуденной песчанки приобретает критически важное значение для устойчивого функционирования её популяций. Полуденная песчанка больше тяготеет к семеноядному типу питания и наличие достаточного количества семян в природе имеет важное значение для ее выживания. Так, еще в классических работах (Ралль, 1939б; Пак, 1989) показано, что основу питания полуденных песчанок составляют зерновые корма. В этих работах авторы отмечали и характерные для полуденных песчанок закономерные изменения ее рациона в различные сезоны года. Так, весной в период бурной вегетации растительности полуденные песчанки питаются зелеными кормами, а при массовом появлении весной насекомых, например, саранчи, она дополняет ими свой рацион, что позволяет восполнить белковый дефицит, возникающий после зимнего питания (Ралль, 1939б; Пак, 1989). В дальнейшем и другие авторы отмечали большое значение насекомых для восполнения белкового дефицита в весеннем питании полуденной песчанки и других видов грызунов (Башенина, 1977; Пак, 1989 и др.). В северной части Западного Прикаспия и в Южном Приаралье также была обнаружена аналогичная закономерность сезонной смены рациона полуденной песчанки в зависимости от обилия тех или иных видов растительных кормов и насекомых в природе (Омаров и др., 2015а; Шаниязов и др., 2024; Омаров, Омаров, 2023б). В то же время не вызывает сомнений то, что именно урожай семян дикорастущих видов растений, который зависит от количества осадков предшествующего периода, является ключевым лимитирующим фактором,

определяющим репродуктивный успех и выживаемость полуденных песчанок в аридных экосистемах (Weihui et al., 2005; Yesimbetov et al., 2020). В связи с этим становится понятной функциональная роль важнейшей трофо-этологической адаптации, связанной с запасанием кормов полуденной песчанкой в северных частях ее ареала (Ралль, 1938; Yesimbetov et al., 2020). В то же время по нашим данным в южной части ареала (Северо-Западный Прикаспий) и в восточной части (песчаные массивы в Дариганге в южной Монголии) полуденные песчанки не запасают корма (Омаров, 2008)

В восточной части ареала полуденной песчанки в Китае были проведены оригинальные исследования с применением метода «предельной плотности изъятия» (Giving-up density, GUD), в которых была дана оценка компромиссным стратегиям между энергетической выгодой запасаения корма и риском стать жертвой хищников. Это исследование наглядно показало целесообразность различных запасующих стратегий. Так, в хорошо защищенных биотопах с кустарниковыми зарослями полуденные песчанки применяли смешанную стратегию, включающую как питание на поверхности, так и запасание в норах корма. В то же время в открытых местообитаниях полуденные песчанки, как правило, предпочитали запасать корм, минимизируя таким образом время пребывания вне укрытия и соответственно уменьшая риск стать легкой добычей для хищников. Такое поведение свидетельствует о сложной оценке полуденной песчанкой компромисса между риском хищничества и энергетическими затратами, что является одним из механизмов выживания в мозаичной среде, где открытые степи перемежаются с участками заросшими кустарниками (Shuai, Song, 2011).

Большую роль в адаптации полуденных песчанок к нестабильным условиям аридных экосистем играет высокая пластичность социальной и пространственной организации их популяций (Попов, 1981; Веревкин, 1982; Чабовский, 1993, Громов, 1997). Кроме того, это имеет важное значение и для устойчивого сосуществования полуденной песчанки с другими близкими видами песчанок.

Классическим примером может служить сосуществование полуденной песчанки с тамарисковой песчанкой (*M. tamariscinus*). Сравнительная экология

этих двух близких видов песчанок стала объектом внимания исследователей с середины XX века (Ралль, 1941, Павлов, 1959, 1961 и др.). Более детальные исследования по этой проблеме проведены уже в конце XX-XXI веков. Так, было установлено, что несмотря на сходную биотопическую приуроченность и полную синхронность суточной активности полуденной и тамарисковой песчанок (оба вида активны исключительно ночью с совпадающими пиками), виды эффективно могут сосуществовать за счёт более тонких механизмов нишевой сегрегации (Шилова, Александров, 2002). Авторы работы считают, что одним из основных механизмов является то, что между этими видами песчанок существует трофическое разделение по предпочтению семян и зелени, что позволяет им избегать конкуренции. Это в полной мере подтверждают и проведенные в зоне симпатрии в Северо-Западном Прикаспии исследования по экологии питания полуденной и тамарисковой песчанок с использованием метода кутикулярно-копрологического анализа (Омаров и др., 2018).

Другим механизмом, позволяющим избегать конкуренцию между песчанками является то, что эти два вида демонстрируют чёткое расхождение в использовании микробиотопов (Неронов, Александров, 2004). Это микропространственное разграничение минимизирует прямые контакты, что объясняет отсутствие выраженной интерференционной конкуренции (прямой агрессии) между ними в пастбищных биотопах (Шилова, 2008). Исследование с применением радиотелеметрии в Калмыкии подтвердило наличие пространственной сегрегации на уровне индивидуальных участков, при этом различия были наиболее выражены у самок, чьи участки практически не перекрывались, что дополнительно снижает потенциальную конкуренцию (Tchabovsky et al., 2004). Аналогичный механизм асинхронной динамики численности, минимизирующий конкуренцию, отмечен и в паре с большой песчанкой в Кызылкумах: пики численности полуденной песчанки приходятся на периоды депрессии большой песчанки, и наоборот, что обеспечивает стабильность пустынного биоценоза в меняющихся условиях (Yesimbetov et al., 2020).

Численность полуденной песчанки в различных частях её ареала подвержена значительным колебаниям, обусловленным сложным взаимодействием трофических, климатических и антропогенных факторов. Решающая роль трофического фактора, как первичного регулятора, подтверждена в разных регионах: в Северо-Западном Прикаспии плотность популяции демонстрирует сильную корреляцию ($R = 0.74$) с условиями кормообеспеченности (Омаров, Омаров, 2023б), в Китае (Внутренняя Монголия) многолетние пики численности наблюдаются исключительно в годы, следующие за сезонами с высокой семенной продуктивностью доминирующих растений, что прямо определяет как выживаемость, так и репродуктивный успех вида (Weihui et al., 2005). Многолетняя динамика, в свою очередь, имеет циклический характер, тесно связанный с режимом осадков, что проявляется в различных типах циклов – от 2–4 и 13–15 лет в Кызылкумах (Yesimbetov et al., 2020) до 8-летних в Китае (Weihui et al., 2005). Анализ популяционной динамики в Далатэ (Внутренняя Монголия) выявил цикл продолжительностью 8 лет с чётко выраженными фазами: депрессия, рост, пик, спад и снова депрессия. Сезонная динамика в этом регионе характеризуется двумя выраженными пиками в течение года: более высокий – в мае, и более низкий – в июле, с минимальной численностью в октябре. Такая бицикличность напрямую связана с репродуктивными циклами и доступностью корма (Xixian et al., 2000). Важным демографическим механизмом регуляции является отрицательная корреляция между общей численностью и долей беременных самок (плотностно-зависимая регуляция) и положительная корреляция с долей повторно размножающихся самок при низкой численности, что свидетельствует о гибкой смене репродуктивного потенциала в зависимости от условий (Weihui et al., 2005). Антропогенное влияние, например, выпас скота, оказывает сложное дифференцированное воздействие на половые группы популяции, что может приводить к изменению её половой структуры (Yang et al., 2020). Таким образом, динамика численности вида представляет собой интегральный отклик на комплекс внешних и внутренних факторов, характерный для популяций в нестабильных аридных экосистемах.

Размножение полуденной песчанки характеризуется высокой пластичностью и выраженной зависимостью от комплекса факторов среды, что обеспечивает виду успех в нестабильных аридных экосистемах. Его репродуктивный потенциал высок, что подтверждается данными из различных частей ареала: например, в Турции сезон размножения длится с мая по октябрь, размер выводка составляет 5–7 детёнышей при продолжительности беременности 24–27 дней (Özkurt et al., 2001). Многолетние исследования в Северо-Западном Кызылкуме (1970–2019 гг.) не только подтверждают высокий репродуктивный потенциал (среднее число эмбрионов 4.2–5.9, пик беременности в апреле-мае), но и демонстрируют исключительную пластичность вида: показатели плодовитости существенно варьировали по годам и десятилетиям, отражая адаптацию популяции к резким изменениям окружающей среды, связанным с высыханием Аральского моря (Алламурастов, Матрасулов, 2022). Размножение может происходить практически круглогодично при благоприятных условиях, однако в норме имеет два выраженных пика. Первый, массовый, приходится на март-апрель (беременны до 40–87% самок), а второй, менее выраженный, на конец лета–осень и часто обеспечивается за счёт репродуктивной активности сеголеток (Мокроусов, 1977). В исследованиях, проведенных во Внутренней Монголии (Китай) и в Северо-Западном Прикаспии получена аналогичная картина характера размножения с двумя пиками (Xixian et al., 2000; Омаров Р.Р., Омаров К.З., 2019).

В ряде работ показано, что важнейшим фактором, определяющим характер и интенсивность размножения, является уровень кормообеспеченности. В исследованиях, проведенных в Северо-Западном Прикаспии, установлена положительная корреляция между интенсивностью размножения полуденных песчанок и уровнем кормовых ресурсов, особенно в начальный период репродуктивного сезона (Омаров и др., 2015а; Омаров Р.Р., Омаров К.З., 2019). Аналогичные данные получены и в пустыне Алашань (Китай), где было показано, что обилие семян в начале весны напрямую определяет долю беременных самок и средний размер выводка в последующий репродуктивный сезон (Liao et al., 2010).

Как видно из приведенных в литературе данных популяционная динамика полуденной песчанки, как правило, в первую очередь определяется доступностью кормовых ресурсов, а кормовой фактор выступает в качестве важнейшего механизма регуляции уровня размножения и динамики популяций.

1.2 Роль кормового фактора в динамике популяций растительноядных млекопитающих

К настоящему времени известны конкретные причины и факторы, которые определяют динамику численности животных в природе. Недостаточно ясной оставалась регулирующая роль отдельных факторов, что было связано с недостаточной изученностью конкретных механизмов такой регуляции. К числу таких факторов относятся кормовые ресурсы среды и характер внутривидовых отношений у животных. Достаточно сложным остается вопрос о важном и регулирующем значении кормового фактора, являющегося ведущим в динамике численности животных и, независимо от других факторов, может определять величину плотности популяций животных и их пространственное размещение (Ивлев, 1948, 1955; Воронов, 1954; Магомедов, 1995). Имеются и многочисленные прямые экспериментальные данные, подтверждающие эту связь (Голенищев, 1958; Bendell, 1959; Mares, Watson, Lacher, 1976; Sullivan et al., 1983). Такая связь обнаружена в настоящее время как с количеством кормов, так и с их качественным составом (Абатуров, Лопатин, 1999; Петросян, Голубков и др., 2016; Абатуров, 2021).

Все это свидетельствует о важнейшей роли кормовых ресурсов среды в динамике популяций, которые независимо от других причин, способны оказывать значительное влияние на численность вида. В настоящее время идентифицированы конкретные регуляторные механизмы, основанные на пищевых взаимосвязях, которые функционируют для поддержания стабильного баланса между плотностью популяций животных в естественных условиях и доступностью их кормовой базы (Абатуров, Магомедов, 1988; Магомедов, Ахтаев, 1993; Магомедов, Омаров, 1995).

Накоплен большой объем данных, свидетельствующих о том, что в природных популяциях растительноядных млекопитающих количество потребляемой энергии прямо зависит от состояния кормовых ресурсов (Магомедов, 1995; Магомедов, Омаров, 1994, 1995; Магомедов и др., 1996; Шилов, 1985, 2002; Абатуров, 2021). Накапливаются также данные, показывающие, что для природных популяций животных вообще не характерно состояние полного баланса между потреблением и потребностями (Магомедов, 1989; Магомедов, Ахтаев, 1993; Магомедов, 1995; Магомедов, Омаров, 1995; Шилов, 1997; McNab, 2003; Speakman, 2008; Raicu et al., 2014; Humphries, McCann, 2014; Абатуров, 2021). Стабильное существование популяций животных достижимо только при условии положительного баланса вещества и энергии на организменном уровне. Это подразумевает, что поступление питательных веществ и энергии должно соответствовать или превышать метаболические потребности организма на протяжении годового цикла или всей жизни особи. Существует такое понятие как пороговый уровень кормового запаса растительности, ниже которого популяция становится нежизнеспособной, так как не обеспечена достаточным количеством пищи. Однако фактические данные о его истинной величине отсутствуют. Имеющаяся информация носит преимущественно косвенный характер. В качестве иллюстрации можно привести данные по леммингам (*Lemmus trimucronatus*) в тундровых экосистемах: когда доступная растительная масса увеличивалась в диапазоне от 1500 до 2000 кг/га, насыщения не происходило, а интенсивность потребления корма продолжала линейно возрастать (Batzli et al., 1980). Аналогичная закономерность наблюдалась у малого тушканчика (*Alactagulus pygmaeus*): объем содержимого желудка после ночной кормежки увеличивался прямо пропорционально росту фитомассы вплоть до уровня примерно 1200 кг/га, и лишь при превышении этого значения отмечалось достижение насыщения (Магомедов, Субботин, 1985; Абатуров, Магомедов, 1988; Магомедов, 1989).

По мнению К. Шмидт-Ниельсена (1982) потребность в потоке энергии, или необходимая скорость поглощения пищи – это определяющий фактор обилия и плотности популяций животных. Процесс потребления пищи из внешней среды

представляет собой сложную систему взаимосвязей, включающую эффективное использование ресурсов и состояния популяции. Именно эти взаимодействия формируют фундаментальную основу современных экологических исследований.

Широко распространено мнение, что уровень потребления пищи это – относительно постоянная величина, соответствующая энергетическим потребностям животного. На этой основе применялось определение суточного потребления пищи по оценкам энергетических потребностей, рассматриваемых на основании известного уравнения Клейбера (Шмидт-Нильсен, 1976, 1982; Дольник, 1978, 1982; Абатуров, 1979; Наумова, 1981; White, Seymour, 2003; McNab, 2008; Glazier, 2015). Действительно, такой расчет оправдан, но только для конкретного жизненного цикла животного, когда за большие отрезки времени (год, жизненный цикл) обеспечивается необходимый баланс энергии организма или популяции, или для экспериментальных животных при кормлении вволю предпочитаемыми кормами (Абатуров, 2012, 2021).

На объем потребляемого сухого вещества корма существенное влияние оказывает влажность съеденной растительной массы. Впервые это было отмечено при изучении питания сайгаков, у которых уровень потребления сухого вещества растительности с влажностью более 60–70 % уменьшается пропорционально содержанию влаги в корме (Абатуров и др., 1982). В дальнейшем эта закономерность была обнаружена у других видов животных, прежде всего у грызунов (Магомедов, Ахтаев, 1990; Магомедов, Омаров, 1994; Омаров, Омаров 2023а и др.).

Отмеченная закономерность имеет большое экологическое значение. Преобладание в окружающей среде в силу тех или иных причин (климатические условия, характер местообитания) чрезмерно сочных кормов должно приводить даже при максимальном питании к снижению поступления сухой массы корма. Возможно, такое явление достаточно широко распространено в природе. Известно, например, что особи популяции сайгака в Калмыкии летом 1977 года, несмотря на дождливое лето и связанное с этим изобилие сочных зеленых кормов в течение всего вегетационного периода, осенью в предпромысловый период оказались слабо

упитанными. Показано, что низкая продуктивность на этих же пастбищах оказалась и у овец. Можно предполагать, что общая причина ухудшения состояния диких и домашних копытных в данном случае связана с отрицательным влиянием повышенной влажности, которая была свойственна пастбищной растительности весь этот период (Абатуров, 2021).

Несмотря на эколого-физиологическую специализацию в питании различными типами кормов, потребление строго только одного типа корма скорее редкое исключение, чем правило и, очевидно, может отмечаться только в определенные короткие периоды их жизненного цикла. Анализ питания этих же видов в природе указывает на значительно больший диапазон потребляемых видов растений и их различных частей. Такая особенность питания, способность использовать большую часть доступных им растений, для различных видов грызунов хорошо известна (Ралль, 1941; Воронов, 1947; Кучерук, Дунаева, 1948; Башенина, 1968, 1977; Некипелов, 1960; Наумова, 1981, Наумова, и др., 2021). Можно отметить значительные сезонные и географические изменения в питании и предпочтительности тех или иных типов кормов грызунами, значительно меньшее число видов растений, поедаемых отдельными поселениями по сравнению со всей популяцией, а отдельными популяциями по сравнению с диапазоном потребляемых растений видом в целом (Башенина, 1977). Все это усложняет четкую классификацию грызунов по типам питания. Относительность их деления по типам питания в настоящее время не ставят под сомнение, а имеющиеся видовые отличия носят преимущественно количественный характер (Башенина, 1977). Последнее связано прежде всего с большей предпочтительностью разными видами определенного состава корма (Thompson, 1965; Hansson, 1971; Batzli, Cole, 1979; Batzli et al., 1980; Наумова, 1981; Хашаева, 1993 и др.), что определяется в первую очередь такими важными особенностями как специфика функционирования органов пищеварения, пищевыми потребностями и качественным составом поедаемых в каждом отдельном случае кормов.

На примере многих грызунов было установлено, что объем желудочно-кишечного тракта и масса тела взаимосвязаны линейно (Demment, Van Soest, 1985;

Langer, 2002; Karasov, Hume, 2010; Muller et al., 2013). В соответствии с этим постулатом мелким животным требуется больше энергии в расчете на единицу массы тела, чем крупным. Это достигается выбором ими кормов, обладающих большей метаболической энергией, чем корма крупных животных (Demment, Van Soest, 1985; Foley, Cork, 1992). Такая же закономерность была выявлена и у мелких песчанок (*Gerbillus henleyi*), населяющих пустыню Негев (Khokhlova et al., 1997). В то же время во многих публикациях сообщается о возможных внутривидовых вариациях размеров кишечника как реакции на пищевую ценность корма (Clauss et al., 2007).

Как известно, конечным итогом многообразных форм трофических связей животных с внешним миром является обеспечение энергетического и вещественного баланса, что достигается целым рядом физиологических особенностей питания, важнейшим показателем которых является переваримость кормов. Для растительноядных млекопитающих, в отличие от других групп животных, использующих в пищу корма животного происхождения, уровень переваримости кормов представляет собой один из главных факторов, определяющих питательную ценность корма. Известно, что растительноядные млекопитающие, использующие в пищу различные по составу корма, перерабатывают неодинаковые доли потребленного корма (Мак-Дональд и др., 1970; Томме и др., 1970; Renecker, Hudson, 1986; Абатуров, 1980; Магомедов, Ахтаев, 1990; Магомедов, Омаров, 1994; Абатуров, Хашаева, 1995; Абатуров, 2021). Это связано в первую очередь с содержанием в растительных кормах клетчатки – смеси различных наиболее трудноусвояемых структурных компонентов растения. Именно количественное содержание сырой клетчатки принято считать одним из главных свойств растительных кормов, определяющих эффективность их усвоения. Установлено, что коэффициент переваримости растительных кормов находится в обратной зависимости от концентрации в них сырой клетчатки и в прямой зависимости от уровня содержания протеина (Van Soest, 1982; Robbins, 1983; Калашников и др., 1985). Важнейшими показателями эффективности питания, отражающими качество кормов растительноядных

млекопитающих, является переваримость и состав питательных веществ корма. Именно эти два показателя, наряду с количеством потребляемого корма, определяют баланс питательных веществ и энергии организмов (Мак-Дональд и др., 1970; Price, 1978; Eisfeld, 1985; Sinclair et al., 1982; Абатуров, Магомедов, 1988; Магомедов, 1995; Абатуров, 2021).

В настоящее время накопилось громадное количество данных по переваримости различных кормов разными животными. В целом уровень средних значений переваримости кормов у мелких видов выше, чем у крупных. Однако, эти различия на самом деле не характеризуют способность тех или иных групп растительноядных млекопитающих переваривать те или иные корма, а определяются возможностью мелких животных выбирать наиболее питательные корма, или исключительным доминированием в их рационе концентрированных, легкоусвояемых кормов (Абатуров, 2021; Омаров, Омаров, 2023а). Характерно, что практически у всех видов растительноядных млекопитающих уровень переваримости, в зависимости от состава корма колеблется в очень больших пределах и, как правило, широко перекрывается для разных видов. Широкий диапазон изменения уровня переваримости кормов вполне обоснованно связывается с его химическим составом, в частности с содержанием сырого протеина и сырой клетчатки (Van Soest, 1982; Мак-Дональд и др., 1970; Staines, Crisp, 1978; Batzli, 1981; Batzli et al., 1980; Абатуров, Холодова, 1989; Хашаева, 1993; Наумова и др., 2021).

У представителей самых разнообразных групп растительноядных млекопитающих при кормлении совершенно различными видами кормов обнаруживается четкая зависимость уровня переваримости корма от содержания в ней клетчатки. У пустынных и полупустынных грызунов – тушканчиков (*Allactagulus pygmaeus*, *Alactaga jaculus*, *A. elater*), тамарисковой песчанки (*Meriones tamariscinus*), полуденной песчанки (*Meriones meridianus*), хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) сезонные колебания питательной ценности естественных растительных кормов, связанные с изменением содержания клетчатки, непосредственно определяли количество усваиваемой энергии. Это, в свою

очередь, оказывало прямое влияние на энергетический баланс особей (Абатуров, Магомедов, 1988; Абатуров, 2021; Магомедов, 1989; Магомедов, Ахтаев, 1990; 1993; Магомедов, Омаров, 1994; 1995; Омаров, Омаров, 2023а).

Два важнейших показателя определяют обеспеченность популяций растительноядных млекопитающих пищей в природе: количество растительного корма и его качество (питательная ценность). Оба они характеризуются значительной вариабельностью во времени и в пространстве, что прямо отражается на характере питания животных.

Общее количество растительных кормовых ресурсов выражается в количестве фитомассы. В экосистемах пастбищных типов это преимущественно надземная фитомасса, включающая различные категории кормов (зеленая масса, семена), и частично подземные органы (корневища луковички и т.д.). Количество кормовых ресурсов определяется продуктивностью растительности, зависит от свойств конкретного местообитания и является его специфическим показателем. Это варьирующая величина, изменяющаяся в соответствии с изменением условий среды (солнечный свет, температура, вода и минеральные соли), среди которых, например, в любых засушливых условиях ведущее место принадлежит влагообеспеченности. Поэтому она оказывается очень тесно связанной с количеством выпадающих осадков (Бигон и др., 1989; Уиттекер, 1980; Одум, 1986; Воронина и др., 1976; Пианка, 1981 и мн. др.). На многочисленных примерах, приводимых перечисленными авторами, наглядно показано, что в аридных зонах, с количеством осадков не превышающим 500 мм, существует почти линейная зависимость между количеством осадков и чистой первичной продукцией, возрастающей с увеличением среднегодовой суммы осадков. В более влажных районах эта связь ослабевает, и продуктивность как функция количества осадков возрастает по пологой кривой или совсем не увеличивается.

Известно, что растительная масса подвержена значительной сезонной изменчивости состава питательных веществ, связанной с фенологическим развитием растений. Хорошо известно, что динамика питательной ценности в течение жизненного цикла растений находится в тесной зависимости от

фенологической фазы (Ларин, 1936; Морозова, 1940). В аридных регионах Северо-Западного Прикаспия: содержание протеина в травостое уменьшалось с 22% в начале вегетационного сезона (март) до 11% к моменту усыхания (август), в то время как уровень клетчатки возрастал с 12% до 27% (Абатуров, Магомедов, 1988; Магомедов, 1989; Абатуров, Хашаева, 1995; Абатуров, 2021). Наиболее переменными по кормовой ценности растениями, питательность которых в большой степени зависит от фенологической фазы их развития, считаются травянистые.

В настоящее время хорошо известна нелинейная (экспоненциальная) зависимость интенсивности потребления корма от его доступности в среде, описываемая концепцией функционального ответа на плотность пищевого ресурса. В соответствии с данной моделью, скорость потребления пищи возрастает по мере увеличения её плотности до достижения насыщения (Гаузе, 1934; Hutchinson, 1941; Владышевский, Ельский, 1968; Allden, Whittaker, 1970; Batzli et al., 1980; Федоров, Гильманов, 1980; Бигон и др., 1989 и др.). В то же время падение уровня потребления при снижении доступности корма ниже порога насыщения объясняется главным образом уменьшением скорости его сбора – механизмом, универсальным для всех травоядных млекопитающих, включая грызунов. Сокращение скорости поедания корма закономерно приводит к увеличению времени, затрачиваемого животными на кормежку. Эта компенсаторная реакция частично нивелирует негативный эффект от снижения эффективности питания. Например, у обыкновенной полёвки (*Microtus arvalis*) при искусственном снижении плотности травяного покрова скорость скусывания растений падала, что компенсировалось увеличением общей активности и времени, затрачиваемого на поиск пищи (Lantova et al., 2011). В экспериментах с оленьей мышью (*Peromyscus maniculatus*) было показано, что при низкой плотности рассыпанных семян животные значительную часть времени тратят на перемещение между пищевыми патчами, что снижает суммарную эффективность питания (Vickery et al., 1994).

Данный анализ подтверждает ключевое значение кормовых ресурсов как фактора, определяющего динамику численности популяций. Независимо от

действия других лимитирующих элементов, доступность и качество пищи оказывают первостепенное влияние на обилие вида. Кроме того, для поддержания устойчивости популяции крайне важны внутренние регуляторные механизмы. Они позволяют компенсировать негативные последствия постоянного дефицита корма – типичного для природных условий явления – и тем самым избегать массовой гибели особей (Абатуров, Магомедов, 1982, 1988; Магомедов, 1995).

Таким образом, все имеющиеся данные показывают, что уровень потребления корма – весьма изменчивая величина. В большинстве случаев объем потребления ограничивается насыщением пищеварительного аппарата. Однако, различия в скорости переработки разных типов корма и, особенно, разные физические показатели кормов (влажность, удельный вес) определяет изменчивость потребления сухого вещества корма при одном и том же объеме потребления естественных сырых кормов. Значительное влияние на уровень потребления оказывает также привлекательность корма. При этом предпочтение отдается тем типам кормов, на которых специализирован данный вид.

Все перечисленные аспекты трофических взаимоотношений от регуляции численности до стратегий избирательного питания требуют для своего изучения применения более точных специальных методов. В настоящее время для решения данных целей хорошо себя зарекомендовал микростологический метод кутикулярно-копрологического анализа. Например, исследование осеннего рациона морфологически сходных видов полёвок (*Microtus arvalis* и *M. agrestis*) показало, что при общем сходстве потребляемого видового состава растений, обусловленного местной флорой, сохраняются устойчивые межвидовые различия в предпочтении вегетативных или репродуктивных частей растений (Окулова и др., 2015). Это указывает на наличие видоспецифичной трофической стратегии, реализуемой в условиях данного биотопа. Аналогично, анализ питания общественной полёвки (*Microtus socialis*) не только выявил явное предпочтение *Poa bulbosa*, но и зафиксировал устойчивое игнорирование таких широко распространенных видов, как *Bassia hyssopifolia* и *Carduus acanthoides* (Scopin et al., 2020). Как видно из приведенных примеров данный метод позволяет

количественно определить, как доступные и поедаемые корма, так и не поедаемые корма, что позволяет оценить параметры трофических ниш видов растительноядных животных.

Еще одной областью применения метода кутикулярно-копрологического анализа является возможность изучения трофических взаимодействий и адаптаций растительноядных млекопитающих. Так, например, с помощью данного метода можно исследовать изменение характера питания происходящее вследствие колонизации животными новых местообитаний (Ларионов и др., 2010), оценить трофическое перекрытие и возможную конкуренцию в смешанных популяциях грызунов (Магомедов, 2017) и у домашних животных (Дмитриев, Розенфельд, 2009). Кроме того, данный метод успешно используется для изучения адаптаций копытных к разным типам пастбищ (Hofmann, 1989) и оценки влияния климатических изменений на кормовую базу (Post et al., 2009).

Метод служит надежным эталоном для валидации и дополнения других подходов. Его сравнение с традиционным методом тропления у лося подтвердило высокую точность в оценке основных компонентов рациона, одновременно выявив преимущества в идентификации второстепенных кормов и независимость от сезона (Смирнов, Ларионов, 2012). Современные исследования также демонстрируют высокую степень согласованности данных кутикулярного анализа с результатами ДНК-метабаркодинга, что подчеркивает его надежность (Kartzinel et al., 2015).

Таким образом, микрогистологический кутикулярно-копрологический анализ предоставляет для исследователей уникальный инструмент для перехода от простой инвентаризации съеденных кормов к пониманию комплексных адаптивных стратегий фитофагов, механизмов формирования трофических ниш и роли пищевых взаимоотношений в популяционной динамике.

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Все полевые исследования были выполнены в условиях полупустынной зоны северной части западного Прикаспия в различные сезоны в период 2015–2019 гг. Район исследований приходится на Терско-Кумскую низменность и находится в 12 км западнее 13 разъезда ж.д. Махачкала – Астрахань. Опытные участки исследований были заложены на территории Кочубейской биосферной станции ДФИЦ РАН ($44^{\circ} 42' 2,38''$ с.ш., $46^{\circ} 24' 29,56''$ в.д.), расположенной на южной оконечности Кумского песчаного массива на территории Тарумовского района Республики Дагестан (15 км южнее р. Кума) (рисунки 1, 2).



Рисунок 1 – Участки проведения исследований на Кочубейской биосферной станции ДФИЦ. На переднем плане опустынившая степь (участок 2), а на заднем плане песчаные барханы, заросшие кустарниками (участок 1)



Рисунок 2 – Проведение учетов численности полуденной песчанки на опытных участках на Кочубейской биосферной станции ДФИЦ РАН

В районе проведения исследований можно выделить два крупных, граничащих между собой, ландшафтных образования, которые населяют полуденные песчанки: 1) песчаные барханы (20–25% территории), густо заросшие кустарниками тамариска (*Tamarix*) и джужгуна безлистного (*Calligonum aphyllum*), где также в большом количестве встречается колосняк гигантский (*Leymus racemosus*) и 2) опустыненная степь (межбарханные депрессии) с закрепленными песками (70–75% территории).

Первый опытный участок – песчаные барханы, заросшие кустарниками тамариска и джужгуна. Причем, на данной территории есть открытые (голые) песчаные барханы практически лишенные растительности, которые полуденные песчанки не заселяют. Естественно, что в данной работе будет идти речь только о песчаных барханах, заросших кустарниками тамариска и джужгуна, которые

населяют полуденные песчанки. Второй опытный участок представляет собой открытые участки степи (межбарханные депрессии), образовавшиеся в результате ветровых надувов, почти голые, с редкими кустами тамариска и джужгуна, а также здесь можно встретить отдельные скопления колосняка гигантского (*Leymus racemosus*) (Магомедов, Муртазалиев, 2001; Муртазалиев, 2002; Омаров К.З. и др., 2015a) (рисунки 3, 4).

Эти ландшафтные образования имеют различия как по продуктивности растительного покрова, так и по плотности кустарниковых зарослей тамариска Мейера (*T. meyeri*), тамариска ветвистого (*T. ramosissima*), тамариска восьмиычинкового (*T. octandra*) и джужгуна безлистного (*Calligonum aphyllum*). Кроме того, отмечаются и некоторые различия в структуре и характере вегетации растительности на этих участках. Эти различия и предопределили выбор для исследований двух опытных участков, которые в работе для удобства названы песчаными барханами (участок №1) и опустыненной степью (участок №2).



Рисунок 3 – Закладка учетных площадок на участке № 2



Рисунок 4 – Общий вид участка № 2

Опытные участки не изолированы друг от друга, а образуют единый степной ландшафт с песчаными барханами (рисунок 1, 2), где проводились наши исследования популяции полуденной песчанки.

2.1 Учеты численности

Абсолютные учеты численности полуденных песчанок проводили стандартным капканно-площадочным методом на квадратных площадках размером 0,25 га (Карасева, Телицина, 1996). На обследуемой территории, вдоль случайно выбранной трансекты через 200–300 метров отбивались 7–10 квадратных учетных площадок размером 0,25 га. На этих площадках за сутки до начала учетов прикапывали все заброшенные и явно неиспользуемые зверьками норы. На

следующий день к вечеру во все жилые, а также во все открывшиеся за ночь норы ставили давилки "Геро" с плашками. В качестве приманки использовали семена подсолнечника, смоченные нерафинированным подсолнечным маслом. Давилки проверяли утром, пойманных зверьков изымали, а давилку вновь настораживали. Давилки оставляли на площадке до полного вылова всех зверьков. Это позволяет в течение 1–3 дней вылавливать практически всех обитателей учетной площадки, численность которых определяет абсолютную плотность населения полуденных песчанок на опытном участке.

2.2 Изучение состояния растительного покрова и особенностей питания

Изучению растительного покрова, составляющих основу питания полуденной песчанки уделялось особое внимание и выполнялось стандартными геоботаническими методами (Быков, 1957, 1970, 1978, 1980; Браун, 1957; Быков, Головина, 1965; Раменский, 1971 и др.). В зависимости от структуры и характера размещения растений в фитоценозе выбирались соответствующий размер, форма и количество учетных площадок, позволяющих получать достоверные результаты. Для определения продуктивности растительности во все сезоны года на обоих опытных участках закладывали по 10–18 квадратных площадок размером 0,25 м² каждая, с которых срезали всю надземную растительность текущего года на высоте 1 см (Титлянова и др., 2018). Срезанные растения, после полного разделения по видам и отделения ветоши, закладывали в бумажные пакеты и высушивали в термостате до постоянного веса при температуре 95°C, что занимало, как правило, не более суток. Взвешивание производили на весах ВЛКТ–500 с ценой деления 0,01 г (поверочная цена деления $\epsilon = 50$ мг, пределы взвешивания 0–500 г).

При оценке подземной продукции мятлика луковичного срезали фрагмент пласта почвы площадью 0,25 м² и толщиной 5 см, который помещали в почвенный мешочек. После высушивания в термостате до постоянного веса ($t = 95^\circ\text{C}$) данный фрагмент пласта почвы просеивали и из сита выбирали луковички мятлика. Затем определяли их сухую массу на весах ВЛКТ–500.

Случайное расположение проб в пространстве достигалось во всех случаях распределением их по произвольно выбранной трансекте.

Число укусных площадок определяли опытным путем и в зависимости от степени однородности растительного покрова и размера площадки выборки колебалось обычно в пределах 10–18, что позволяло поддерживать величину ошибки на уровне, не превышающем 5 %. Укосы производились от 6 до 11 раз за сезон и соответствовали ритму развития растительности и характеру периодических явлений у песчанок: 1) ранней весной до начала массовой вегетации растений; 2) в период максимального развития и плодоношения ранневесенних эфемеров и эфемероидов, соответствующий появлению молодняка у песчанок; 3) в период максимального развития и плодоношения поздневесенних групп растений, соответствующий периоду перехода новорожденных животных на самостоятельное питание; 4) в период начала цветения летнего разнотравья и летних злаков; 5) в период семеношения летних злаков и начала периода летнего покоя одних и высыхания других видов растений; 6) в период достижения максимальной продукции летних видов; 7) в период начала вторичной вегетации эфемеровой растительности, плодоношения и высыхания летних видов; 8) в период подготовки к зиме и начала становления снежного покрова; 9–10) в начале и конце зимнего периода.

Видовой состав растений определяли на основе гербарного материала, собранного в первые годы работы и литературного анализа списочного состава видов данной территории. Все виды, вызывающие сомнения, были уточнены и определены д.б.н. Муртазалиевым Р.А.

2.3 Изучение состава кормов и химизма питания

Изучение питания включало в себя комплекс работ, направленных на выяснение видового разнообразия потребляемых растений, их качественной и количественной характеристики.

Изучение особенностей питания проводили методом микрогистологического кутикулярно-копрологического анализа, позволяющего оценивать рацион растительноядных животных по образцам экскрементов и содержимого желудков. В районе проведения исследований помимо полуденной песчанки встречается и другой близкий вид песчанок рода *Meriones* - тамарисковая песчанка. Для проведения сравнительной оценки рационов этих двух близких по экологии видов песчанок в зоне симпатрии проводили кутикулярно-копрологический анализ экскрементов и содержимого желудков и тамарисковой песчанки. Данный метод основан на диагностике фрагментов растений при помощи идентификации отпечатка на кутикуле видоспецифичного орнамента, образованного эпидермальными клетками (Розенфельд, 2011). Этот метод позволяет не только определить видовой состав потребляемых видов растений, но и оценить их долю по фрагментам кутикулы растений. Он снимает много ограничений на размер идентифицируемых частиц и делает микроскопический анализ образцов быстрым и относительно простым. Кроме того, он позволяет проводить исследование состава кормов фитофагов как с помощью анализа экскрементов, так и содержимого желудка (Розенфельд, 2011).

Эпидермальные клетки – самые многочисленные, крупные и наименее специализированные. У однодольных растений они более вытянуты. Орнамент отпечатка скульптуры эпидермальных клеток, специфичен для таксонов разного ранга. Кутикула – прозрачный слой бесструктурного вещества – кутина, лежащий поверх эпидермиса в виде тонкой пленки. Особенностью внутренней поверхности кутикулы является то, что на ней, как на восковой пленке, отпечатывается орнамент поверхности эпидермиса, образованный эпидермальными клетками. Эта характерная черта кутикулы взята на вооружение в зоологии и палеоботанике (Чернова, Розенфельд, 2010).

Копрологический кутикулярный анализ включает следующие процедуры:

1. Составление гербария кормовых растений;
2. Определение собранных растений;

3. Процесс выделения кутикулярной структуры кормовых видов растений для приготовления эталонных образцов эпидермиса;
4. Составление атласа рисунков или фотографий кутикулярного слоя и эпидермальных клеток на основе эталонных образцов;
5. Предварительная обработка пищевых остатков из экскрементов для микроскопического анализа;
6. Микроскопические исследования подготовленного материала. Диагностика проглоченных растений по особенностям слоистых структур эпидермиса (идентификация пищевых видов растений в образцах экскрементов фитофагов) проводится путем сравнения кутикулярного отпечатка орнамента поверхности эпидермиса проглоченного растения из экскрементов с фотографиями эталонных образцов эпидермиса кормовых растений (Розенфельд, 2011).

Изучение интенсивности потребления пищи проводилось прямым измерением потребления кормов в клетках и косвенными методами, связанными с добыванием животных в природе, которых ловили в живоловки (рисунки 5, 6).

Прямое определение потребления кормов животными в неволе выполнялось по хорошо разработанной ранее методике (Абатуров, Кузнецов, 1976; Абатуров, 1980). С этой целью животные содержались в обменных клетках, где им задавались различные типы кормов. Для содержания в клетках выбирались наиболее спокойные животные, которые до начала опыта в течение того или иного периода уже привыкли к клеточным условиям или были выращены в клетках. Клетки устанавливались в местах с естественной температурой и в условиях, исключающих беспокойство животных. Интенсивность потребления пищи определялась в различные периоды жизнедеятельности животных и по мере роста и развития молодняка. Длительность опытов с одним и тем же видом животного колебалась от одного – двух месяцев до одного года. Особенности выполнения этих опытов освещены в ряде публикаций (Магомедов, Ахтаев, 1990; Магомедов, 1995). Во всех случаях животным задавали различные типы кормов (семенные, сочные, смешанные) и при различных режимах влажности (пшеница сухая и смоченная в воде). Корм и вода давались вволю. Интенсивность потребления пищи

определялась по разнице между весом заданного корма и его несъеденного остатка с одновременным перерасчетом данных на «сухой» вес (Абатуров, 1980). Для упрощения расчетов вес задаваемого корма и вес его контрольного образца для оценки влажности брали одинаковыми. За счет этого разница в весе между высушенным образцом и сухим несъеденным остатком сразу же давала искомое количество потребленной пищи.



Рисунок 5 – Отлов полуденных песчанок в типичных биотопах различными модификациями живоловок



Рисунок 6 – Отлов песчанок на двухстороннюю живоловку

Для определения количества усвоенной пищи определяли величину ее переваримости по количеству съеденного за сутки корма и суточному количеству выделенных экскрементов (Томме и др., 1953).

Для всех укусов растений во все периоды сезона производился зоотехнический анализ растительных образцов: валовой растительности и отдельных растений. Такому же анализу во все сроки исследований подвергалось содержимое желудков и экскременты животных. Все анализы были выполнены в лаборатории экологии животных ПИБР ДФИЦ РАН.

Биохимический анализ содержимого желудков проводили стандартными методами (Ермаков и др., 1972). Содержание сырого протеина рассчитывали по концентрации общего азота, определяемого по Кьельдалю, сырой жир оценивали эфирной экстракцией липидов, сырую клетчатку (целлюлозу и гемицеллюлозу без лигнина) – гидролизом в кислоте и щелочи (по Геннебергу и Штоману), сырой лигнин – по Штоману.

Энергетическую оценку корма производили путем перемножения количества отдельных питательных веществ на их энергетический эквивалент по формуле:

$$ВК = 4,3 П + 9,4 Ж + 4,2 К + 4,2 БЭВ,$$

где ВК – валовая калорийность (ккал/г сухого вещества); П, Ж, К, БЭВ – содержание в корме протеина, жира, клетчатки и безазотистых экстрактивных веществ (грамм на 100 г абсолютно сухого вещества). Для белков коэффициент 4,3, а не 5,3 используется поскольку в организме белки окисляются не полностью, а только до $CO(NH_2)_2$ (Шмидт-Ниельсен, 1982). Пересчет ккал на кДж (kJ) при необходимости осуществлялся посредством коэффициента 4,1868. Суть данного метода состоит в том, что он позволяет определить соотношение в рационе основных питательных веществ: белков, жиров и углеводов. Химический анализ образцов отдельных видов растений или их смеси, вследствие высокой степени избирательности питания песчанок, не дает истинных представлений о питательности потребляемого корма.

Анализ непосредственно съеденного корма из содержимого желудков представляется в этом плане наиболее удобным и абсолютным показателем, позволяющим полностью снять все вышеизложенные сложности (Staines, Crisp, 1978; Абатуров, Магомедов, 1982; Nikodemusz et.al., 1987).

Метод балансовых опытов, описанный выше, позволяет судить о конечных результатах использования питательных веществ. Определение потребностей (трат энергии) основано на вычислении баланса между поглощенной с кормом энергии и изменением массы тела животного (Fennessy et.al., 1981). При неизменной массе тела животного в течение учетного периода потребленная и усвоенная энергия обеспечивала потребности на поддержание жизнедеятельности (основного обмена в клеточных условиях) и, таким образом, в определенной мере, соответствовала тратам энергии. По данным таких опытов мы судили о потребностях в энергии, которую определяли в расчете на переваримую

2.4 Изучение особенностей экологии, структуры и состояния популяции

Для характеристики экологических особенностей популяций полуденной песчанки мы использовали в основном рекомендации общепринятых полевых методов зоологических и экологических исследований (Ралль, 1936, 1947; Калабухов, 1951; Новиков, 1949, 1957; Воронов, 1954; Сахно, 1957; Солдатова, 1965; Шварц, Смирнов, Добринский, 1968; и др.).

Для различных половозрастных групп популяции отмечались сроки начала, завершения и продолжительность суточных и сезонных явлений с учетом конкретного местообитания и характера проявления периодических явлений природы. В качестве сезонных явлений рассматривались сроки начала и завершения гона и размножения, сроки, интенсивность и направленность миграций. В качестве суточных: характер и продолжительность суточной активности, характер территориального поведения и формы деятельности. Методические аспекты определения большинства этих параметров общеизвестны и описаны в упомянутых источниках.

Кроме того, при вскрытии животных оценивалось физиологическое состояние половых органов, стадии беременности и лактации, количество синих пятен в рогах матки, оценивали сырую массу содержимого желудков. При определении массы тела полуденных песчанок от общей массы тела вычитался средний вес содержимого желудка, полученный ранее для данного периода для добытых из природных популяций особей.

Половой состав взрослой части популяции грызунов и сеголеток определялся по общему количеству самок и самцов, отловленных на опытных участках в каждый промежуток времени. Дополнительно к этому определяли половой состав эмбрионов.

Возраст отловленных песчанок определяли по степени стертости коренных зубов (Руденчик, 1962).

Для оценки избирательности питания был использован коэффициент (K). Для определения этого коэффициента среднюю долю растений в рационе полуденных

песчанок делят на среднюю долю того или иного вида растений в общей фитомассе. Соответственно, чем больше значение коэффициента, тем выше избирательность в питании полуденной песчанки данным видом растений.

Методы статистической обработки данных. Для статистической обработки данных использовались программы (Statistica 10.0) и Excel 2016. Статистическую достоверность различий при нормальном распределении оценивали с помощью t-критерия для независимых групп. Для выявления значимости влияния различных факторов на физиологическое состояние модельного объекта использовали корреляционный анализ.

Приведенные в работе данные на графиках, диаграммах и таблицах представлены в виде средних значений и стандартной ошибки среднего ($\bar{X} \pm s_{\bar{x}}$). Результаты тестов во всех случаях мы считали достоверными, если уровень значимости (P) был строго меньше 0,05.

Объем проведенных полевых работ представлен в таблице 1.

Таблица 1 – Объем проведенных полевых исследований и лабораторных анализов (2015–2019 гг.)

Опыты по питанию в неволе	Число площадочных укусов растительности по сезонам на продуктивность		Число площадок для сезонной оценки подземной продуктивности луковичек мятлика луковичного		Число образцов содержимого желудков для проведения ККА		Число площадок для проведения абсолютных учетов численности по сезонам	
Число особей – 27	Уч № 1	Уч № 2	Уч № 1	Уч № 2	Уч № 1	Уч № 2	Уч № 1	Уч № 2
Число суточных опытов – 108	Весна – 80	Весна – 80	Весна – 20	Весна – 20	Весна – 119	Весна – 121	Весна – 30	Весна – 30
	Лето – 74	Лето – 71	Лето – 20	Лето – 20	Лето – 118	Лето – 130	Лето – 30	Лето – 30
	Осень – 82	Осень – 83	Осень – 20	Осень – 20	Осень – 110	Осень – 118	Осень – 30	Осень – 30
			Зима – 20	Зима – 20	Зима – 121	Зима – 110	Зима – 30	Зима – 30

ГЛАВА 3 ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

Как было отмечено выше, все наблюдения за популяцией полуденной песчанки были проведены на территории Кочубейской биосферной станции ДФИЦ РАН, расположенной в Терско-Кумской низменности в Северо-Западном Прикаспии.

Терско-Кумская низменность расположена в северной части республики, находится между реками Кума и Терек, простираясь от восточной оконечности Ставропольской возвышенности до берега Каспийского моря. На севере она отделяется от Кума-Манычской впадины и Черных земель Республики Калмыкия мало-водной рекой Кума, на востоке Терско-Кумскую низменность омывает Каспийское море, на юго-востоке граница проходит по дельте Терека, а на западе за пределами Дагестана границей является обрыв лессово-глинистого уступа у восточного подножья Ставропольской возвышенности. В целом Терско-Кумская низменность сложена морскими и континентальными верхнеплиоценовыми и четвертичными осадками (Акаев и др., 1996).

Значительная часть Терско-Кумской низменности занята обширными площадями сыпучих песков, превращенных ветрами в барханы и дюны. Из общей площади Терско-Кумской низменности около 3 млн. га (по данным Карасева) под песками занято около 455 тыс. га (Акаев и др., 1996). Терско-Кумские пески пересекают четыре широкие полосы песчаных гряд, вытянутых в основном с северо-запада на юго-восток. Наши исследования, как уже отмечалось выше, выполнены в условиях Кумского песчаного массива.

Кумский песчаный массив начинается в 15 км к северо-востоку от поселка Бакрес (Ставропольский край, Нефтекумский район). Пески тянутся непрерывной полосой на восток вдоль реки Кумы до железнодорожной линии Кизляр-Астрахань. Ширина полосы 15–30 км. Рельеф Кумских песков среднебугристый. Песчаная полоса изобилует плоскими впадинами с кучевыми песками, которые образуются вследствие накопления песка вокруг отдельных кустов тамариска и

различных солянок (Акаев и др., 1996, Леонтьев и др., 1977).

Терско-Кумская низменность – район переходного климата от климата полупустынь умеренного пояса к климату пустынь умеренного пояса, который характеризуются умеренно мягкой зимой (Алисов 1947).

Летний баланс увлажнения подвержен сезонной динамике (таблица 2). Лето знойное. Средний максимум температуры воздуха в июле составляет 32°C, а средний из абсолютных максимумов июля 38,5–39°C. Средний максимум температуры поверхности почвы в любом из летних месяцев превышает 50°C. Высокие летние температуры воздуха (таблица 3), при высокой летней относительной влажности определяют весьма высокую летнюю испаряемость, превышающую 500 мм, в то время как сумма летних осадков, как правило, менее 100 мм, что приводит к резко выраженной недостаточности увлажнения. Лето исключительно солнечное (Акаев и др., 1996; Сапанов, 2018).

Осенью происходит быстрое понижение температуры воздуха. Средняя температура сентября еще 17,5–18°C, при среднем максимуме 25°C, а в октябре уже 11–11,5°C и в середине октября наступает средняя дата первого заморозка. Но октябрь недостаточно увлажнен в связи с малым количеством осадков.

Таблица 2 – Месячные и годовые суммы выпавших осадков (мм) в Кочубее (по данным архива сайта «Погода и Климат», <http://pogodaiklimat.ru>)

годы	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	за год
2015	12	7	26	6	52	9	7	29	7	16	12	35	217
2016	27	6	45	23	41	86	83	3	6	30	22	16	388
2017	13	9	24	8	46	28	2	0.5	3	33	4	25	194
2018	27	12	26	15	3	35	17	33	2	1	27	20	218

Таблица 3 – Средние месячные и годовые температуры воздуха (°C) в Кочубее (по данным архива сайта «Погода и Климат», <http://pogodaiklimat.ru>)

годы	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	за год
2015	–0,7	0,9	4,8	10,5	18,4	26,2	26,4	25,1	22,8	11,1	6,7	3,9	13,0
2016	–0,9	3,8	6,5	13,8	18,8	23,6	25,5	27,1	18,9	11,0	4,6	–1,8	12,6
2017	–0,9	–1,6	6,2	10,7	17,6	22,7	27,2	27,2	21,4	11,7	6,8	4,6	12,8
2018	–0,8	1,9	4,3	11,5	20,3	24,0	28,6	24,4	20,8	14,7	5,5	2,7	13,2

Зимой ежегодно отмечают сильные морозы. Средний минимум в январе и феврале составляет – 6,5–7°C, а средний из абсолютных минимумов января равен 20–21°C. Снежный покров имеет малую высоту или отсутствует вовсе.

Весной температура воздуха быстро повышается. В апреле средняя температура воздуха равна 9,5° при среднем максимуме 16,5°C, а средняя температура мая уже 17°C. Сумма весенних осадков мала – всего 50–60 мм (Акаев и др., 1996; Сапанов, 2018).

Растительность в районе проведения исследований однообразна, низкоросла, разрежена. Подавляющая часть растений летом прекращает развитие, выгорает. Только весной и осенью поверхность покрывается зелеными растениями. В растительном покрове в районе проведения исследований доминируют типичные псаммофиты. Основа фитоценоза данной территории представлена песчаными вариантами травянистой растительности на разбитых песках, в сочетании с зарослями кустарников тамариска (*Tamarix meyeri*) и джужгуна безлистного (*Calligonum aphyllum*). В растительном покрове нижнего яруса доминируют разнотравно-житняковые, житняково-ковыльные, житняково-прутняковые, солянково-полынные, эфемерово-полынные и другие ассоциации. Здесь весьма широко представлены эфемеры и эфемероиды, среди которых выделяется мятлик луковичный (*Poa bulbosa*) (Магомедов, Муртазалиев, 2001; Муртазалиев, 2002; Омаров К.З. и др., 2015а). Травостой представлен злаками, например, житняк

сибирский (*Agropyron sibiricum*) и разнотравьем. Общий фон поверхности местности создают полыни: таврическая (*Artemisia taurica*), различные солянки: мясистая, древовидная, листовенничная (*Salsola crassa* М.В., *S. dendroides* Pall., *S. laricina* Pall.) и др. В разнотравье доминируют василек песчаный (*Centaurea arenaria*), дубровник белый (*Teucrium polium*), полынь таврическая (*Artemisia taurica*), солянка сорная (*Salsola tragus*), щирица белая (*Amaranthus albus*), верблюдка кавказская (*Corispermum caucasicum*), рогоплодник песчаный (*Ceratocarpus arenarius*) и некоторые другие. На остепненных участках песков доминирующее положение занимают полынно-злаковые ассоциации с преобладанием полыни таврической (Магомедов, Муртазалиев, 2001; Муртазалиев, 2002; Омаров К.З. и др., 2015а).

В районе проведения исследований всего зарегистрировано 39 видов высших сосудистых растений (таблица 4). На песчаных барханах встречаются практически все виды растений, а на участке опустыненной степи отмечен только 21 вид растений. Среди них много ранневесенних эфемеров (костер мягкий (*Bromus mollis*), кострец безостый (*Bromopsis inermis*), василек песчаный (*Centaurea arenaria*)), летних коренных видов злаков и марьевых, два вида кустарников (тамариск Мейери (*Tamarix meyeri*), джужгун безлистный (*Calligonum aphyllum*)). Важно, что многие из них относятся к вторично вегетирующим видам, т.е. дают второй пик зеленой продукции после осенних дождей. Осенью же начинается массовое плодоношение многочисленных марьевых, видов жизненной формы «перекати поле», кустарников.

Таблица 4 – Список произрастающих видов растений в районе проведения исследований

1	Астрагал	<i>Astragalus sp.</i>
2	Бассия иссополистная	<i>Bassia hyssopifolia</i> (Pall.) Kuntze
3	Бурачек пустынный	<i>Alyssum desertorum</i> Stapf.
4	Василек песчаный	<i>Centaurea arenaria</i> M. Bieb. ex Willd.
5	Верблюдка кавказская	<i>Corispermum caucasicum</i> (Iljin) Grossh.
6	Вьюнок полевой	<i>Convolvulus arvensis</i> L.
7	Гелиотроп мелкоцветковый	<i>Heliotropium micranthos</i> (Pall.) Bunge
8	Джужгун безлистный	<i>Calligonum aphyllum</i> (Pall.) Gürke
9	Дрема белая	<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke
10	Дубровник белый	<i>Teucrium polium</i> L.
11	Житняк сибирский	<i>Agropyron sibiricum</i> (Willd.) P. Beauv.
12	Журавельный цикутовый	<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Hér.
13	Зопник клубненосный	<i>Phlomis tuberosa</i> L.
14	Ковыль волосатик	<i>Stipa capillata</i> L.
15	Козелец мягкий	<i>Scorzonera mollis</i> M. Bieb.
16	Козлобородник злаколистный	<i>Tragopogon graminifolius</i> DC.
17	Костенец зонтичный	<i>Holosteum umbellatum</i> L.
18	Костер мягкий	<i>Bromus mollis</i> L.
19	Кострец безостый	<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub
20	Липучка оттопыренная	<i>Lappula squarrosa</i> (Retz.) Dumort.
21	Люцерна голубая	<i>Medicago caerulea</i> Less. ex Ledeb.
22	Мак песчаный	<i>Papaver arenarium</i> M. Bieb.
23	Молочай грузинский	<i>Euphorbia iberica</i> Boiss.
24	Мелколепестник канадский	<i>Erigeron canadensis</i> L.
25	Молочай приземистый	<i>Euphorbia humifusa</i> Willd.
26	Мятлик луковичный	<i>Poa bulbosa</i> L.
27	Полынь таврическая	<i>Artemisia taurica</i> Willd.
28	Резак обыкновенный	<i>Falcaria vulgaris</i> Bernh.
29	Рогоплодник песчаный	<i>Ceratocarpus arenarius</i> L.
30	Скерда маколистная	<i>Crepis rhoeadifolia</i> M. Bieb.
31	Солянка сорная	<i>Salsola tragus</i> L.
32	Солянка древовидная	<i>Salsola dendroides</i> Pall.
33	Тамариск Мейера	<i>Tamarix meyeri</i> Boiss.
34	Трищетинница Лефлинга	<i>Trisetaria loeflingiana</i> (L.) Paunero
35	Чертополох узкоголовый	<i>Carduus stenoccephalus</i> Tamamsch.
36	Шандра обыкновенная	<i>Marrubium vulgare</i> L.
37	Щирица белая	<i>Amaranthus albus</i> L.
38	Якорцы стелющиеся	<i>Tribulus terrestris</i> L.
39	Ячмень обыкновенный	<i>Hordéum vulgare</i> L.

Примечание. Латинские названия видов растений даны согласно IPNI (International Plant Names Index).

В весенний период практически по всей территории, кроме голых вершин песчаных дюн, бурно развиваются эфемеры: костер мягкий (*Bromus mollis*), мятлик луковичный (*Poa bulbosa*), ячмень заячий (*Hordeum leporinum*), козелец мягкий (*Scorzonera mollis*), люцерна голубая (*Medicago caerulea*), мак песчаный (*Papaver arenarium*), дрема белая (*Melandrium album*) и другие виды, образующие сомкнутый покров. К началу лета растения-эфемеры сменяются на летние виды разнотравья, развитие которых продолжается до начала октября. Осенью же начинается массовое плодоношение многочисленных однолетних маревых (солянка сорная (*Salsola pestifer*), петросимония раскидистая (*Petrosimonia brachiata*), бассия иссополистная (*Bassia hyssopifolia*)) и некоторых кустарников этого же семейства (сарсазана шишковатого (*Halocnemum strobilaceum*) и солянки древовидной (*Salsola dendroides*)). Такая закономерная смена различных вегетирующих видов в течение всего теплого сезона года обеспечивает песчанок постоянным и разнообразным кормом (Магомедов, Муртазалиев, 2001; Муртазалиев, 2002; Омаров К.З. и др., 2015б; Омаров Р. Р., Омаров К. З., 2023б).

Почвенный покров района исследований в основном представлен светло-каштановыми почвами и солончаками в сочетании с барханскими песками, что характерно в целом для всего Северного Дагестана (Залибеков, 2010).

ГЛАВА 4 ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ И ПОТРЕБНОСТИ В КОРМАХ И ЭНЕРГИИ ПОЛУДЕННОЙ ПЕСЧАНКИ В УСЛОВИЯХ НЕВОЛИ

Как известно, неперенным условием жизнеспособности живых организмов является поддержание положительного энергетического баланса, который достигается только в условиях полноценного питания.

В данном разделе диссертации обсуждаются результаты экспериментального изучения количественных и качественных аспектов питания и энергетики полуденной песчанки, а именно соотношения двух составляющих энергетического баланса: потребления организмом материальных и энергетических ресурсов (питание) и их расхода на жизнедеятельность (метаболизм) в условиях неволи.

Учитывая пищевые предпочтения полуденных песчанок в природе, подопытным зверькам скармливали в изобилии вместе или отдельно корма, различающиеся по влажности и питательности: концентрированные корма (зерна пшеницы (при отсутствии воды для питья) естественной влажности – 2,2–7,6% и влажные, т.е. смоченные в воде, – 35,1%), сочные корма (корнеплоды моркови с естественной влажностью 86,8–88,6%), а также смеси этих кормов (влажные зерна пшеницы и корнеплоды моркови с общей влажностью 43–45%) (таблица 5).

4.1 Переваримость кормов

Одним из важнейших показателей качества кормов растительного происхождения является величина их переваримости. Известно, что растительноядные млекопитающие, использующие в пищу различные по составу корма, перерабатывают неодинаковые доли потребленного корма (Мак-Дональд и др., 1970; Томме и др., 1970; Renecker, Hudson, 1986; Абатуров, 1980; Магомедов, Ахтаев, 1990; Магомедов, Омаров, 1994; Абатуров, Хашаева, 1995; Абатуров, 2021; Омаров Р.Р., Омаров К.З., 2022). Данные по уровню переваримости различных типов кормов, которые скармливали полуденным песчанкам в условиях неволи, приведены в таблице 6.

Таблица 5 – Содержание питательных веществ и энергии в задаваемых кормах (в пересчете на 100 г абсолютно сухого вещества)

Вид корма	Влажность, %	Протеин, %	Жир, %	Клетчатка, %	БЭВ, %	Энергетическая ценность, кДж
Зерно пшеницы	2,2–35,1	13,2	4,48	4,99	74,9	1808
Корнеплоды моркови	86,8–88,6	16,1	1,00	15,02	56,8	1583

Таблица 6 – Переваримость кормов и их смесей полуденной песчанкой ($X \pm S_{\bar{x}}$), %

Вид корма	Взрослые	Молодые
Пшеница сухая	$89,3 \pm 0,50$ ($n = 25$)	$91,0 \pm 0,46$ ($n = 33$)
Морковь	$81,6 \pm 1,76$ ($n = 29$)	$88,0 \pm 0,73$ ($n = 27$)
Пшеница сухая + морковь	$89,7 \pm 0,50$ ($n = 33$)	$91,5 \pm 0,32$ ($n = 31$)

n – число суточных опытов по питанию, использованных для расчета средней переваримости. Пшеница сухая – зерна пшеницы естественной влажности

Переваримость кормов, рассчитанная в балансовых опытах с 27 зверьками ($n = 27$) во всех случаях была высокой и колебалась в пределах 73–92%. Максимальные величины переваримости характерны для зерен пшеницы (86,4–

92,6%), незначительно уступают им смеси кормов (87,1–92,1%). Переваримость корнеплодов моркови с относительно высоким содержанием клетчатки, как и ожидалось, была относительно более низкой (73,4–85,6%). Сравнительный анализ данных по переваримости кормов у взрослых и молодых животных (*t*-критерий Стьюдента, *n* = 30) показал, что достоверных различий между ними не имеется (*t* = 1,14, *p* = 0,26)

4.2 Влияние влажности кормов на их потребление

Для оценки уровня потребления тех или иных кормов мы сравнивали их суточное потребление в сыром весе, в большей степени отражающее их естественный объем (таблица 7). Оказалось, что потребление сочных кормов (морковь) при естественной влажности (86–88%) было достаточно большим (40–50 г в сутки) и, по-видимому, ограничивалось емкостью пищеварительного аппарата и скоростью его продвижения по пищеварительному тракту. Потребление моркови значительно превышало потребление сухого зерна (3–6 г, 7,6% влажности) и влажного зерна (10–12 г, 35,1% влажности) (таблица 7, 8). При использовании смешанных рационов (зерно + морковь) наблюдалась та же картина. Потребление моркови в естественном сыром виде оставалось высоким и достигало 10–15 г, что превышало долю зерна (5–7 г) в общей массе потребленного корма.

Таким образом, абсолютные величины потребления корма песчанками при его избытке для пшеницы не превышают 5–6 г сырого вещества на одну особь в сутки, а для моркови – 41–42 г. В смешанных рационах при избытии каждого компонента корма предпочтение отдается сочным корнеплодам при естественной влажности. В то же время в опытах с отдельным кормлением только одного типа корма (морковь или пшеница) уровень усвоенной энергии оказался выше при питании семенными кормами, что отражает особенности питания песчанок в природе.

Таблица 7 – Потребление кормов полуденной песчанкой ($X \pm S_{\bar{x}}$)

Масса тела, г	n	Вид корма	Потребленный (г/особь в сутки) корм		Усвоенная энергия, кДж/особь в сутки	Средне-суточное изменение массы тела, г/особь
			естественной влажности	в пересчете на абсолютно сухое вещество		
20–29	8	Пшеница сухая	$4,63 \pm 0,26$	$4,30 \pm 0,82$	$72,85 \pm 1,07$	+0,39
		Морковь	$38,48 \pm 2,50$	$4,55 \pm 0,68$	$59,52 \pm 1,33$	-0,125
		Пшеница сухая + морковь	$9,51 \pm 0,63$ (3,45м + 6,06п)	$6,69 \pm 0,83$ (6,31п + 0,37м)	$109,91 \pm 2,90$	+0,09
30–39	12	Пшеница сухая	$5,47 \pm 0,29$	$4,87 \pm 0,29$	$75,02 \pm 2,04$	-0,15
		Морковь	$38,13 \pm 2,57$	$4,33 \pm 0,6$	$54,54 \pm 2,44$	+0,015
		Пшеница сухая + морковь	$14,68 \pm 1,12$ (8,77м + 5,91п)	$6,45 \pm 0,41$ (5,43п + 1,02м)	$100,52 \pm 3,98$	+0,07
		Пшеница влажная	$11,24 \pm 0,59$	$7,30 \pm 0,38$	$121,17 \pm 1,19$	+0,14
		Пшеница влажная + морковь	$18,77 \pm 1,28$ (9,4м + 9,37п)	$7,33 \pm 0,41$ (6,08п + 1,27м)	$119,37 \pm 0,59$	-0,12
40–45	7	Пшеница сухая	$5,33 \pm 0,56$	$4,16 \pm 0,27$	$80,42 \pm 2,17$	-0,185
		Морковь	$41,62 \pm 3,11$	$5,04 \pm 0,32$	$65,84 \pm 2,80$	+0,11
		Пшеница сухая + морковь	$12,94 \pm 0,88$ (5,82м + 7,12п)	$7,52 \pm 0,94$ (6,76п + 0,76м)	$116,70 \pm 3,32$	+0,57

Примечания. м – морковь, п – пшеница. Пшеница сухая – зерна пшеницы естественной влажности; пшеница влажная – зерна пшеницы, смоченные в воде

Таблица 8 – Показатели питания полуденной песчанки в условиях неволи ($\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$)

Вид корма	Масса тела, г	Потребленный корм (абсолютно сухое вещество в сутки)		Экскременты (абсолютно сухое вещество в сутки), г/особь	Переваримость, %	Усвоенный корм (абсолютно сухое вещество в сутки)		Среднесуточный привес массы тела	
		г/особь	г/М*Г ^{0.698}			г/особь	г/М*Г ^{0.698}	г/особь	г/М*Г ^{0.698}
Морковь	32,7 ± 2,44	4,5 ± 0,97	0,4 ± 0,09	0,7 ± 0,11	84,5 ± 3,11	3,8 ± 0,67	0,3 ± 0,09	0,1 ± 0,013	0,09 ± 0,01
Пшеница сухая	32,8 ± 3,16	4,8 ± 0,24	0,4 ± 0,08	0,5 ± 0,03	90,2 ± 2,29	4,4 ± 0,16	0,4 ± 0,01	0,1 ± 0,019	0,06 ± 0,01
Пшеница сухая + морковь	36,5 ± 2,49	6,9 ± 0,68	0,6 ± 0,07	0,7 ± 0,05	90,5 ± 1,94	6,2 ± 0,51	0,5 ± 0,08	0,2 ± 0,014	0,02 ± 0,01
Пшеница влажная	33,4 ± 1,70	7,3 ± 0,38	0,7 ± 0,03	0,5 ± 0,04	92,7 ± 0,50	6,8 ± 0,37	0,6 ± 0,03	0,2 ± 0,04	0,01 ± 0,01
Пшеница влажная + морковь	35,6 ± 0,35	7,3 ± 0,35	0,62 ± 0,03	0,6 ± 0,01	92,0 ± 1,47	6,8 ± 0,42	0,6 ± 0,04	0,1 ± 0,011	0,01 ± 0,01

Примечания. В каждой серии балансовые опыты проводились не менее чем на семи особях. Коэффициент степени 0.698 дан по: Абатуров, Лопатин, 1987. Пшеница сухая – зерна пшеницы естественной влажности; пшеница влажная – зерна пшеницы, смоченные в воде

Как известно, на величину потребления большое влияние оказывает влажность корма. Наши эксперименты показали, что потребление кормов как у взрослых, так и у молодых особей зависело от влажности этих кормов. Как при кормлении сухими кормами (в диапазоне влажности 2–35%), так и кормами с избыточной влажностью (86–88%) уровень потребления у всех возрастных групп снижался (рисунок 7). Такая особенность давно известна и ранее была отмечена для других растительноядных видов млекопитающих (Абатуров, Кузнецов, 1976; Абатуров, 1980; Абатуров, Магомедов, 1988; Heusner, 1991; Магомедов, Ахтаев, 1990; Магомедов, Омаров, 1994; Омаров Р.Р., Омаров К.З., 2023а).

Специальные исследования показали, что влажность содержимого желудков полуденных песчанок, при скармливании им кормов разной влажности (в диапазоне от 2,2 до 88,6%), устанавливается на уровне около 50% независимо от наличия воды для питья (рисунок 7). Можно считать, что такая влажность при кормлении слишком сухими кормами и при отсутствии воды для питья достигается за счет поступления влаги из внутренней среды организма и необходима для нормального функционирования желудка. С этим и связано падение уровня потребления сухого вещества корма при низкой влажности задаваемого корма и при отсутствии воды для питья (рисунок 7). В то же время при скармливании сочных кормов с избыточной влажностью общее количество потребленного сухого вещества снижается (рисунок 7). Наибольший уровень потребления, вследствие указанной закономерности, характерен для кормов, влажность которых близка к 50%, что соответствует, очевидно, оптимальной для функционирования желудка влажности (рисунок 7).

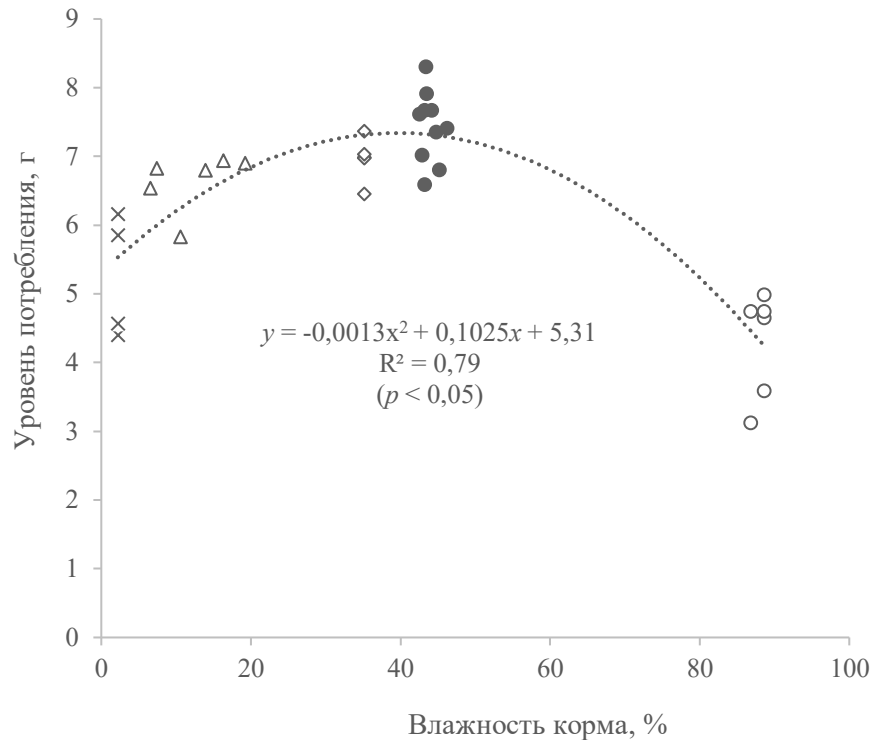


Рисунок 7 – Уровень потребления корма в зависимости от его влажности
По оси ординат – сухой вес потребленного корма, г/особь в сутки; по оси абсцисс – влажность потребленного корма, %. Точки – результаты отдельных опытов. x – пшеница сухая, Δ – смесь сухой пшеницы с морковью, ◊ – влажная пшеница, • – смесь влажной пшеницы и моркови, o – морковь

Зависимость между влажностью задаваемого корма и уровнем его потребления носит криволинейный характер и описывается уравнением параболы второго порядка (рисунок 7). Максимальные величины потребления сухого вещества корма 6,6–7,0 г/особь в сутки приходятся на смешанный рацион (зерно + морковь) с влажностью потребленного корма (пропорции каждого компонента потребленного корма варьировали в разные сутки опыта) 43–45%. Скорость прохождения корма в большой степени зависит от содержания в диете труднопереваримых компонентов. У монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus*) при низкокалорийной диете задержка корма в пищеварительном тракте длилась до 16 ч (Pei et al., 2001), а при содержании на калорийной диете составила всего 9 ч. В наших случаях содержание волокнистых фрагментов корма коррелировало с содержанием влаги. Соответственно падают показатели потребления корма при кормлении животных пшеницей с влажностью 2–35% и корнеплодами моркови с

влажностью 86–88%. В первом случае происходит замедление переработки корма в пищеварительном тракте, что ведет к общему падению уровня потребления сухого вещества. Во втором случае низкая доля сухого вещества в корме, даже при максимальном потреблении, служит причиной снижения уровня его поступления в организм. Эти данные, очевидно, характеризуют абсолютные величины потребления различных типов кормов полуденной песчанкой в условиях их изобилия (таблица 8, рисунок 7).

4.3 Влияние массы тела (возраста) на уровень потребления кормов

Уровень потребления корма полуденной песчанкой зависит от массы тела и соответственно от возраста зверьков. Уровень потребления сухого вещества кормов достигал у взрослых животных 5,3–7,0 г, у молодых – 2,8–5,6 г на одну особь в сутки (рисунок 8а). При этом как у взрослых, так и у молодых особей величина потребления кормов оставалась довольно стабильной и ограничивалась функциональными возможностями желудочно-кишечного тракта.

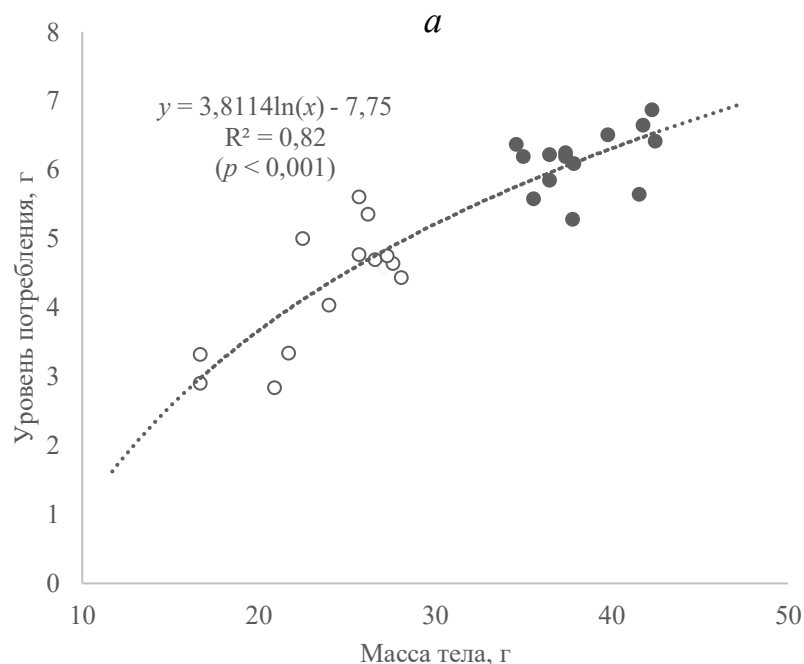
В ходе онтогенеза у грызунов, в том числе у песчанок, происходит неравномерный рост различных отделов пищеварительного тракта с разными функциями и структурой. У молодых полуденных песчанок, по сравнению со взрослыми, общая относительная длина кишечника больше, но основное отличие касается слепой кишки – органа, отвечающего за усвоение труднопереваримых компонентов корма – глюкоанов и целлюлозы (Наумова и др., 2021). У молодых полуденных песчанок относительная длина слепой кишки меньше, чем у взрослых (Наумова, 1981). Именно с этим фактом связаны различия в пищевых предпочтениях молодых и взрослых особей, а также в уровнях потребления ими разных кормов.

Максимальная величина потребления кормов в условиях его изобилия закономерно возрастает с увеличением массы тела (возраста) и в диапазоне 20–45 г носит практически прямолинейный характер (рис. 8а). При этом абсолютные величины потребления кормов у взрослых животных оказываются в 1,3–1,5 раза

выше, чем у молодых, тогда как относительный уровень их питания (на 10 г массы тела) в 1,1–1,4 раза уступает молодым (рисунок 8б). С увеличением доли клетчатковых кормов в диете сопряженно увеличиваются размеры и вместительность желудка и кишечника, как это было выяснено на примере монгольской песчанки (Pei et al., 2001). Поддержание положительного энергетического баланса взрослыми полуденными песчанками при питании низкокалорийным кормом объясняется увеличением объема слепой кишки как основного локуса ферментации волокнистой фракции корма у грызунов.

На примере многих грызунов было установлено, что объем желудочно-кишечного тракта и масса тела взаимосвязаны линейно (Demment, Van Soest, 1985; Muller et al., 2013). В соответствии с этим постулатом мелким животным требуется больше энергии в расчете на единицу массы тела, чем крупным.

Это достигается выбором ими кормов, обладающих большей метаболической энергией, чем корма крупных животных (Demment, Van Soest, 1985; Foley, Cork, 1992). Такая же закономерность была выявлена и у мелких песчанок (*Gerbillus henleyi*), населяющих пустыню Негев (Khokhlova et al., 1997). В то же время во многих публикациях сообщается о возможных внутривидовых вариациях размеров кишечника как реакции на пищевую ценность корма (Clauss et al., 2007).



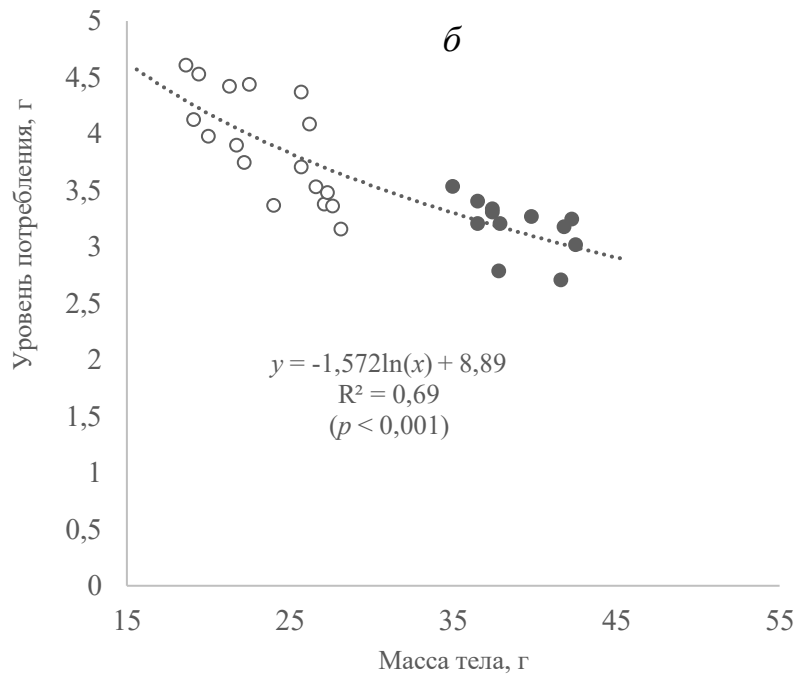


Рисунок 8 – Масса тела и интенсивность потребления зерна и смешанного корма (пшеница + морковь):

a – абсолютная; *б* – относительная (на 10 г массы тела)

По оси ординат – сухой вес потребленного корма, г;

по оси абсцисс – масса тела зверьков, г

○ – молодые; ● – взрослые

Исследование соотношений величины потребления кормов с потребностями в энергии у полуденных песчанок различных возрастных групп показало, что энергетическая ценность потребляемых кормов не коррелирует с массой тела $R^2 = 0,0068$, $p > 0,05$ (рисунок 9*a*). В то же время относительные потребности в энергии в расчете на единицу массы тела у взрослых животных (на 10 г массы тела) оказались в 1,2–1,5 раза ниже, чем у молодых (рисунок 9*б*).

Учитывая, что относительные энергетические потребности молодых песчанок выше, а абсолютные величины их питания ниже, чем у взрослых, то для обеспечения энергетического баланса они нуждаются в более питательных кормах. Следовательно, и в природе молодые животные более требовательны к качеству корма и поэтому любые изменения в первую очередь отражаются на состоянии и выживаемости молодых особей.

Ранее подобная работа с аналогичными результатами (Магомедов, Ахтаев, 1990) была проведена с другим близким видом – тамарисковой песчанкой (*Meriones tamariscinus* Pallas, 1773). Таким образом, можно констатировать, что оба вида имеют принципиально сходные стратегии энергобаланса, которые у тамарисковой песчанки обуславливали высокую смертность молодых особей (Магомедов, Ахтаев, 1990).

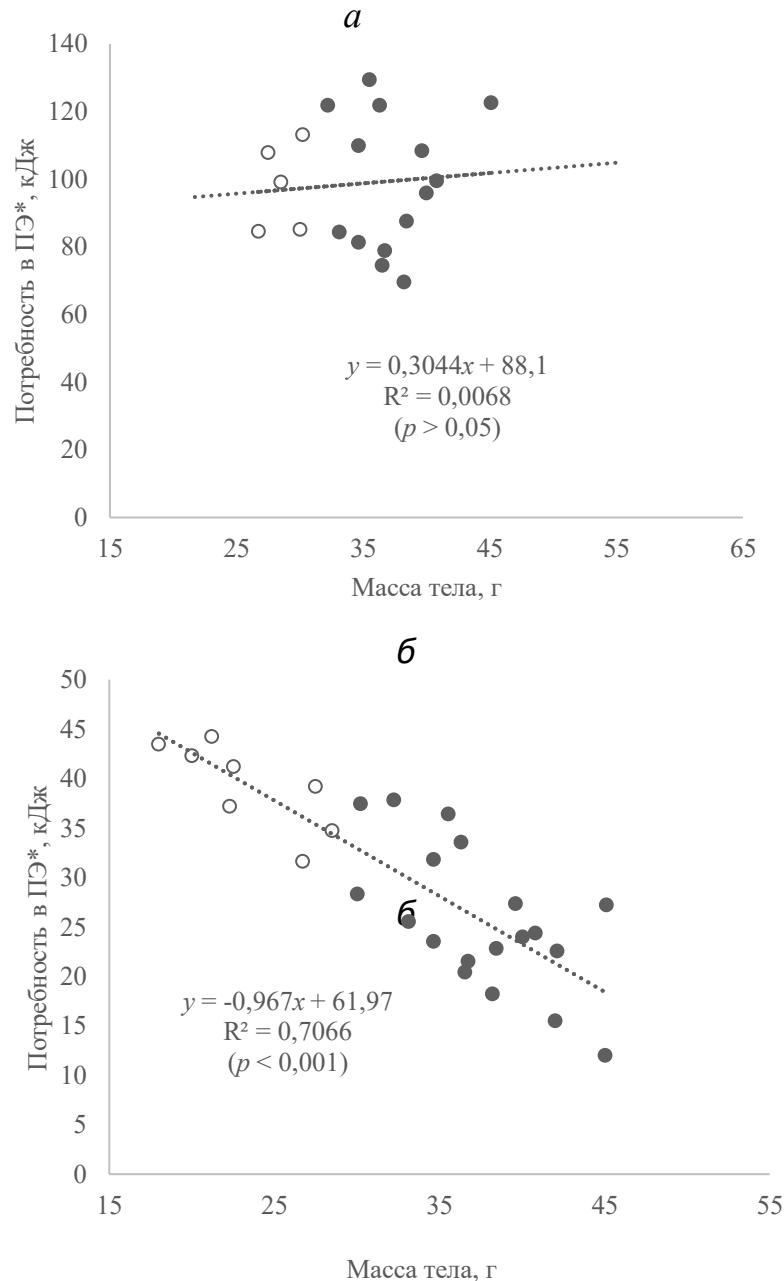


Рисунок 9 – Масса тела и потребности в поддерживающей энергии:

а – абсолютные; *б* – относительные (на 10 г массы тела)

По оси ординат – потребность в поддерживающей энергии, кДж;

по оси абсцисс – масса тела зверьков, г

○ – молодые; ● – взрослые; *ПЭ – поддерживающая энергия

Подводя итог полученным в данной главе результатам можно констатировать, что даже в условиях полного изобилия корма, при котором можно было ожидать максимальный уровень потребления, фактическая интенсивность питания полуденной песчанки тем не менее претерпевала значительные колебания и далеко не всегда достигала предельных величин. Это обусловлено как спецификой потребляемого корма (влажность, переваримость, предпочитаемость), так и функциональными особенностями, а также структурой пищеварительного тракта у молодых и взрослых зверьков. Важнейшим выводом проведенных экспериментов по питанию в неволе является выявленная корреляция количества потребленного корма с его качеством и с усвоенной энергией, что в конечном итоге отражается на состоянии (массе тела) зверьков. Следовательно, можно предположить, что и в природных условиях сезонные колебания продуктивности и энергетической ценности кормовых ресурсов в Северо-Западном Прикаспии должны отражаться на количестве усвоенной энергии полуденной песчанкой и, соответственно, на ее состоянии и динамике популяции. Обсуждению этих вопросов и будут посвящены следующие главы работы.

ГЛАВА 5 КОРМОВЫЕ РЕСУРСЫ СРЕДЫ И ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ПОЛУДЕННОЙ ПЕСЧАНКИ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИКАСПИЯ

В настоящее время хорошо известно, что одним из ведущих факторов, определяющих устойчивое состояние популяций растительноядных млекопитающих, их ареал и пространственное распределение, является обеспеченность кормовыми ресурсами на протяжении всего жизненного цикла (Hanley, 1982; Магомедов, 1995; Searle, Shipley 2008; Абатуров, 2021). Несмотря на кажущееся обилие корма в природе более глубокое изучение питания травоядных млекопитающих показало наличие у них напряженных отношений с растительными ресурсами (Абатуров, 1980, 2021; Магомедов, Ахтаев 1993; Магомедов, Омаров, 1995; Магомедов, Муртазалиев, 2001). Это обусловлено тем, что уровень потребления кормов дикими растительноядными млекопитающими меняется в сезонном цикле в зависимости не только от обилия, но и питательной ценности кормов.

На ряде видов копытных (лошадь, сайгак, бизон и др.) показано наличие кормовой избирательности в их питании и в соотношении различных видов растений в потребляемых кормах (Казьмин и др., 2013; Абатуров, 2021; Bendell, 1959; Mares, Watson, Lacher, 1976; Sullivan et al., 1983; Menard et al., 2002). С появлением в арсенале зоологов и экологов метода кутикулярно-копрологического анализа рационов появилась возможность более детально изучать состав рациона и избирательность питания грызунов (Омаров Р.Р., Омаров К.З., 2023б).

5.1 Продуктивность растительности в районе проведения исследований

Продуктивность растительности в районе наших исследований, как и в большинстве других аридных зон, изменяется в строгом соответствии с количеством выпавших осадков ($p < 0,05$, $R = 0,71$) (рисунок 10).

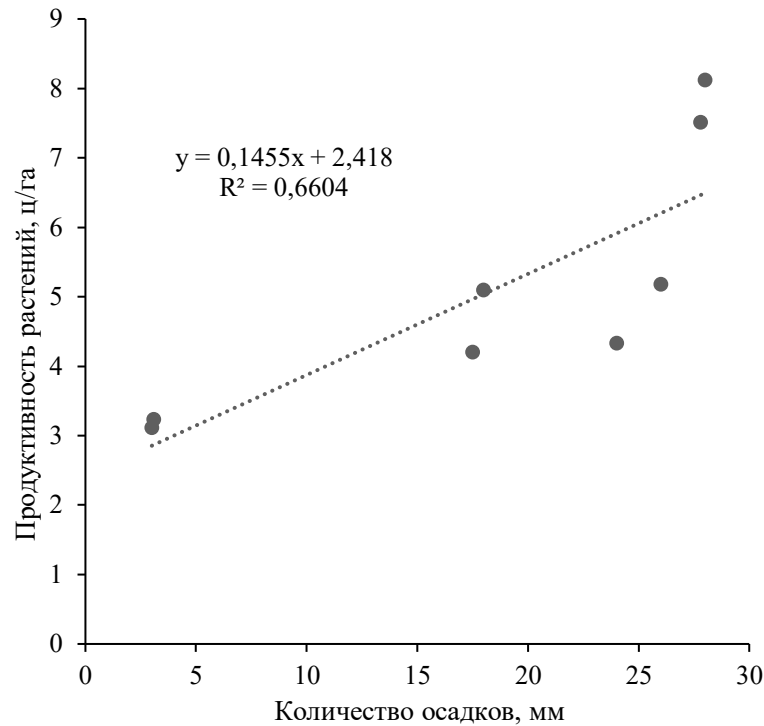


Рисунок 10 – Зависимость продукции растений от количества осадков в районе проведения исследований за 2015–2019 гг.

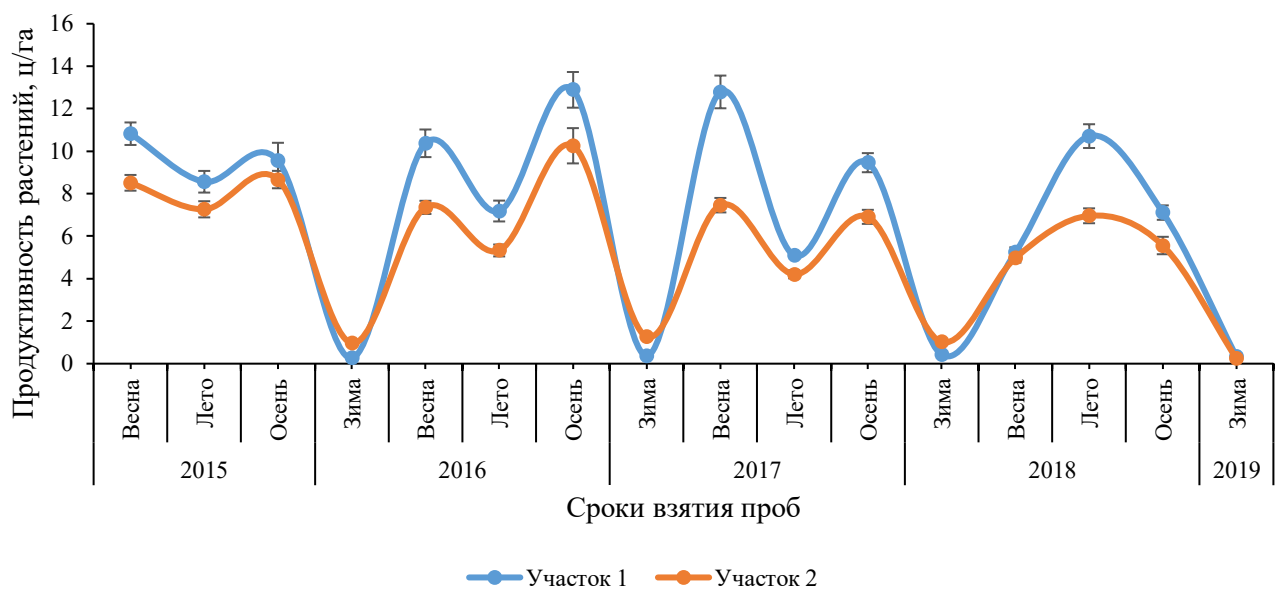


Рисунок 11 – Динамика многолетней и сезонной продукции растений

В зависимости от количества осадков продуктивность растительности колебалась на опытных участках весной в пределах от $3,3 \pm 0,12$ до $10,8 \pm 0,87$ ц/га, летом – от $5,5 \pm 0,52$ до $12,8 \pm 0,33$ ц/га, осенью – от $6,9 \pm 0,26$ до $12,9 \pm 1,11$ ц/га (рисунок 11). Зимой вегетация растительности практически полностью

прекращалась и песчанки питались в основном семенами и подземными частями растений

Как видно из рисунка 11, во все сезоны и годы исследований продуктивность на песчаных барханах (участок 1) заметно выше, чем на участке опустыненной степи (участок 2).

В целом для района проведения исследований, где расположены наши опытные участки весной в годы проведения исследований надземная фитомасса колебалась в пределах 7–13 ц/га (рисунок 11). Основная доля общей массы растительности весной представлена злаками (46–62%) и представителями семейства астровые (25–33%). На долю бобовых приходится – 2–9 % и прочая растительность – 9–11%. Среди злаков наибольшую долю занимает мятлик луковичный (*Poa bulbosa*) (26–37 %), ковыль волосатик (*Stipa capillata*) (8–12%), костер мягкий (*Bromus mollis*) (5–7%). Из астровых наиболее представительны полынь таврическая (*Artemisia taurica*) (18–20%) и чертополох узкоголовый (*Carduus stenoccephalus*) (7–13%) (таблица 9).

В летний период в годы проведения исследований надземная фитомасса колебалась на опытных участках в пределах 4–10 ц/га (рис. 11). Наибольшая доля в фитомассе в этот период приходится из астровых на полынь таврическую (*Artemisia taurica*) (50–65%), василек песчаный (*Centaurea arenaria*) (1–7%). Среди злаков отметим житняк сибирский (*Agropyron sibiricum*) (1–6%), костер мягкий (*Bromus mollis*) (1–20%). Большая доля в фитомассе в этот сезон приходится на представителя семейства амарантовые – щирицу белую (*Amaranthus albus*) (4–27%). На долю прочей растительности приходится 5–10% (таблица 10).

В осенний период на опытных участках в годы проведения исследований надземная фитомасса колебалась в пределах 6–13 ц/га (рис. 11). Осенью в растительном покрове также доминируют представители семейства астровые: полынь таврическая (*Artemisia taurica*) (50–74%), василек песчаный (*Centaurea arenaria*) (1–3%). В незначительном количестве встречаются чертополох узкоголовый (*Carduus stenoccephalus*) и мелколепестник канадский (*Erigeron canadensis*) (0,5–1%). Из амарантовых доля щирицы белой (*Amaranthus albus*)

составляет 15–17%. Маревые представлены двумя видами: верблюдка кавказская (*Corispermum caucasicum*) (5–22%) и солянка сорная (*Salsola tragus*) (1–7%). На долю прочих растений приходится 1–3% (таблица 11).

Таблица 9 – Надземная сухая масса растений на опытных участках весной 2015–2019 гг. ($X \pm S_{\bar{x}}$)

Растения		Участки			
		Песчаные барханы ($n = 80$)		Опустыненная степь ($n = 80$)	
		ц/га	%	ц/га	%
Злаковые	Трищетинница Лефлинга	$0,08 \pm 0,007$	1,2	$0,22 \pm 0,009$	3,2
	Мятлик луковичный	$1,33 \pm 0,022$	20,3	$3,35 \pm 0,24$	48,6
	Ковыль волосатик	$0,26 \pm 0,021$	4,0	$0,52 \pm 0,06$	7,6
	Костер мягкий	$0,26 \pm 0,017$	4,0	$0,18 \pm 0,009$	2,6
	Кострец безостый	$0,26 \pm 0,013$	4,0	$0,22 \pm 0,02$	3,2
	Ячмень обыкновенный	$0,01 \pm 0,001$	0,1	—	—
	Всего	$2,2 \pm 0,09$	33,6	$4,49 \pm 0,17$	65,2
Астровые	Полынь таврическая	$1,88 \pm 0,19$	28,7	$0,89 \pm 0,08$	12,9
	Чертополох узкоголовый	$1,19 \pm 0,1$	18,2	$0,55 \pm 0,01$	8,0
	Скерда маколистная	—	—	$0,04 \pm 0,004$	0,6
	Всего	$3,07 \pm 0,147$	46,9	$1,48 \pm 0,05$	21,5
Липучка оттопыренная		$0,41 \pm 0,02$	6,3	—	—
Бобовые		$0,44 \pm 0,04$	6,7	$0,14 \pm 0,01$	2,1
Прочие растения		$0,43 \pm 0,02$	6,5	$0,77 \pm 0,05$	11,2
Надземная фитомасса		6,55	100	6,89	100

n – количество заложённых укосных площадок

Таблица 10 – Надземная сухая масса растений на опытных участках в летний период 2015–2019 гг. ($\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$)

Растения		Участки			
		Песчаные барханы ($n=74$)		Опустыненная степь ($n=71$)	
		ц/га	%	ц/га	%
Злаковые	Житняк сибирский	$0,1 \pm 0,010$	1,2	$0,38 \pm 0,02$	7,00
	Костер мягкий	—	—	$1,32 \pm 0,1$	24,2
	Всего	$0,1 \pm 0,010$	1,2	$1,7 \pm 0,064$	31,2
Амарантовые	Щирица белая	$3,19 \pm 0,18$	37,4	$0,16 \pm 0,01$	2,9
Астровые	Василек песчаный	$0,67 \pm 0,05$	7,86	$0,02 \pm 0,002$	0,4
	Козелец мягкий	$0,04 \pm 0,005$	0,47	$0,07 \pm 0,009$	1,3
	Полынь таврическая	$4,34 \pm 0,29$	50,94	$3,22 \pm 0,18$	59,2
	Всего	$5,05 \pm 0,12$	59,3	$3,47 \pm 0,15$	60,9
Прочие растения		$0,18 \pm 0,013$	2,1	$0,27 \pm 0,021$	5,0
Надземная фитомасса		8,52	100	5,44	100

n – количество заложённых укосных площадок

Таблица 11 – Надземная сухая масса растений на опытных участках в осенний период 2015–2019 гг. ($X \pm S_{\bar{x}}$)

Растения		Участки			
		Песчаные барханы ($n = 82$)		Опустыненная степь ($n = 83$)	
		ц/га	%	ц/га	%
Злаковые	Житняк сибирский	—	—	$0,04 \pm 0,002$	0,5
Амарантовые	Щирица белая	$2,13 \pm 0,15$	19,74	$2,21 \pm 0,11$	25,6
Астровые	Василек песчаный	$0,2 \pm 0,026$	1,9	$0,02 \pm 0,002$	0,2
	Чертополох узкоголовый	$0,08 \pm 0,007$	0,7	—	—
	Полынь таврическая	$4,91 \pm 0,25$	45,5	$5,72 \pm 0,26$	66,3
	Мелколепестник канадский	$0,03 \pm 0,005$	0,3	—	—
	Всего	$5,22 \pm 0,257$	48,4	$5,74 \pm 0,28$	66,5
Маревые	Верблюдка кавказская	$3,1 \pm 0,19$	22,3	—	—
	Солянка сорная	$0,07 \pm 0,01$	0,6	$0,58 \pm 0,025$	6,7
	Всего	$3,16 \pm 0,198$	22,9	$0,58 \pm 0,25$	6,7
Прочие растения		$0,28 \pm 0,008$	3,3	$0,06 \pm 0,009$	0,7
Надземная фитомасса		10,79	100	8,63	100

n – количество заложённых укусных площадок

Зимой вегетация растительности практически отсутствует (рисунок 11). В относительно теплые зимы уже в феврале может начинаться вегетация

растительности, видовой состав которой не представляется возможным определить. В этот период наибольшее значение в питании полуденной песчанки имеют прошлогодние семена и подземные части растений.

Как мы отметили выше, важнейшим различием двух опытных участков в районе проведения исследований является более высокая плотность кустарниковых зарослей на песчаных барханах (участок 1), проективное покрытие которых на данном участке составляет 20–27 %. В то же время на участке опустыненной степи (№ 2) проективное покрытие кустарниковых зарослей не превышает 2–3%. Благодаря хорошо развитой корневой системе кустарниковых зарослей, под их кронами на песчаных барханах создается более высокая влажность почвы, что хорошо показано в диссертационной работе М.М. Магомедова (2012). Согласно его данным даже на глубине 0–10 сантиметров влажность почвы под кустарниками в марте-мае в 1,5 раза выше, чем в поле (степи), а в июне – августе выше в 1,9–2,2 раза. На большей глубине разница во влажности еще более ощутимая.

Более высокая влажность почвы под кронами кустарниковых зарослей на песчаных барханах положительно отражается как на валовой продуктивности данного участка (рисунок 11), так и на продуктивности основных поедаемых песчанками видов растений (таблица 12). Как видно из таблицы 12 весной продуктивность наиболее предпочитаемых видов кормов полуденной песчанки люцерны голубой в 2,3 раза, чертополоха узкоголового в 2,1 раза, мятлика луковичного в 2,5 раза и полыни таврической в 2,1 раза выше на песчаных барханах по сравнению с участком опустыненной степи. В летний период продуктивность одного из самых предпочитаемых летних кормов щирицы белой в 8,4 раза, а также полыни таврической в 1,4 раза выше на участке песчаного бархана. Осенью продуктивность щирицы белой в 1,2 раза выше на песчаных барханах, а один из предпочитаемых видов осенних кормов верблюдка кавказская встречается только на песчаных барханах.

Таблица 12 – Продуктивность растений (ц/га, среднее за 2015–2019 гг.), поедаемых полуденной песчанкой, на опытных участках

Сезон	Песчаные барханы ($n = 49 - 51$)		Опустыненная степь ($n = 50 - 51$)	
Весна	<i>Poa bulbosa</i>	3,4	<i>Poa bulbosa</i>	1,32
	<i>Artemisia taurica</i>	1,8	<i>Artemisia taurica</i>	0,88
	<i>Carduus stenocephalus</i>	1,2	<i>Carduus stenocephalus</i>	0,56
	<i>Medicago caerulea</i>	0,28	<i>Medicago caerulea</i>	0,12
	<i>Hordéum vulgare</i>	0,012	<i>Teucrium polium</i>	0,27
	<i>Lapulla squarrosa</i>	0,008	<i>Falcaria vulgaris</i>	0,07
	<i>Papaver arenarium</i>	0,004	<i>Melandrium album</i>	0,024
Лето	<i>Agropyron sibiricum</i>	0,1	<i>Artemisia taurica</i>	3,22
	<i>Euphorbia humifusa</i>	0,12	<i>Amaranthus albus</i>	0,16
	<i>Amaranthus albus</i>	3,19	<i>Agropyron sibiricum</i>	0,38
	<i>Heliotropium micranthos</i>	0,03	<i>Centaurea arenaria</i>	0,02
	<i>Artemisia taurica</i>	4,33		
	<i>Bromus mollis</i>	1,32		
	<i>Poa bulbosa</i>	1,65		
Осень	<i>Artemisia taurica</i>	1,71	<i>Artemisia taurica</i>	1,33
	<i>Amaranthus albus</i>	1,72	<i>Amaranthus albus</i>	1,41
	<i>Corispermum caucasicum</i>	2,29	<i>Salsola tragus</i>	0,58
	<i>Centaurea arenaria</i>	0,21		

n – общее число укосных площадок в 2015–2019 гг.

Отдельно следует остановиться на одном из важнейших и энергоемких кормовых ресурсов, определяющих состояние полуденной песчанки в период отсутствия сочной зелени (середина лета, осень, зима) на большей части годового цикла – подземных луковичках мятлика. Мятлик луковичный больше предпочитает песчаные барханы, где за счет кустарниковых зарослей под их кронами поддерживается более высокая влажность почвы (таблица 13). Наиболее важное значение в питании полуденных песчанок подземные луковицы мятлика луковичного имеют в летне-осенний период. Как показали проведенные учеты во все годы продуктивность подземных луковиц мятлика луковичного в летне-осенний период в 1,4–1,7 раза была выше на песчаном бархане (участок 1), чем на участке опустыненной степи (участок 2) (таблица 13). Это хорошо согласуется с тем, что в весенний период продуктивность надземной фитомассы мятлика луковичного тоже в 2,5 раза выше на участке песчаного бархана по сравнению с участком опустыненной степи (3,4 против 1,32 ц/га) (таблица 12).

Таблица 13 – Урожай (ц/га, сухой вес) подземных луковичек мятлика (*Poa bulbosa*) на опытных участках

Годы	Песчаные барханы	Опустыненная степь
2015	$4.5 \pm 0.31 (n = 39)$	$3.1 \pm 0.37 (n = 41)$
2016	$5.5 \pm 0.19 (n = 38)$	$3.8 \pm 0.20 (n = 40)$
2017	$4.3 \pm 0.23 (n = 38)$	$2.8 \pm 0.17 (n = 39)$
2018	$3.8 \pm 0.40 (n = 40)$	$2.3 \pm 0.22 (n = 42)$

n – число учетных площадок

Как видно из представленных в данном разделе работы материалов, продуктивность различных кормовых видов растений полуденной песчанки в условиях Северо-Западного Прикаспия подвержена сезонной динамике, что,

естественно, должно отражаться на рационе животных в различные периоды активности на опытных участках.

5.2 Сезонная динамика рациона и избирательности питания полуденной песчанки на опытных участках

Изучение рациона полуденной песчанки проводили методом кутикулярного копрологического анализа. Предварительно был составлен атлас микрофотографий кутикулярного слоя и эпидермальных клеток на основе эталонных образцов. В качестве примеров приведены микрофотографии кутикулярной структуры эпидермальных клеток наиболее предпочитаемых в питании полуденной песчанкой видов растений (рисунки 12–18).

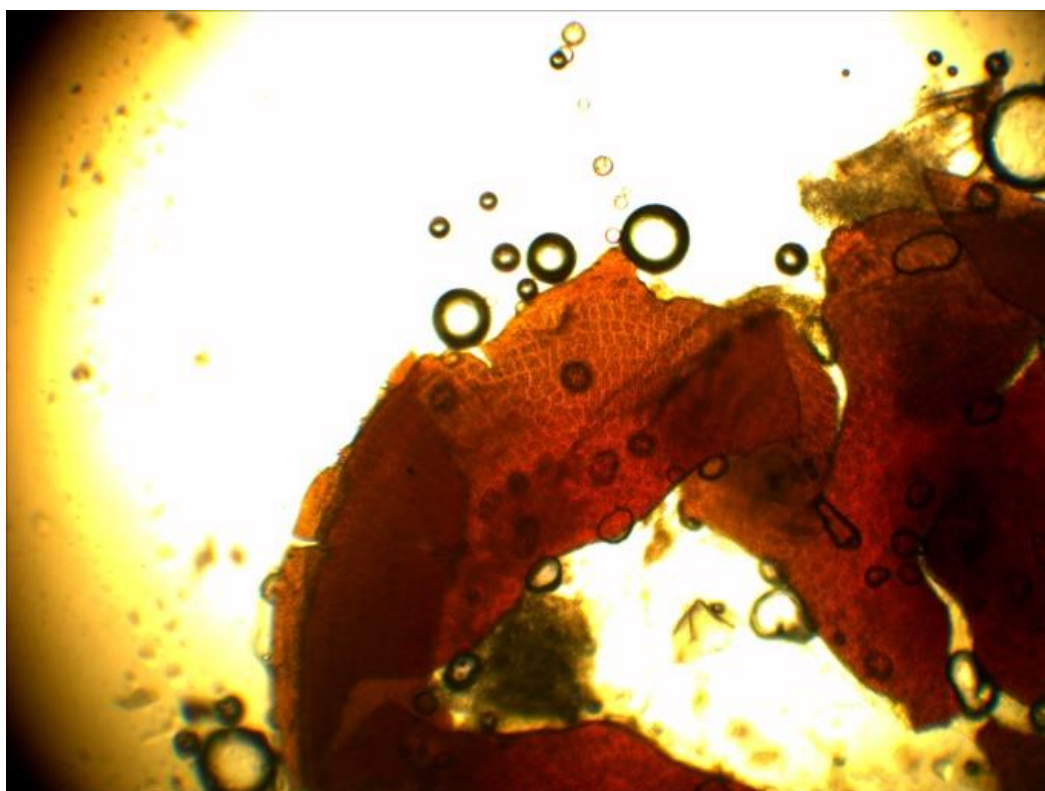


Рисунок 12 – Микрофотография кутикулярной структуры эпидермиса семени щирицы белой, ув. 10×20

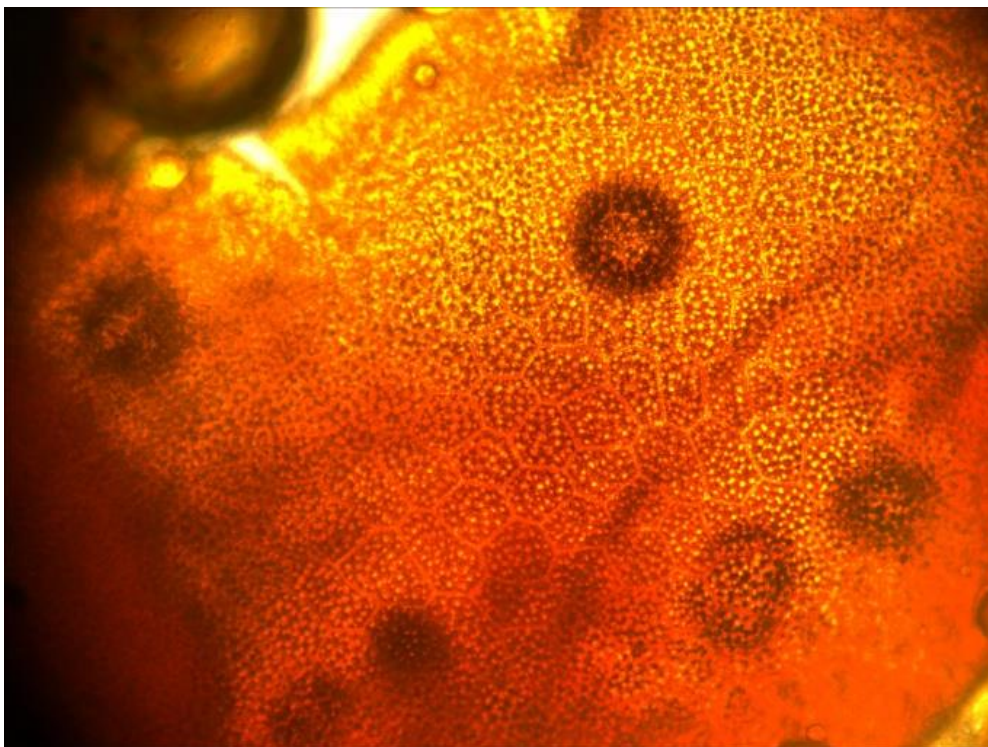


Рисунок 13 – Микрофотография кутикулярной структуры эпидермиса семени
щирицы белой, ув. 10×40

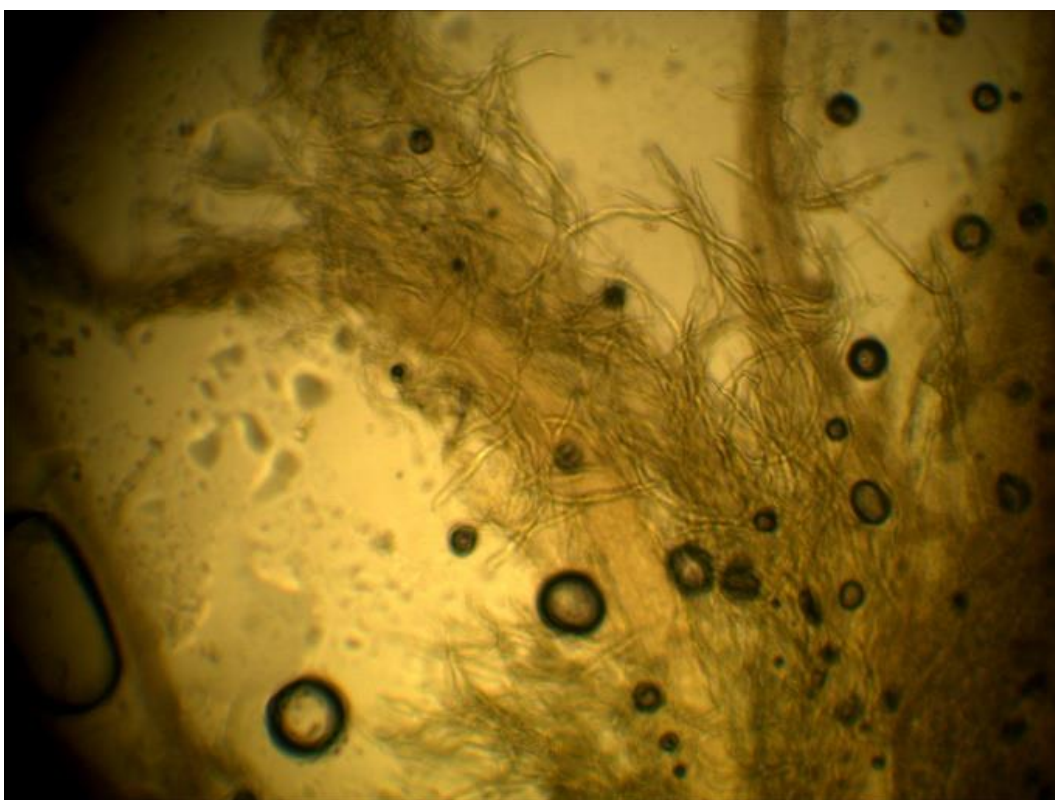


Рисунок 14 – Микрофотография кутикулярной структуры эпидермиса луковиц
мятлика луковичного, ув. 10×20

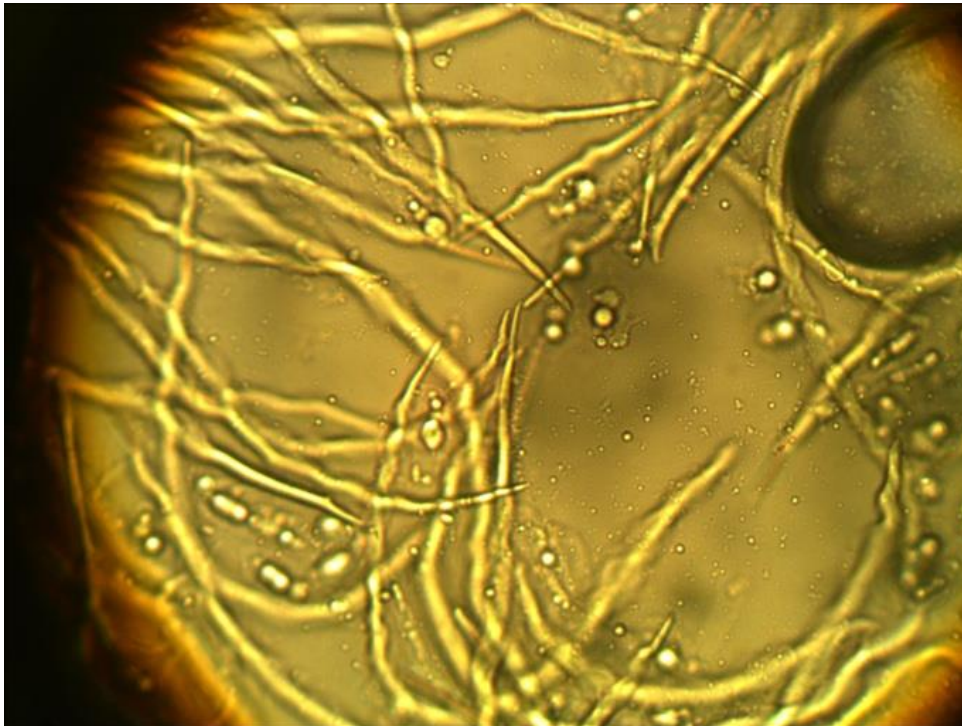


Рисунок 15 – Микрофотография кутикулярной структуры эпидермиса луковиц
мятлика луковичного, ув. 10×40

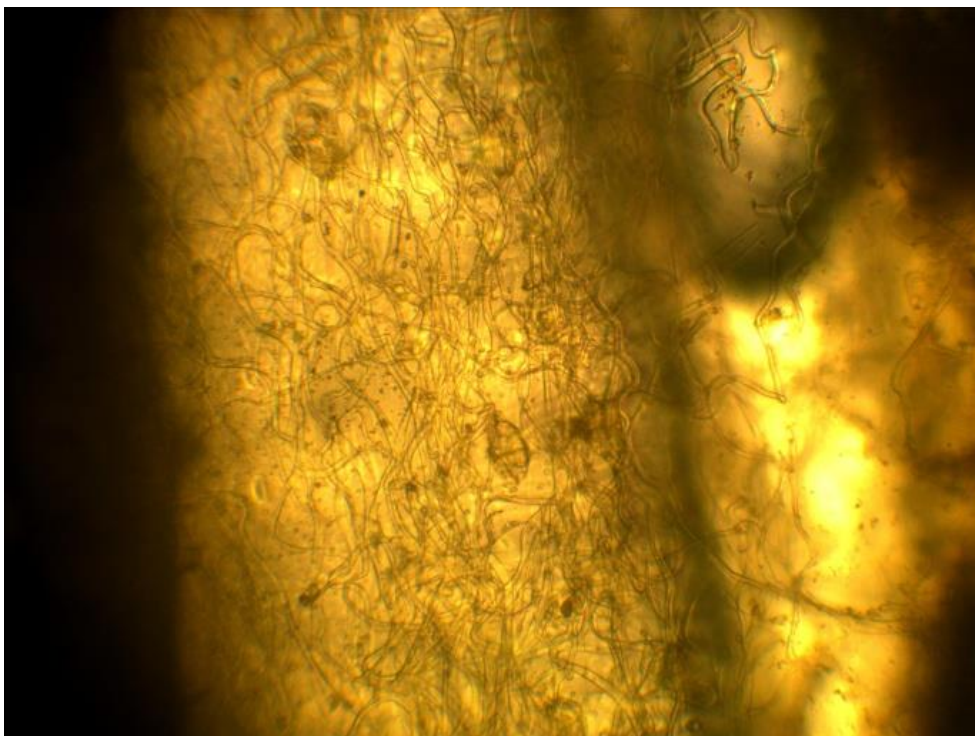


Рисунок 16 – Микрофотография кутикулярной структуры эпидермиса листа
полыни таврической, ув. 10×20

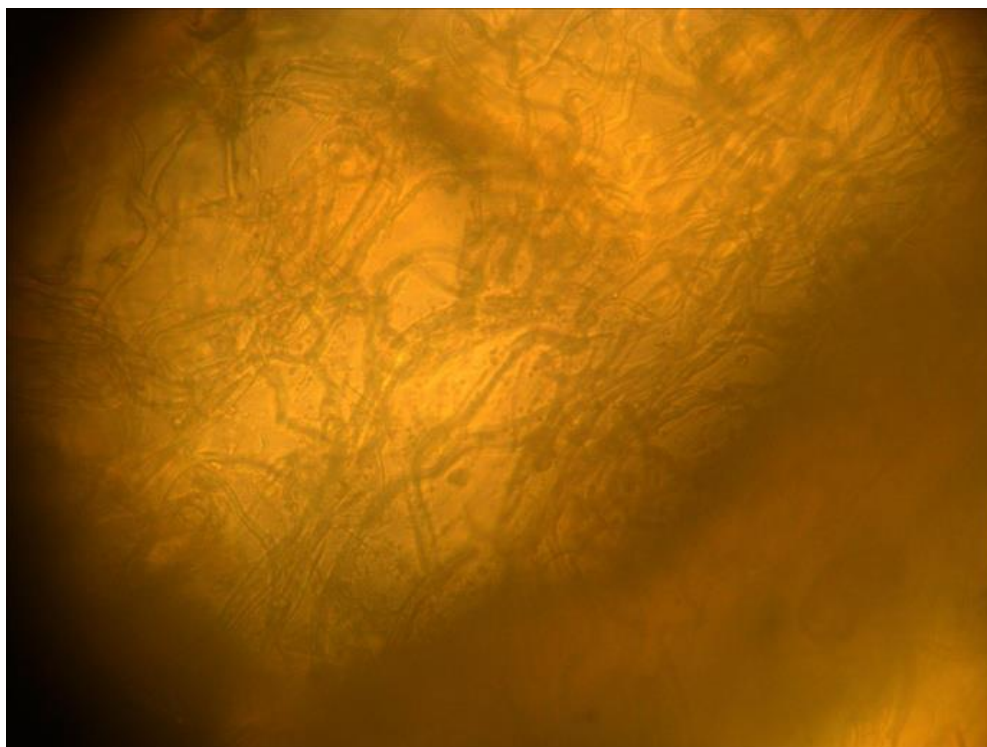


Рисунок 17 – Микрофотография кутикулярной структуры эпидермиса листа
полыни таврической, ув. 10×40



Рисунок 18 – Микрофотография кутикулярная структура эпидермиса листа
чертополоха узкоголового, ув. 10×40

Для оценки избирательности питания полуденных песчанок был использован коэффициент (K). Для определения этого коэффициента среднюю долю растений в рационе полуденных песчанок делят на среднюю долю того или иного вида растений в общей фитомассе участков. Соответственно, чем больше значение коэффициента, тем выше избирательность в питании полуденной песчанки данным видом растений.

Здесь следует сделать важное пояснение и разделить два понятия: доля потребленного корма в рационе (по данным кутикулярно-копрологического анализа) и избирательность питания (предпочитаемость корма). Как видно из наших данных во многих случаях очень высокая доля полыни таврической в потребленном корме полуденных песчанок, которая достигает в отдельные сезоны до 28 % (таблица 15). В то же время избирательность питания полуденной песчанкой полыни таврической в большинстве случаев очень низкая о чем красноречиво свидетельствуют показатели коэффициента избирательности питания $K < 1$ (таблица 14). Такое несоответствие объясняется тем, что кутикулярно-копрологический анализ показывает долю потребленного корма (видов растения) в рационе, которая может не совпадать с предпочитаемыми полуденной песчанкой кормами. В природных условиях полуденные песчанки в отдельные сезоны года для удовлетворения своих потребностей зачастую вынуждены питаться менее привлекательными, но имеющими высокую продуктивность кормами, как и в приведенном выше примере с полынью таврической. Это отнюдь не означает, что эти виды растений являются для них наиболее предпочитаемыми, так как в природе довольно часто имеет место ситуация, при которой продуктивность наиболее предпочитаемых видов растений недостаточна для удовлетворения ежедневных энергетических потребностей грызунов и поэтому они вынуждены питаться более доступными видами растений. Из вышесказанного понятно, почему данные по доле потребленного корма в рационе, полученные с использованием кутикулярно-копрологического анализа и оценка избирательности питания полуденных песчанок, рассчитанная с использованием коэффициента (K) не всегда совпадают.

После этого пояснения мы можем остановиться на рассмотрении сезонной

динамики рациона полуденной песчанки на опытных участках.

С использованием метода кутикулярно-копрологического анализа показано, что весной полуденные песчанки в питании отдают предпочтение следующим видам растений: липучке оттопыренной ($K = 15,97$), ячмени обыкновенной ($K = 9,5$) и люцерне голубой ($K = 5,4$). Меньшей привлекательностью отличаются мятлик луковичный ($K = 1,2$) и цветки чертополоха узкоголового ($K = 3,6$) (табл. 14). На опытных участках складывается следующая картина. На песчаных барханах весной основу рациона полуденной песчанки составляют листья липучки оттопыренной – 16–17%, люцерны голубой – 2–3%, листья и стебли полыни таврической – 6–7%, листья и соцветия чертополоха узкоголового – 45–47%, мака песчаного – 0,5–1%, листья и луковичы мятлика – 19–20%. На участке опустыненной степи основу рациона полуденной песчанки составляют листья дремы белой – 0,5–1%, люцерны голубой – 16–17%, ячменя обыкновенного – 10–11%, листья и стебли полыни таврической – 18–19%, цветки чертополоха узкоголового – 45–46%, резака обыкновенного – 1–2%, листья, стебли и луковичы мятлика – 3–5% (таблица 15).

Таблица 14 – Коэффициент избирательности питания (K) полуденной песчанки в разные сезоны года в 2015–2019 гг.

Растения	Коэффициент (K) избирательности питания			
	Весна	Лето	Осень	Зима
Липучка оттопыренная	15,97	–	–	–
Люцерна голубая	5,4	–	–	–
Мятлик луковичный	1,2	12,3	13,2	14,3
Полынь таврическая	0,7	0,4	0,2	1,3
Ячмень обыкновенный	9,5	–	–	–
Чертополох узкоголовый	3,6	–	–	–
Щирица белая	–	3,5	2,2	11,2
Житняк сибирский	–	4,3	–	2,5
Верблюдка кавказская	–	–	1,5	1,6

В летний период, в условиях крайнего дефицита в природе калорийных кормов, важнейшими кормовыми растениями, которым полуденная песчанка отдает наибольшее предпочтение являются луковички мятлика луковичного ($K = 12,3$), семена щирицы белой ($K = 3,5$), житняка сибирского ($K = 4,3$) (таблица 14). В летний период в питании полуденная песчанка в основном отдает предпочтение семенам, доля которых в содержимом желудков составляет 50–60 %. На опытных участках складывается следующая картина. На песчаных барханах основу рациона полуденной песчанки составляют листья и стебли молочая приземистого – 14–15%, житняка сибирского – 10–11%, полыни таврической – 3–4%, гелиотропа мелкоцветкового (*Heliotropium micranthos*) – 3–4%, семена щирицы белой – 34–35%, джужгуна безлистного – 8–9%, листья, стебли и луковички мятлика – 18–19%. На участке опустыненной степи основу рациона полуденной песчанки в этот период составляют листья и стебли полыни таврической – 28–29%, гелиотропа мелкоцветкового – 11–12%, василька песчаного – 1–2%, житняка сибирского – 1–2%, семена щирицы белой – 30–31%, луковички мятлика – 25–26% (таблица 15).

В осенний период наиболее высокие показатели избирательности также характерны для луковичек мятлика луковичного ($K = 13,2$) (таблица 14). В этот период полуденные песчанки практически полностью переходят на питание семенами и подземными луковичками мятлика. На песчаных барханах осенью основу рациона полуденных песчанок составляют листья и стебли полыни таврической – 9–10%, семена верблюдки кавказской – 32–33%, щирицы белой – 29–30%, луковички мятлика луковичного – 28–29%. На участке опустыненной степи полуденные песчанки используют в питании листья и стебли полыни таврической – 18–19%, семена щирицы белой – 50–51%, луковички мятлика – 30–31% (таблица 15).

Таблица 15 – Состав рациона полуденной песчанки в течение года на участках в разные сезоны 2015–2019 гг. ($X \pm S_{\bar{x}}$)

Растения	Состав рациона, %							
	Песчаный бархан				Опустыненная степь			
	Весна n = 62	Лето n = 60	Осень n = 66	Зима n = 54	Весна n = 63	Лето n = 64	Осень n = 60	Зима n = 55
Липучка оттопыренная	16,3 ± 2,58	–	–	–	–	–	–	–
Люцерна голубая	2,6 ± 1,05	–	–	–	16,9 ± 2,56	–	–	–
Мятлик луковичный	20,0 ± 4,32	18,1 ± 3,57	28,2 ± 5,21	38,3 ±5,12	3,8 ± 1,09	25,0 ± 3,86	31,0 ± 4,25	16,2 ± 2,83
Полынь таврическая	6,7 ± 1,57	3,2 ± 0,98	9,1 ± 2,32	7,4 ± 1,8	18,4 ± 2,04	28,8 ± 2,10	18,6 ± 4,21	10,6 ± 3,43
Ячмень обыкновенный	3,2 ± 0,87	–	–	–	11,0 ± 1,86	–	–	–
Дубровник белый	–	–	–	–	0,6 ± 0,35	–	–	–
Резак обыкновенный	0,9 ± 0,18	–	–	–	0,8 ± 0,27	–	–	–
Дрема белая	–	–	–	–	0,4 ± 0,16	–	–	–
Чертополох узкоголовый	47,0 ± 4,25	–	–	–	46,8 ± 4,88	–	–	–
Мак песчаный	0,3 ± 0,12	–	–	–	–	–	–	–
Гелиотроп мелкоцветковый	–	3,7 ± 1,05	–	–	–	11,8 ± 2,34	–	–
Щирица белая	–	34,5 ± 6,15	29,6 ± 5,74	32,8	–	30,6 ± 6,75	50,3 ± 6,87	42,0 ± 6,22
Василек песчаный	–	–	–	–	–	0,1 ± 0,02	–	–
Житняк сибирский	–	11,0 ± 2,54	–	9,9 ± 2,88	–	1,5 ± 0,97	–	21,8 ± 3,65
Джугун безлистный	–	8,7 ± 2,02	–	1,2 ± 0,64	–	–	–	–
Молочай приземистый	–	14,9	–	–	–	–	–	–
Верблюдка кавказская	–	–	32,8 ± 5,21	–	–	–	–	–
Прочие растения	3,2 ± 1,08	5,8 ± 1,47	0,3 ± 0,15	10,5 ± 2,47	1,4 ± 0,64	2,2 ± 1,02	0,1 ± 0,09	9,4 ± 1,96
Итого	100	100	100	100	100	100	100	100

n – число образцов содержимого желудков для проведения кутикулярно копрологического анализа

В зимний период полуденные песчанки питаются в основном семенами щирицы белой ($K = 11,2$) и житняка сибирского ($K = 2,5$), а также луковичками мятлика луковичного ($K = 14,3$). В этот период в рационе полуденных песчанок также встречаются листья и стебли полыни таврической ($K = 1,3$) (таблица 14). В зимний период в питании полуденных песчанок практически отсутствует избирательность и не отмечается строгой специализации в питании вегетирующими частями растений или семенами. Это связано с крайним дефицитом кормов в этот период и полуденные песчанки используют в пищу все доступные в данное время года корма. На песчаных барханах зимой основу рациона полуденных песчанок составляют семена щирицы белой – 32–33%, джужгуна безлистного – 1–2%, полыни таврической – 7–8%, житняка сибирского – 9–10%, луковичками мятлика – 38–39%. На участке опустыненной степи в рационе полуденных песчанок основную долю составляют семена щирицы белой – 41–42%, полыни таврической – 10–11%, житняка сибирского – 21–22%, а также луковички мятлика – 16–19% (таблица 15).

Таким образом, стратегия питания полуденной песчанки в условиях аридной зоны Северо-Западного Прикаспия основана на использовании всех доступных типов кормов. В то же время в различные сезоны года на опытных участках процентное соотношение потребляемых видов растений существенно различается, что свидетельствует с одной стороны об избирательности питания у полуденных песчанок, а с другой – о сезонных различиях кормообеспеченности на опытных участках. Такое чередование в рационе различных типов кормов в различные сезоны года имеет важное значение для поддержания стабильной популяции полуденной песчанки в аридной зоне Северо-Западного Прикаспия.

В следующем разделе работы рассмотрим, как избирательность питания полуденных песчанок в условиях Северо-Западного Прикаспия отразилась на энергетической ценности потребляемых кормов на опытных участках.

5.3 Энергетическая ценность рациона полуденной песчанок на опытных участках

Как известно, наиболее распространенным показателем, позволяющим объективно оценить энергетическую ценность потребляемых кормов растительноядных млекопитающих является биохимический анализ их содержимого желудков (Staines, Crisp, 1978; Абатуров, Магомедов, 1982; Омаров, 2008; Казьмин и др., 2013 и мн. др.).

Как мы уже отметили в предыдущем разделе работы мятлик луковичный является одним из важнейших энергетически богатых кормовых ресурсов в рационе полуденных песчанок, во многом благодаря которому песчанки выживают. О большом значении луковиц мятлика луковичного в летне-осеннем питании полуденных песчанок свидетельствуют данные анализа содержимого желудков, полученные кутикулярно-копрологическим методом (Омаров Р.Р., Омаров К.З., 2023б). Этим методом показано, что летом в районе исследований, в условиях крайнего дефицита калорийных кормов, важнейшим кормовым растением является мятлик луковичный, доля которого в рационе составляет 25–27%. Осенью полуденные песчанки практически полностью переходят на питание семенами различных видов растений и подземными луковичками мятлика, доля последних в рационе составляет 30–32%. Заметим, что большое значение мятлика луковичного в питании и поддержании стабильности популяции отмечено и для другого близкого вида – тамарисковой песчанки (*Meriones tamariscinus* Pallas, 1773) на Аграханских песках (Ахтаев, 1995).

Благодаря более высокой плотности кустарников и соответственно более высокой влажности почвы под их кронами весной и летом, продуктивность луковиц мятлика луковичного – на песчаном бархане (участок 1) значительно выше (в 1,4–1,7 раза), чем на участке опустыненной степи (участок 2) (таблица 13).

Для сравнительной оценки энергетической ценности потребляемых кормов полуденными песчанками на двух опытных участках был проведен биохимический анализ содержимого их желудков в различные сезоны года. Как показали данные

анализов в летний и осенний периоды энергетическая ценность содержимого желудков полуденных песчанок добытых на участке песчаных барханов была выше, чем на участке опустыненной степи (таблица 16).

Таблица 16 – Энергетическая ценность образцов содержимого желудков полуденных песчанок по участкам

Участок	На 100 г абсолютно сухого вещества				
	Протеин, г	Жир, г	Клетчатка, г	БЭВ, г	Энергетическая ценность корма, кДж
Весна					
Песчаные барханы	35,93	16,82	9,08	22,15	1857
Опустыненная степь	33,42	15,82	10,28	25,08	1845
Лето					
Песчаные барханы	25,68	15,99	14,28	35,75	1970
Опустыненная степь	35,75	9,64	11,98	33,49	1821
Осень					
Песчаные барханы	27,62	17,51	9,73	31,75	1915
Опустыненная степь	20,31	8,28	12,78	46,04	1725

Отсутствие различий в энергетической ценности содержимого желудков на опытных участках в весенний период связано с вегетацией эфемеров в районе исследований и соответственно одинаковой кормообеспеченностью на обоих участках. Сравнительные данные по энергетической ценности содержимого желудков песчанок хорошо согласуются с данными по продуктивности на опытных участках (рисунок 11, таблица 17) и видовому составу основных поедаемых видов растений (таблица 12). Отметим, что мятлик луковичный, продуктивность которого более чем в два раза выше на участке песчаного бархана (таблица 13), вносит существенный вклад в отмеченные различия в энергетической ценности содержимого желудков.

Таблица 17 – Средние показатели валовой продукции растительности (ц/га) и плотность популяции полуденной песчанки (особей/га) по участкам (2015–2019 гг.)

Участок	Продуктивность растительности, ц/га, сухой вес				Плотность населения, особей на 1 га			
	Весна (<i>n</i> = 80)	Лето (<i>n</i> = 74)	Осень (<i>n</i> = 82)	Зима (<i>n</i> = 38)	Весна (<i>n</i> = 30)	Лето (<i>n</i> = 30)	Осень (<i>n</i> = 30)	Зима (<i>n</i> = 30)
Песчаные барханы	9,8 ± 0,73	7,8 ± 0,51	9,8 ± 0,85	0,3 ± 0,05	10,4 ± 0,93	12,8 ± 1,07	21,9 ± 1,33	10,9 ± 0,98
Опустыненная степь	7,1 ± 0,67	5,9 ± 0,58	7,9 ± 0,67	0,9 ± 0,08	7,8 ± 1,02	7,5 ± 0,55	12,2 ± 0,97	9,2 ± 0,78

n – общее число укосных площадок (для продукции растительности) и учетных площадок (для плотности населения) в 2015–2019 гг.

Таким образом, по результатам рассмотренных в данном разделе работы материалов можно сделать вывод о том, что наличие комплекса кустарниковых зарослей на исследуемой территории является одним из важнейших факторов, определяющих кормовую обеспеченность полуденных песчанок как по продуктивности растительности, так и по качеству кормовых ресурсов.

Можно было предположить, что различная обеспеченность кормовыми ресурсами на двух опытных участках могла отразиться на численности песчанок. В следующем разделе работы рассмотрим, как это все отразилось на динамике численности полуденной песчанки на опытных участках.

ГЛАВА 6 ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ХАРАКТЕР РАЗМНОЖЕНИЯ ПОПУЛЯЦИИ ПОЛУДЕННОЙ ПЕСЧАНКИ В РАЙОНЕ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

6.1 Численность полуденных песчанок в районе проведения исследований

Для полуденных песчанок, как и для других видов песчанок, характерна относительно стабильная численность без резких колебаний на обширных пространствах (Ралль, 1941; Павлов, 1961; Павлов и др., 1977; Мокроусов, 1977; Варшавский и др., 1991; Шилова и др., 2000; Шилова, 2008; Кузнецов и др., 2011; Стахеев, 2012; Tchabovsky et al., 2016; Суркова и др., 2022; Омаров и др., 2015б; Чабовский и др., 2023; Омаров Р.Р., Омаров К.З., 2024). Как правило, периодические изменения численности, как это происходит и в настоящее время, связаны с циклами опустынивания – остепнения (Варшавский и др., 1991; Шилова и др., 2000; Tchabovsky et al., 2016; Суркова и др., 2022). Отсутствие резких подъемов численности связано и с относительно низким потенциалом размножения, а также приуроченностью полуденной песчанки к аридным зонам, для которых характерна относительная стабильность условий существования (Мокроусов, 1977; Павлинов и др., 1990; Омаров и др., 2016; Суркова, 2020; Омаров Р.Р., Омаров К.З., 2024).

Существенными факторами, которые ограничивают численность полуденных песчанок, считаются погодные условия, урожайность кормовых растений, влияние хищников и деятельность человека (Попов и др., 1989; Бакеев, 1956; Семенов и др., 1968; Тропин, 1963; Слудский и др., 1978). Среди антропогенных факторов, которые в той или иной мере способствуют росту или снижению численности песчанок, отмечаются промышленная деятельность (газопроводы, карьеры, дороги и др.), освоение территорий для создания пастбищ и организации земледелия, строительство каналов, истребительные мероприятия (Семенов, Шейкина, 1946; Семенов и др., 1968; Павлов и др., 1977; Нургельдыев, Колоденко, 1977; Бурделов, 1989 и др.).

В районе проведения исследований хозяйственная деятельность человека отсутствует, и полуденные песчанки находятся под влиянием только естественных факторов. Как правило, кормовой фактор выходит на первый план в регуляции популяции тамарисковой и полуденной песчанки (Ахтаев, 1995; Омаров Р.Р., Омаров К.З., 2024 и др.). Хищники не являются лимитирующим фактором для популяций песчанок (Лидикер, 1999; Садыков, Бененсон, 1992), но в некоторых работах показано, что и они могут оказывать существенное влияние на численность песчанок. Так, в условиях Астраханской области обыкновенная лисица выступает ключевым регулятором численности для тамарисковой песчанки, а в отдельные периоды и для полуденной, активно заселяющих заросли лоха (Федорович, Осипов, 2009).

Как следует из полученных нами данных, численность полуденных песчанок в годы исследований колебалась в пределах от 8 до 24 особей/га на песчаном бархане и от 4 до 14 особей/га на участке опустыненной степи, что соответствует распределению кормовых ресурсов по участкам (таблица 17, рисунок 19).

Сравнительный анализ данных по продуктивности растительности на опытных участках с показателем плотности населения песчанок обнаруживает практически линейную связь между этими показателями ($R = 0,74$, $P < 0,05$) (рисунок 20).

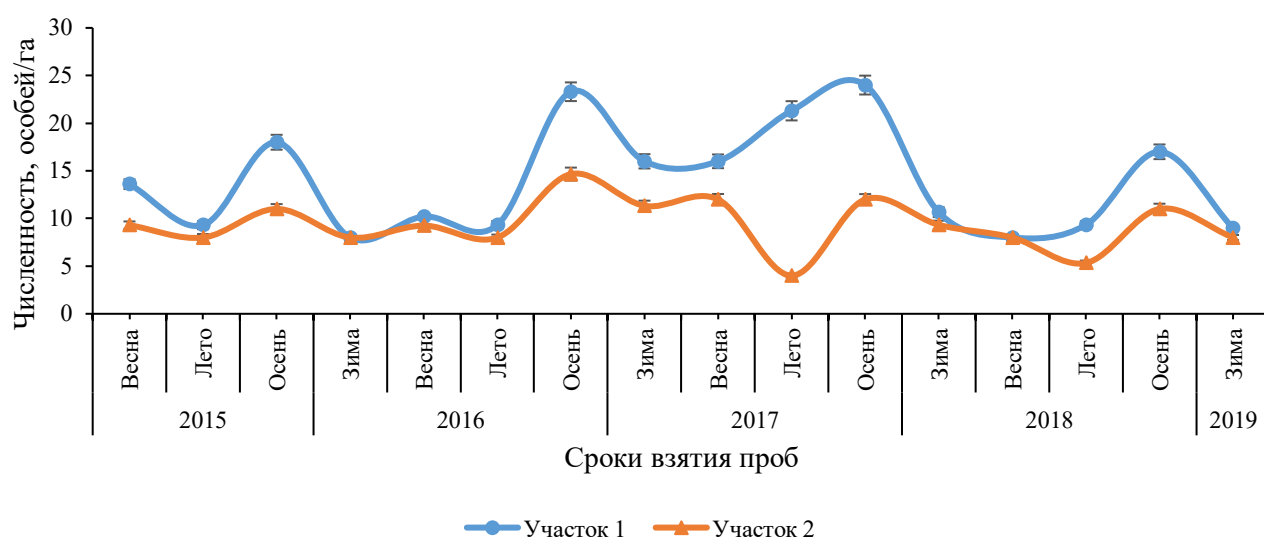


Рисунок 19 – Многолетняя динамика численности полуденной песчанки в районе проведения исследований (2015–2019 гг.)

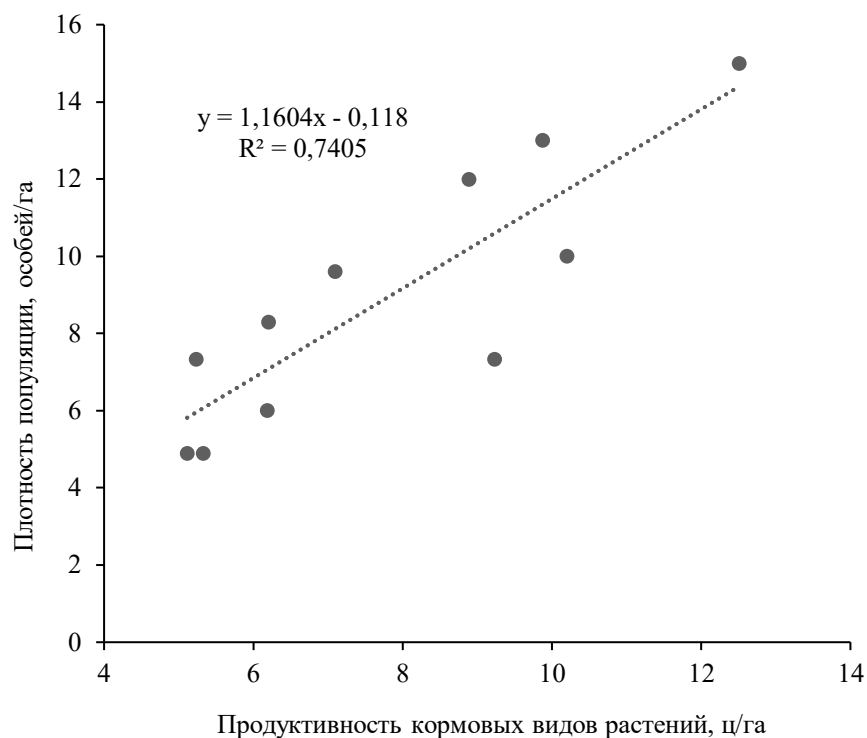


Рисунок 20 – Зависимость весенней плотности населения песчанок от продуктивности растений на обоих участках. По оси ординат – плотность популяции, особей/га; по оси абсцисс – продуктивность кормовых видов растений, ц/га. Точки – отдельные значения весенних учетов численности

Кроме того, участки различались и по продуктивности луковичек мятлика, которая колебалась в годы исследований на участке песчаных барханов от 3,7 до 5,5 ц/га сухой массы, а на участке опустыненной степи – от 2,3 до 3,8 ц/га (таблица 13).

В соответствии с изменениями обеспеченности кормовыми ресурсами происходили изменения и в численности полуденных песчанок по участкам в различные сезоны года, к осени численность достигала от $17 \pm 0,96$ до $24 \pm 2,22$ особей/га на участке песчаных барханов и от $10 \pm 1,15$ до $14 \pm 1,71$ особей/га на участке опустыненной степи (рисунок 19, таблица 17). Максимальная численность песчанок на обоих участках в осенний период объясняется завершением второго цикла размножения и ростом популяции за счет сеголеток, а также наличием большого количества семян и луковиц мятлика луковичного.

После весеннего размножения в летний период численность песчанок на обоих участках растет за счет сеголеток первого помета (таблица 17). Можно было ожидать более высокий рост численности песчанок после размножения, но этого не происходит из-за высыхания растительности и соответственно низкой доступности кормовых ресурсов. В то же время на участке песчаного бархана наблюдался более существенный рост численности песчанок (рисунок 19, таблица 17) благодаря обширным кустарниковым зарослям. Высокая влажность под кустарниковыми зарослями благоприятно сказывается на кормовой базе и в частности на продуктивности мятлика луковичного, который, как мы отметили выше, имеет большое значение в питании песчанок в летне-осенний период.

Наименьшие различия в показателях численности на двух участках отмечаются весной и зимой, что хорошо согласуется с отмеченным выше одинаковым характером обеспеченности кормами в этот период. Весной полуденные песчанки на обоих участках хорошо обеспечены кормовыми ресурсами за счет бурной вегетации эфемеров, а зимой дефицит кормов в равной степени испытывают песчанки с обоих участков.

Таким образом, в районе исследований на разных участках численность полуденных песчанок значительно различалась, кроме того, по годам наблюдались существенные синхронные колебания численности и наличия кормовых ресурсов. Можно предположить, что большое значение для поддержания стабильной популяции полуденной песчанки в аридной зоне Северо-Западного Прикаспия имеет чередование в их рационе различных типов кормов в различные сезоны года.

6.2 Характер размножения популяции полуденной песчанки в Северо-Западном Прикаспии

Одним из обязательных условий долговременной стабильности популяций является способность их к воспроизводству. Характер и уровень воспроизводства популяций определяется такими показателями как интенсивность размножения, число помётов в году и количество эмбрионов в помёте. Известно, что одним из

важнейших показателей, определяющих характер и уровень воспроизводства является обеспеченность животных кормовыми ресурсами от которых зависит их упитанность и соответственно плодовитость. Так, по мнению В.С. Ивлева (1948), величина численности каждого последующего поколения животных в значительной мере определяется количеством пищи, доступной их родителям. Эта фундаментальная идея получила многократное подтверждение в дальнейших работах, демонстрирующих прямую корреляцию между репродуктивным успехом особей, их кормовой обеспеченностью и обусловленной этим упитанностью (Башенина, 1968, 1977; Taber, Dasmann, 1957; Kleiber, 1961; Гептнер и др., 1968; Гладкина, 1968, 1969; Eadie, 1970; Ханин и др., 1978; Fowler, 1981; Crawley, 1983; Robbins, 1983; Магомедов, 1995; Ревуцкая, 2010; Вехник В.А., Вехник В.П., 2018; Омаров Р.Р., Омаров К.З., 2018, 2019; Абатуров, 2021).

Как было отмечено в предыдущих главах, в наших исследованиях были выделены два опытных участка: участки степи с закрепленными песками (опустыненная степь) и песчаные барханы, густо заросшие зарослями кустарников тамариска и джужгуна безлистного. В течение года условия в первую очередь кормовые на этих участках существенно меняются. На песчаном бархане по сравнению с участком опустыненной степи в летне-осенний период достоверно выше не только общая продуктивность растительного покрова, но, что более важно, и продуктивность основных наиболее поедаемых полуденных песчанкой видов растений: молочая приземистого, житняка сибирского, полыни таврической, гелиотропа мелкоцветкового, щирицы белой, джужгуна безлистного, мятлика луковичного. верблюдки кавказской. (таблица 12). Помимо этого, о чем тоже было сказано в предыдущих главах, очень важным отличием сравниваемых участков является то, что на песчаном бархане в 1,4–1,7 раза выше продуктивность одного из основных летне-осенних кормов полуденных песчанок – мятлика луковичного (таблица 13). Немаловажным отличием опытных участков является и то, что на песчаном бархане достоверно выше плотность кустарниковых зарослей тамариска и джужгуна (таблицы 9–11), что важно как с точки зрения более удобных укрытий для песчанок, так и формирующегося под кустарниками более влажного

микроклимата, что, соответственно, сказывается на произрастающей растительности. Все эти отличия отразились на достоверно более высокой численности полуденных песчанок в летне-осенний период на участке песчаного бархана (рисунок 19). В зимний период кормовые различия на участках нивелируются, так как на обоих участках отмечается дефицит кормов, что в конечном итоге приводит к снижению численности песчанок на обоих участках в 1,3–2,3 раза (таблица 17, рисунок 19). Весной же в период бурной вегетации эфемеров продуктивность на обоих опытных участках резко возрастает, но даже при этом она выше на участке песчаных барханов, где, как правило, устанавливается и более высокая численность полуденных песчанок (таблица 17).

В свете вышеизложенного вызывает большой интерес выяснить, как перечисленные отличия могли отразиться на характере размножения полуденных песчанок на сравниваемых опытных участках.

Проведенные полевые исследования показали, что в условиях Северо-Западного Прикаспия продолжительность генеративного периода полуденной песчанки составляет 6–8 месяцев. За этот период полуденные песчанки приносят два помета в год в весенний и летне-осенний период. Причем уровень весеннего и летне-осеннего размножения существенно различались.

Результаты полевых исследований показали, что первый цикл размножения полуденных песчанок в зависимости от условий весны начинается в самом конце марта, но, как правило, в начале апреля. Массовая беременность при первом цикле размножения приходится на конец апреля – начало мая (рисунок 21). Анализ репродуктивной активности самок при первом весеннем цикле размножения показывает, что число участвующих в размножении взрослых самок колеблется от 68 до 100% и в среднем составляло около 90% самок при среднем числе эмбрионов около шести на одну размножающуюся самку.

Второй цикл размножения приходится на август – сентябрь и он значительно уступает по интенсивности первому циклу и в нем участвовало в различные годы исследований от 40 % до 60 % самок популяции. Летне-осеннее размножение растянуто и единичные беременные самки встречаются вплоть до октября.

В литературе долю участвующих в размножении самок полуденных песчанок связывают с количеством осадков (Ильинский, Тропин, 1965; Роговин и др., 2003), обилием корма (Ралль, 1939а; Алламуратов, Нуримов, 2023) или температурным режимом периода размножения (Реимов, Карабеков, 1989; Танитовский и др., 2021). Далее попытаемся установить с какими факторами была связана интенсивность размножения полуденной песчанки в Северо-Западном Прикаспии.

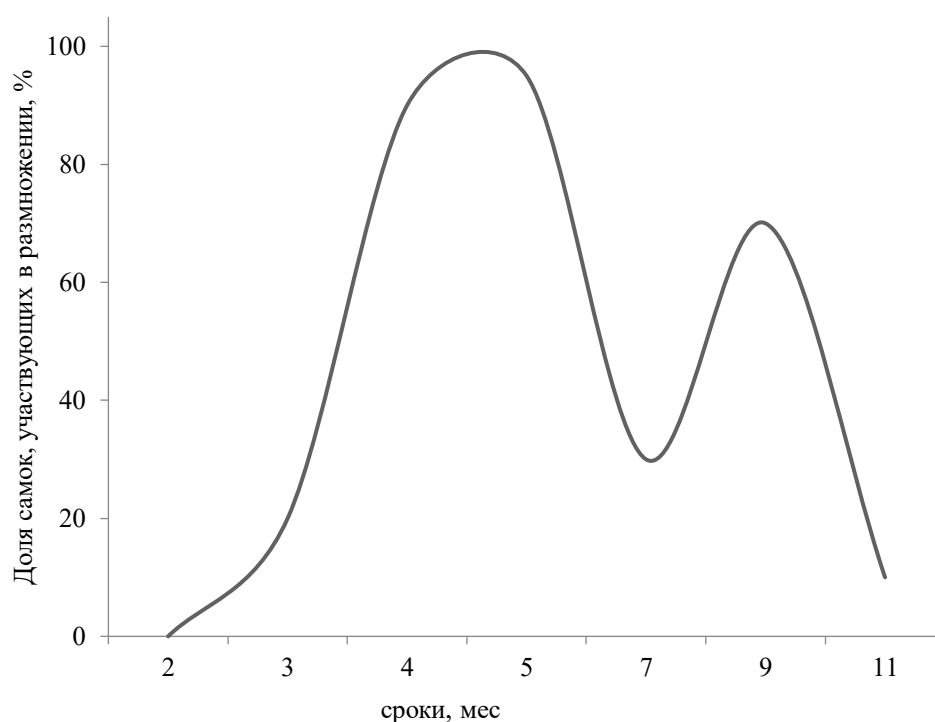


Рисунок 21 — Ход размножения полуденной песчанки в условиях Северо-Западного Прикаспия

В таблице 18 приведены полевые данные по характеру интенсивности весеннего размножения полуденной песчанки в Северо-Западном Прикаспии. Согласно полученным данным весенняя интенсивность размножения полуденной песчанки существенно различалась на наших опытных участках в Северо-Западном Прикаспии и во все годы исследований была достоверно выше (на 11–24 %) на песчаных барханах с колебаниями в пределах 78,7–98,5%, чем в опустыненной степи 58,8–85,9 % (таблица 18).

Учитывая, что оба смежных участка находятся на одной и той же территории и подвергаются абсолютно одинаковому воздействию всего комплекса абиотических факторов (осадки, температурный режим и др.) можно предположить, что различия в интенсивности размножения на опытных участках связаны с сезонными различиями в характере растительного покрова и уровнями продуктивности растительности на опытных участках. Так, отмечена достоверно большая весенняя продуктивность растительности на участке песчаных барханов, которая в 1,3–1,7 раза выше, чем на участке опустыненной степи ($t = 7,34$, $P < 0,05$). Различия в кормообеспеченности участков отразилась на численности, а также на показателях массы тела (упитанности) самок на сравниваемых опытных участках, которая во все годы в 1,1–1,3 раза достоверно была выше на песчаных барханах ($t = 5,04$, $P < 0,05$) (таблицы 18, 19).

Таблица 18 – Интенсивность весеннего размножения и плодовитость полуденной песчанки в Северо-Западном Прикаспии

Годы	Опыт- ные участ- ки	Масса тела самок (в граммах)	Весенняя продуктив- ность раститель- ности (ц/га, сух. вес.)	Масса содер- жимого желуд- ков (г, сух. в-ва)	Число участвую- щих в размноже- нии самок, %	Число эмбрионов на 1 размножаю- щуюся самку
2015	Бархан	$53,6 \pm 1,76$	$10,8 \pm 0,53$	$1,32 \pm 0,12$	96,7	$6,5 \pm 0,30$
	Степь	$48,5 \pm 1,81$	$8,5 \pm 0,37$	$0,98 \pm 0,09$	85,9	$6,5 \pm 0,55$
2016	Бархан	$50,3 \pm 1,34$	$10,4 \pm 0,65$	$1,44 \pm 0,17$	93,5	$5,7 \pm 0,35$
	Степь	$45,6 \pm 1,97$	$7,4 \pm 0,31$	$0,82 \pm 0,06$	75,9	$5,5 \pm 0,57$
2017	Бархан	$56,4 \pm 1,84$	$12,8 \pm 0,77$	$1,33 \pm 0,12$	98,5	$6,6 \pm 0,31$
	Степь	$44,4 \pm 1,57$	$7,5 \pm 0,34$	$0,92 \pm 0,07$	74,6	$6,2 \pm 0,37$
2018	Бархан	$45,2 \pm 1,56$	$6,2 \pm 0,24$	$1,12 \pm 0,1$	78,7	$5,5 \pm 0,57$
	Степь	$41,8 \pm 1,11$	$5,0 \pm 0,21$	$0,72 \pm 0,05$	58,8	$5,1 \pm 0,52$

Связь интенсивности размножения самок полуденной песчанки от их упитанности (массы тела) хорошо прослеживается при анализе весенней интенсивности размножения в различных весовых классах (рисунок 22).

Таблица 19 – Распределение по массе тела самок полуденной песчанки перед началом размножения (апрель-май; август-сентябрь) на песчаном бархане и в опустыненной степи

Период размножения	Масса тела, г	Доля особей в популяции, %	
		Песчаный бархан	Опустыненная степь
апрель-май (1-й цикл)	20–34	18	24
	35–49	74	71
	> 49	13	9
август-сентябрь (2-й цикл)	20–34	26	48
	35–49	63	46
	> 49	9	6

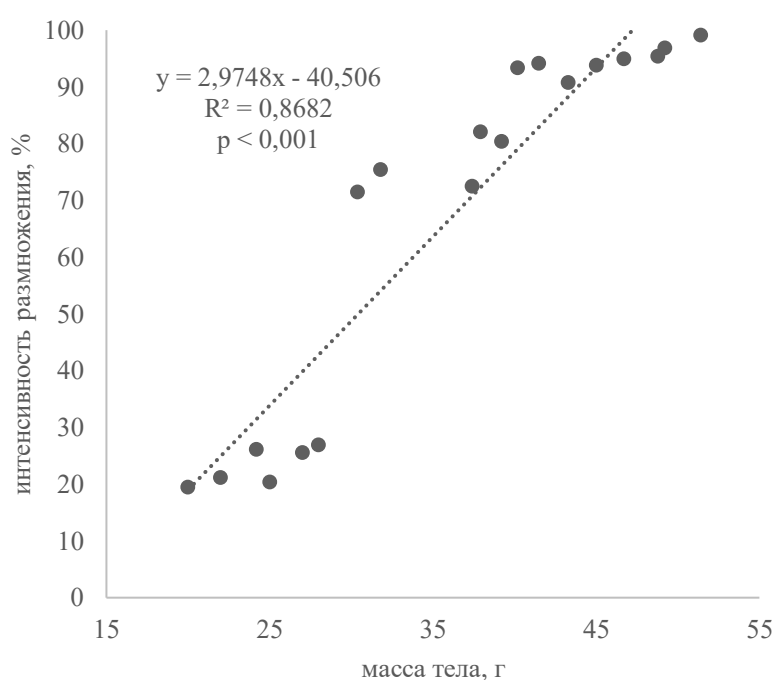


Рисунок 22 – Зависимость интенсивности размножения полуденной песчанки от массы тела в районе проведения исследований

Как видно из рисунка 22 с ростом массы тела самок полуденной песчанки увеличивается и интенсивность их размножения, которая достигает максимальных (98–100 %) значений у наиболее упитанных особей с массой тела 45 грамм и выше (рисунок 22, таблица 19).

В качестве косвенного показателя интенсивности питания на сравниваемых участках мы использовали и уровень наполнения содержимого желудков, который как было показано на ряде видов грызунов, в том числе и на тамарисковой песчанке функционально связан с доступностью кормов и кормностью местообитаний (Панова, 1964; Магомедов, 1995; Магомедов, Ахтаев, 1993; Абатуров, 2021). Как видно из таблицы 18 во все исследуемые годы масса содержимого желудков на песчаном бархане в 1,35–1,76 раз выше, чем на участке опустыненной степи (таблица 18), что является свидетельством более высокой интенсивности питания полуденных песчанок на песчаном бархане по сравнению с участком опустыненной степи, что в конечном итоге определило более высокие показатели массы тела полуденных песчанок и соответственно более высокий уровень весеннего размножения на этом участке.

Отдельно следует остановиться на данных, полученных в 2018 году. Как видно из таблицы 18 масса тела песчанок, интенсивность их размножения и уровень наполнения содержимого желудков значительно уступали по сравнению со всеми остальными годами. Это связано с тем, что 2018 году на всей территории Северо-Западного Прикаспия отмечалась сильная засуха, что отразилось на резком снижении общей продуктивности растительности, которая на обоих опытных участках была значительно ниже средних значений (1,5–2,1 раза) и соответственно это привело к снижению уровня наполнения содержимого желудков (1,2–1,4 раза) (таблица 18). Снижение общей продуктивности растительности в условиях засухи 2018 года отразилось на сокращении численности полуденных песчанок (рисунок 19) и одновременно, как видно из таблицы 18, привело к снижению интенсивности их размножения с 93,5–98,5 % до 78,7 % на песчаных барханах и с 74,6–85,9 % до 58,8 % на участке опустыненной степи (таблица 18). Данные 2018 года одновременно подтверждают, что кормовые условия являются ведущим фактором,

определяющим численность и интенсивность размножения полуденных песчанок в Северо-Западном Прикаспии.

Второй цикл размножения (август – сентябрь) значительно уступает по интенсивности первому циклу и в нем участвовало в различные годы исследований от 40 % до 60 % самок популяции (таблица 20).

Таблица 20 – Интенсивность летне-осеннего размножения и плодовитость полуденной песчанки в Северо-Западном Прикаспии

Годы	Опытные участки	Масса тела самок (в граммах)		Летняя продук- тивность расти- тельности, ц/га, (сухой вес)	Число участвующих в размножении самок, %		Число эмбрионо в на 1 размно- жающую- ся самку
		перезимо- вавшие	молодые		перези- мовавшие	молодые	
2015	Бархан	$46,4 \pm 1,84$	$36,4 \pm 1,84$	$8,6 \pm 0,53$	65	28	$6,5 \pm 0,30$
	Степь	$42,5 \pm 1,81$	$30,5 \pm 1,81$	$7,3 \pm 0,37$	46	15	$6,2 \pm 0,37$
2016	Бархан	$49,3 \pm 1,76$	$39,6 \pm 1,76$	$7,2 \pm 0,65$	61	22	$6,6 \pm 0,31$
	Степь	$45,6 \pm 1,97$	$35,6 \pm 1,97$	$5,4 \pm 0,31$	45	10	$6,5 \pm 0,55$
2017	Бархан	$46,3 \pm 1,34$	$37,3 \pm 1,34$	$5,1 \pm 0,77$	58	19	$5,5 \pm 0,57$
	Степь	$41,4 \pm 1,57$	$31,4 \pm 1,57$	$4,3 \pm 0,34$	43	8	$5,1 \pm 0,52$
2018	Бархан	$39,2 \pm 1,56$	$32,2 \pm 1,56$	$10,7 \pm 0,24$	62	25	$5,7 \pm 0,35$
	Степь	$36,7 \pm 1,11$	$28,8 \pm 1,11$	$6,9 \pm 0,21$	49	14	$5,5 \pm 0,57$

Полученные результаты по характеру прохождения второго цикла размножения полуденной песчанки в летне-осенний период в целом обнаруживают сходие с весенним размножением тенденции.

Как видно из таблицы 20 во все годы исследований интенсивность летне-осеннего размножения самок полуденных песчанок была, как и весной достоверно выше на песчаных барханах (13–19 %) с колебаниями в пределах 58–65 %, чем в опустыненной степи 43–49 % (таблица 20). Во втором цикле размножения принимали участие и часть самок, родившихся весной. Причем и для них характерны более высокие показатели (на 11–13 %) интенсивности размножения самок на песчаных барханах с колебаниями в пределах 19–28 % против 8–15 % на участке опустыненной степи (таблица 20). Эти различия мы связываем также, как и при первом весеннем цикле размножения с более высокими показателями продуктивности растительности на участке песчаных барханов, которая в 1,2–1,6 раза выше, чем на участке опустыненной степи ($t = 5,04$, $P < 0,05$). Различия в летней кормообеспеченности сравниваемых участков соответственно отразилось на массе тела самок, которая на участке песчаного бархана во все годы была выше, чем на участке опустыненной степи (таблица 20).

Таким образом, зависимость интенсивности размножения самок полуденной песчанки от их упитанности (массы тела), которая в первую очередь определяется кормовыми условиями сравниваемых участков, хорошо прослеживается как при анализе весеннего цикла размножения, так и летне-осеннего. В обоих случаях более высокая продуктивность растительности вкупе с лучшими защитными условиями за счет более высокой плотности кустарниковых зарослей отмечалась на песчаных барханах. Это в конечном итоге определило более высокую интенсивность размножения полуденных песчанок на песчаных барханах по сравнению с участком опустыненной степи.

ГЛАВА 7 ХАРАКТЕР ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ТРОФИЧЕСКИХ НИШ ЭКОЛОГИЧЕСКИ БЛИЗКИХ ВИДОВ ПЕСЧАНОК РОДА *MERIONES* НА КОЧУБЕЙСКОЙ БИОСФЕРНОЙ СТАНЦИИ

Как известно, многие виды грызунов имеют перекрывающиеся экологические ниши и в связи с этим очень важно понять, как такие виды избегают конкуренции при совместном использовании ресурсов среды. Это одна из актуальных проблем современной экологии, так как ее решение приближает нас к пониманию механизмов и принципов функционирования таксоценоза сообществ грызунов в условиях дефицита кормовых ресурсов. Удобной моделью для подобных исследований являются два вида песчанок рода *Meriones* – полуденная (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) и тамарисковая (*M. tamariscinus* Pallas, 1773), которые образуют симпатрические поселения в Северо-Западном Прикаспии.

В настоящее время экологические особенности обоих видов песчанок и, особенно, характер их питания достаточно хорошо изучены в этой части их ареала (Павлов, 1959; Мокроусов, 1977; Соколов, Орлов, 1980; Павлинов и др., 1990; Ахтаев, 1995; Громов, Ербаева, 1995; Омаров и др., 2015а, 2018), что позволяет провести сравнение основных экологических характеристик (табл. 23).

Для тамарисковой и полуденной песчанки характерны достаточно большие индивидуальные участки и, соответственно, неизбежно совместное использование кормовых ресурсов на данной территории.

Как было показано в работе М.-Х.Р. Ахтаева (1995) в условиях пустынной зоны Северо-Западного Прикаспия тамарисковые песчанки используют большой спектр произрастающих здесь растений.

Тамарисковая песчанка является более мезофильным видом по сравнению с другими видами рода и, как правило, приурочена к древесным и кустарниковым зарослям и предпочитает селиться на задернованных песках. Основу рациона тамарисковых песчанок в районе исследований составляют травянистые растения, а также джужгун, тамариск, различные виды полыней и солянок. В весенний период

основу рациона составляют различные виды эфемеров (Громов, Ербаева, 1995; Ахтаев, 1995, Омаров Р.Р., Омаров К.З., 2021; Омаров, 2023).

Таблица 21 – Список поедаемых видов растений тамарисковой песчанкой в Северо-Западном Прикаспии

Сезон года	Виды растений	Поедаемые части
Весна	Мятлик луковичный Полынь таврическая Ячмень обыкновенный Джузгун безлистный Личинки насекомых	проростки первичной вегетации
Лето	Щирица белая Полынь таврическая Костер мягкий Тамариск Мейера	все части растений
Осень	Полынь таврическая Тамариск Мейера Мятлик луковичный Щирица белая	Плоды, листья, семена
Зима	Мятлик луковичный Щирица белая Тамариск Мейера Эфемеры и эфемероиды	Семена, подземные части и проростки вторичной вегетации

Полуденная песчанка, в отличие от тамарисковой, как правило, селится на полужакрепленных песках с оголенными пятнами на вершинах гряд и бугров. По типу питания полуденную песчанку можно скорее отнести к семеноядам. При этом в весенне-летний период рацион полуденных песчанок дополняется зелеными и сочными кормами (не более 15–20%).

Как уже отмечалось, на опытных участках, где проводились исследования отмечено 39 видов растений, в том числе эфемеры (вероника ранняя, несколько видов костра: мягкий, кровельный, растопыренный и др.), злаки и марьевые, а также два вида кустарников: тамариск Мейера и джузгун безлистный. Большинство растений относятся к видам с вторичной вегетацией. Очень важно, что на данной территории имеет место сезонная сменяемость вегетации различных видов

растений, что стабильно обеспечивает песчанок доступными и разнообразными кормами. Кроме того, в песке могут долго сохраняться семена предыдущих лет, которые существенно дополняют рацион песчанок. Список поедаемых видов растений полуденными песчанками приведен в таблице 22.

Таблица 22 – Список поедаемых видов растений полуденной песчанкой в Северо-Западном Прикаспии

Сезон года	Виды растений	Поедаемые части
Весна	Липучка оттопыренная Люцерна голубая Мятлик луковичный Полынь таврическая Ячмень обыкновенный Резак обыкновенный Дубровник белый Дрема белая Чертополох узкоголовый Мак песчаный	Проростки первичной вегетации, листья, семена, соцветия.
Лето	Мятлик луковичный	Луковички, листья, колоски
	Щирица белая	Семена, листья
	Житняк сибирский	Листья, семена
	Молочай приземистый	Листья, стебли
	Полынь таврическая	Листья, стебли, семена
	Джузгун безлистный	Семена
Осень	Мятлик луковичный	луковицы
	Верблюдка кавказская	семена
	Джузгун безлистный	крылатки
	Щирица белая	семена
	Полынь таврическая	Листья, стебли, семена
Зима	Полынь таврическая Джузгун безлистный Житняк сибирский Щирица белая Мятлик луковичный	Луковички, семена

При сравнении списка поедаемых видов растений тамарисковой и полуденной песчанок в Северо-Западном Прикаспии достаточно хорошо заметны отличия в рационе сравниваемых видов, которые обусловлены различиями в пищевой специализации (таблицы 21, 22).

Тамарисковая песчанка в целом больше тяготеет к зеленоядному типу питания. В связи с этим в ее рационе на протяжении всего вегетационного сезона преобладают вегетативные части растений: листья, стебли, цветки, а также проростки (как первичной, так и вторичной вегетации). Весной основу питания составляют проростки первичной вегетации. Летом тамарисковая песчанка использует все части наиболее поедаемых видов растений (щирица белая, полынь таврическая, костер мягкий, тамариск Мейера). Осенью в рационе преобладают листья, плоды и семена полыни таврической, тамариска Мейера, мятлика луковичного и щирицы белой. Зимой, в условиях дефицита кормов, тамарисковая песчанка использует семена и подземные части мятлика луковичного, щирицы белой, тамариска Мейера, а также проростки вторичной вегетации эфемеров и эфемероидов, однако вегетативные компоненты продолжают играть важную роль (таблица 21).

Для полуденной песчанки в отличие от тамарисковой характерен преимущественно семеноядный тип питания с четко выраженной сезонной изменчивостью рациона. Основу питания тамарисковой песчанки в летний, осенний и зимний периоды составляют семена различных видов растений (полыней, злаков, маревых) и подземные луковицы мятлика. Только весной в период массового развития эфемеров в рационе тамарисковой песчанки существенную долю занимают зеленые вегетативные части растений (таблицы 15, 22).

Таким образом, можно констатировать, что отмеченные отличия в питании полуденной и тамарисковой песчанок позволяет им избегать прямой конкуренции за пищевые ресурсы. Трофические ниши двух близкородственных видов песчанок достаточно четко разграничены по линии «зеленоядность – семеноядность»: тамарисковая песчанка на протяжении большей части года специализируется на

потреблении вегетативной фитомассы, тогда как полуденная песчанка на использовании семенных кормов и подземных луковичек, дополняя рацион зелеными кормами лишь в период их максимальной доступности в период массового развития эфемеров. Такая трофическая дифференциация снижает пищевую конкуренцию двух видов песчанок и является важным условием совместного их обитания в Северо-Западном Прикаспии. Помимо рассмотренных выше различий в спектре питания полуденной и тамарисковой песчанок очень важным для снижения конкуренции между этими близкими видами являются и имеющиеся различия в ряде экологических характеристик этих видов (Павлов, 1959; Мокроусов, 1977; Соколов, Орлов, 1980; Павлинов и др., 1990; Ахтаев, 1995; Громов, Ербаева, 1995; Омаров и др., 2015, 2018), приведенных в таблице 23.

Кратко остановимся на этих различиях в экологии двух видов песчанок. Оба вида песчанок активны в сумеречное и ночное время, но полуденные песчанки в отличие от тамарисковых зачастую активны в летний период и в дневные часы. Полуденные песчанки, как правило, селятся на полужакрепленных и открытых песчаных массивах, а тамарисковые песчанки приурочены к закрепленным задернованным пескам. Тамарисковые песчанки больше тяготеют к высокотравным ассоциациям растительности, в то время как полуденные песчанки предпочитают мелкотравные ассоциации. В целом принято считать, что тамарисковые песчанки являются более зеленоядными, а полуденные – семеноядными (Ахтаев, 1995; Омаров и др. 2015, 2018). В то же время в условиях Казахстана доля семенных кормов в рационе тамарисковой песчанки может достигать до 63% (Есжанов, Дулатова, 2022).

Таблица 23 – Сравнительная характеристика экологии полуденной и тамарисковой песчанок (собственные и литературные данные)

Виды	Размеры и масса тела	Тип грунта	Тип растительности	Активность	Пищевая специализация	Корма	Запасы корма	Размножение
Тамарисковая песчанка	длина тела 140-180 мм; масса тела 88-105 г	на почвах с уплотненными супесчаными грунтами, среди поросших кустарником задернованных песков	древесно-кустарниковые заросли, высокотравье	активны в сумерки, ночью; зимой только днем	смешанный тип питания (семена и зеленые части растений), предпочитает зеленые корма	джузгун, тамариск, полыни, солянки, весной – эфемеры	в Северо-Западном Прикаспии не делают	февраль – март
Полуденная песчанка	длина тела 90–144 мм; масса тела 50–57 г	песчаные пустыни, полужакрепленные или закрепленные пески	полукустарники, мелкотравье	сумеречная, ночная, зимой круглые сутки	Семенояд, в небольших количествах употребляет зелень	кияк, верблюдка, кумарчик, песчаная полынь, солянка-поташник, лебеда, бурачек	делают	февраль–март. В благоприятные годы кругло-годишно

Таким образом, различия в экологии, которые имеются у обоих видов песчанок, дают им возможность в большой степени избегать конкуренции в зоне симпатрии. Кроме того, как известно, согласно теории конкуренции, считается что виды, приуроченные к одному ресурсу, как правило, должны различаться размерами тела (Hutchinson, 1959). В нашем случае взрослые, закончившие рост, тамарисковые и полуденные песчанки различаются как по массе, так и по абсолютной длине тела (таблица 24). Как показывают наши данные, отношение размеров тела полуденных и тамарисковых песчанок действительно равно 1.5 ± 0.05 , а отношение масс тела близко к 2 и равнялось 1.8 ± 0.08 . Согласно правилу Хатчинсона, такая степень различий в размерах между видами вполне допускает их сосуществование (Hutchinson, MacArthur, 1959).

Таблица 24 – Сравнительные размеры и масса тела взрослых особей полуденных и тамарисковых песчанок

Вид	Средняя масса тела, г	Средняя длина тела, см
Тамарисковая песчанка	96.6 ± 3.8	16.3 ± 0.23
Полуденная песчанка	53.4 ± 2.7	10.8 ± 0.63
Индекс соотношения	1.8 ± 0.08	1.5 ± 0.05

ВЫВОДЫ

1. Максимальные величины потребления кормов у полуденной песчанки в условиях неволи отмечаются для семенных и смешанных кормов – 6,9–7,3 г сухого вещества в сутки, а минимальные для сочных кормов – 4,0–4,5 г сухого вещества в сутки. Абсолютный уровень потребления кормов взрослыми особями в 1,3–1,5 раза выше, а относительный в 1,1–1,3 раза ниже, чем у молодых, что приводит к более высоким (в 1,2–1,5 раза) потребностям в энергии у молодых, чем у взрослых.

2. Особенностью питания полуденной песчанки в условиях аридной зоны Северо-Западного Прикаспия является максимальное использование всех доступных типов кормов. Общая продуктивность растительности в 1,3 – 1,4 раза, а продукция наиболее важных в питании полуденной песчанки подземных луковичек мятлика в 1,4 - 1,7 раз выше на участке песчаных барханов, чем на участке опустыненной степи. В соответствии с этим процентное соотношение потребляемых видов растений на опытных участках существенно различается, что связано как с различиями в продуктивности и видовом составе поедаемых видов растений, так и с избирательностью питания полуденных песчанок.

3. В условиях Северо-Западного Прикаспия установлена корреляция плотности населения полуденных песчанок с продуктивностью растительности, с обилием подземных луковичек мятлика, а также с относительной долей кустарниковых зарослей на участках. По этим показателям более оптимальные кормовые и защитные условия для полуденных песчанок складываются на песчаных барханах, заросших кустарниками, где их численность была достоверно выше, чем на участке опустыненной степи.

4. Установлена зависимость интенсивности размножения самок полуденной песчанки от их упитанности (массы тела), которая определяется кормовыми условиями участков. Более лучшие кормовые условия и соответственно более высокие показатели интенсивности размножения отмечены на участке песчаных барханов.

5. В районе проведения исследований полуденная и тамарисковая песчанки образуют симпатрические поселения. Установлено, что рацион тамарисковой песчанки более зеленоядный, и она предпочитает селиться на задернованных песках, а рацион полуденной песчанки более семеноядный, и она селится на полужакрепленных песках. Различия в рационе и стациальном распределении двух близких видов песчанок позволяют им избегать конкуренции и образовывать совместные поселения в зоне симпатрии в Северо-Западном Прикаспии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор работы выражает глубокую благодарность своему научному руководителю К.З. Омарову за всестороннюю поддержку на всех этапах выполнения работы. Большую признательность выражаю ведущему научному сотруднику Прикаспийского института биологических ресурсов ДФИЦ РАН, к.б.н. С.М. Гасановой за проведение биохимических анализов состава и энергетической ценности кормов, а также заведующему лабораторией почвенных и растительных ресурсов ПИБР ДФИЦ РАН, д.б.н. Р.А. Муртазалиеву за консультации при определении вызывающих сомнения видов растений. Выражаю благодарность научному сотруднику, к.б.н. М.М. Чункову и старшему научному сотруднику, к.б.н. М.Ш. Магомедову за участие и помощь в полевых работах.

На заключительном этапе написания диссертации очень ценные советы дали член-корреспондент РАН, профессор М-Р.Д. Магомедов и главный научный сотрудник, д.б.н. М.В. Набоженко за что я им выражаю свою искреннюю признательность.

Исследования были поддержаны и финансировались грантом Гаджи Махачева по поддержке науки, образования и культуры.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абатуров, Б. Д. О механизмах естественной регуляции взаимоотношений растительноядных млекопитающих и растительности / Б. Д. Абатуров // Зоологический журнал. – 1975. – Т. 54, вып. 5. – С. 741-750.
2. Абатуров, Б. Д. Биопродукционный процесс в наземных экосистемах / Б. Д. Абатуров. – М. : Наука, 1979. – 128 с.
3. Абатуров, Б. Д. Об определении интенсивности потребления пищи и освоения кормовых ресурсов растительноядными млекопитающими / Б. Д. Абатуров // Зоологический журнал. – 1980. – Т. 59, вып. 11. – С. 1726-1732.
4. Абатуров, Б. Д. Кормовое качество пастбищной растительности как фактор пищевой обеспеченности и состояния популяций растительноядных млекопитающих / Б. Д. Абатуров // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: материалы международной научно-практической конференции. – Киров, 2012. – С. 4-5.
5. Абатуров, Б. Д. Питание и кормовые ресурсы диких растительноядных млекопитающих в степных экосистемах / Б. Д. Абатуров. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2021. – 208 с.
6. Абатуров, Б. Д. Изучение интенсивности потребления пищи грызунами / Б. Д. Абатуров, Г. В. Кузнецов // Зоологический журнал. – 1976. – Т. 55, вып. 1. – С. 122-127.
7. Абатуров, Б. Д. Связь уровня потребления пищи с размерами тела у растительноядных млекопитающих / Б. Д. Абатуров, В. Н. Лопатин // Журнал общей биологии. – 1987. – Т. 48, вып. 6. – С. 763-770.
8. Абатуров, Б. Д. Природная цикличность численности северного оленя и ее связь с кормовыми ресурсами / Б. Д. Абатуров, В. Н. Лопатин // VI съезд териологического общества. – М., 1999. – С. 3-5.
9. Абатуров, Б. Д. Зависимость смертности малых сусликов от плотности популяции и обеспеченности кормом / Б. Д. Абатуров, М.-Р. Д. Магомедов // Зоологический журнал. – 1982. – Т. 61, вып. 6. – С. 890-900.

10. Абатуров, Б. Д. Питательная ценность и динамика кормовых ресурсов как фактор состояния популяций растительноядных млекопитающих / Б. Д. Абатуров, М.-Р. Д. Магомедов // Зоологический журнал. – 1988. – Т. 67, вып. 2. – С. 223-234.
11. Абатуров, Б. Д. Изменчивость и оптимизация уровня потребления питательных веществ и энергии у растительноядных млекопитающих / Б. Д. Абатуров, М. В. Холодова // Зоологический журнал. – 1989. – Т. 68, вып. 1. – С. 111-123.
12. Абатуров, Б. Д. Усвоение зеленых растительных кормов грызунами разной пищевой специализации в зависимости от фазы вегетации кормовых растений / Б. Д. Абатуров, М. Г. Хашаева // Зоологический журнал. – 1995. – Т. 74, вып. 4. – С. 132-142.
13. Абатуров, Б. Д. Интенсивность питания и переваримость кормов у сайгаков / Б. Д. Абатуров, М. В. Холодова, А. Е. Субботин // Зоологический журнал. – 1982. – Т. 61, вып. 12. – С. 1870-1881.
14. Акаев, Б. А. Физическая география Дагестана: Учебное пособие для студентов / Б. А. Акаев, З. В. Атаев, З. Х. Гаджиева и др. – М. : Школа, 1996. – 384 с.
15. Алисов, Б. П. Климатические области и районы СССР / Б. П. Алисов. – М. : Географгиз, 1947. – 209 с.
16. Алламуратов, Б. Д. Размножение рода *Meriones* Illiger 1811 Pallas и вида *Meriones meridianus* Pallas в условиях Северо-Западного Кызылкума / Б. Д. Алламуратов, Г. Ж. Матрасулов // Наука, общество, образование в эпоху цифровизации и глобальных изменений. – 2022. – С. 17-19.
17. Алламуратов, Б. Д. О структуре популяции и плодовитости больших песчанок (*rhombotus optimus*) в Северо-Западных Кызылкумах / Б. Д. Алламуратов, Б. Нуримов // Экономика и социум. – 2023. – № 11 (114)-1. – С. 541-543.
18. Ахтаев, М.-Х. Р. Трофическая обусловленность эколого-физиологических механизмов регуляции численности у гребенщиковой песчанки : дис. ... канд. биол. наук / М.-Х. Р. Ахтаев. – М., 1995. – 197 с.

19. Бакеев, Н. Н. Скорость восстановления численности песчанок после ее снижения деятельностью человека или неблагоприятными природными условиями / Н. Н. Бакеев // Труды научно-исследовательского противочумного института Кавказа и Закавказья. – Ставрополь, 1956. – Вып. 1. – С. 414-423.
20. Башенина, Н. В. Материалы к экологии лесных млекопитающих зоны европейской тайги / Н. В. Башенина // Уч. зап. Перм. пед. ин-та. – 1968. – Т. 52. – С. 3-44.
21. Башенина, Н. В. Пути адаптаций мышевидных грызунов / Н. В. Башенина. – М. : Наука, 1977. – 355 с.
22. Бигон, М. Экология. Особи, популяции и сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. – М. : Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с. – Т. 2. – 477 с.
23. Браун, Д. Методы исследования и учета растительности / Д. Браун. – М. : Изд-во иностр. лит., 1957. – 316 с.
24. Бурделов, Л. А. Некоторые аспекты антропогенного влияния на характер размещения грызунов в окрестностях Гурьева / Л. А. Бурделов и др. // Песчанки – важнейшие грызуны аридной зоны СССР. – Ташкент, 1989. – Т. 3. – С. 33-34.
25. Быков, Б. А. Введение в фитоценологию / Б. А. Быков. – Алма-Ата : Наука, 1970. – 225 с.
26. Быков, Б. А. Геоботаника / Б. А. Быков. – 2-е изд. – Алма-Ата : Изд-во АН КазССР, 1957. – 382 с.
27. Быков, Б. А. Геоботаника: учебное пособие / Б. А. Быков. – Алма-Ата : Наука, 1978. – 288 с.
28. Быков, Б. А. К методике определения продуктивности пустынных полукустарничковых пастбищ / Б. А. Быков, А. Г. Головина // Ботанический журнал. – 1965. – Т. 50, № 1. – С. 85-89.
29. Быков, Б. А. Методы геоботанических исследований / Б. А. Быков. – Алма-Ата : Наука, 1980. – 352 с.
30. Варшавский, С. Н. Изменение видового состава грызунов на территории Прикаспийской низменности (Северо-Западный Прикаспий) под влиянием

антропогенных факторов / С. Н. Варшавский, Н. В. Попов, Б. С. Варшавский и др. // Зоологический журнал. – 1991. – Т. 70, № 5. – С. 92-99.

31. Веревкин, М. В. Территориальные отношения полуденной песчанки в период размножения / М. В. Веревкин // Тезисы докладов III съезда Всесоюзного териологического общества : в 2 т. – М., 1982. – Т. 2. – С. 120.

32. Вехник, В. А. Опережающее размножение как механизм поддержания баланса между интенсивностью размножения грызунов и обилием пищевых ресурсов / В. А. Вехник, В. П. Вехник // Инновационные подходы к обеспечению устойчивого развития социо-эколого-экономических систем. – 2018. – С. 45-52.

33. Владышевский, Д. В. Определение оптимальной плотности оленя и косули в лесах юго-западной части Союза / Д. В. Владышевский, Г. М. Ельский // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. – Свердловск, 1968. – Т. 1. – С. 7-9.

34. Воронина, Л. В. Динамика климатических условий и воздействие их на биогеоценозы / Л. В. Воронина, А. П. Сляднев, Г. М. Дзюба // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. – 1976. – С. 15-39.

35. Воронов, А. Г. Питание некоторых мышевидных грызунов и его влияние на их размножение : дис. ... докт. биол. наук / А. Г. Воронов. – Л. : Ин-т Зоол. АН СССР, 1947. – 535 с.

36. Воронов, Г. А. Особенности кормового рациона некоторых видов грызунов / Г. А. Воронов // Зоологический журнал. – 1954. – Т. 33, вып. 1. – С. 184-196.

37. Воронцов, Н. Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов (мышеобразные) / Н. Н. Воронцов. – Новосибирск : Наука, 1967. – 239 с.

38. Гаузе, Г. Ф. О процессах уничтожения одного вида другим в популяциях инфузории / Г. Ф. Гаузе // Зоологический журнал. – 1934. – Т. 13, вып. 1. – С. 18-26.

39. Гептнер, В. Г. Некоторые теоретические стороны вопроса о подвиде, подвидовых признаках и границах подвидовых ареалов на примере географической изменчивости двух видов палеарктических млекопитающих / В. Г. Гептнер // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. – 1968. – Т. 10. – С. 3-36.

40. Гладкина, Т. С. Влияние обводнения степей и расширения площади посевов на распространение и численность вредных грызунов Азербайджана / Т. С. Гладкина // Зоологический журнал. – 1968. – Т. 47, № 12. – С. 1840-1850.
41. Гладкина, Т. С. Изменение распространения и численности мышевидных грызунов после освоения целинных земель / Т. С. Гладкина // Всесоюзный НИИ защиты растений. – 1969. – № 30-1. – С. 65-105.
42. Голенищев, Н. Н. Влияние недостаточного питания в раннем онтогенезе на дальнейшее развитие обыкновенной полевки в условиях оптимума / Н. Н. Голенищев // Биол. основы борьбы с грызунами. – Тр. Всесоюз. научно-исслед. ин-та защиты раст. – 1958. – Т. 12. – С. 93-100.
43. Громов, В. С. Пространственные отношения и социальная структура у песчанок рода *Meriones* (Gerbillinae, Rodentia) / В. С. Громов // Журнал общей биологии. – 1997. – Т. 58, № 2. – С. 35-54.
44. Громов, И. М. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны / И. М. Громов, М. А. Ербаева. – СПб. : ЗИН РАН, 1995. – 521 с.
45. Дементьев, Г. П. Размножение хищных птиц и численность грызунов в северо-восточной Туркмении / Г. П. Дементьев // Русский орнитологический журнал. – 2012. – Т. 21, № 803. – С. 2477-4287.
46. Дмитриев, И. А. Совместное использование домашним скотом степных пастбищ Восточной Монголии / И. А. Дмитриев, С. Б. Розенфельд // Вестник КрасГАУ. – Красноярск, 2009. – Вып. 8. – С. 63-68.
47. Дольник, В. Р. Аллометрия морфологии и энергетики гомойотермных животных и ее физический контроль / В. Р. Дольник // Журнал общей биологии. – 1982. – Т. 43. – С. 435-454.
48. Дольник, В. Р. Энергетический метаболизм и размеры животных: физические основы соотношения между ними / В. Р. Дольник // Журнал общей биологии. – 1978. – Т. 39, вып. 6. – С. 805-816.

49. Ермаков, А. И. Методы биохимического исследования растений / А. И. Ермаков, В. В. Арасимович, М. А. Смирнова-Иконникова и др. – М. : Колос, 1972. – 456 с.
50. Есжанов, Б. Е. Региональные особенности питания гребенщиковой песчанки (*Meriones tamariscinus* Pallas, 1773) в южной части Казахстана / Б. Е. Есжанов, Б. Д. Дулатова // Қазақстан зоология хабаршысы. – 2022. – № 1. – С. 31-40.
51. Залибеков, З. Г. Почвы Дагестана / З. Г. Залибеков. – Махачкала : Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН, Дагестанский государственный университет, 2010. – 241 с.
52. Ивлев, В. С. Трофология как наука / В. С. Ивлев // Природа. – 1948. – Т. 8. – С. 27-33.
53. Ивлев, В. С. Экспериментальная экология питания рыб / В. С. Ивлев. – М. : Пищепромиздат, 1955. – 252 с.
54. Ильинский, А. И. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР / А. И. Ильинский, И. В. Тропин. – М., 1965. – С. 76-82.
55. Казьмин, В. Д. Современное состояние растительных кормовых ресурсов и избирательность питания вольноживущей лошади (*Equus Caballus*) на степном острове озера Маныч-Гудило / В. Д. Казьмин, О. Н. Демина, М. К. Позднякова и др. // Зоологический журнал. – 2013. – Т. 92, № 2. – С. 231-237.
56. Калабухов, Н. И. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных / Н. И. Калабухов. – М. : Сов. наука, 1951. – 177 с.
57. Калашников, А. П. Нормы и рационы кормления сельскохозяйственных животных: Справочное пособие / А. П. Калашников, Н. И. Клейменов, В. И. Баканов и др. ; ред. А. П. Калашников, Н. И. Клейменов. – М. : Агропромиздат, 1985. – 352 с.
58. Карасева, Е. В. Методы изучения грызунов в полевых условиях / Е. В. Карасева, А. Ю. Телицина. – М. : Наука, 1996. – 227 с.
59. Кузнецов, В. А. Динамика пастбищных экосистем юга Калмыкии: влияние изменения климата и антропогенной нагрузки / В. А. Кузнецов, Л. Е. Савинецкая,

- А. В. Чабовский // Успехи современной биологии. – 2011. – Т. 131, № 5. – С. 560-565.
60. Кучерук, В. В. Материалы по динамике численности полевки Брандта / В. В. Кучерук, Т. Н. Дунаева // Фауна и экология грызунов. – 1948. – Т. 3. – С. 111-178.
61. Ларин, И. В. Материалы по динамике растительной массы и химических веществ травостоев в течение вегетационного периода в различных зонах СССР / И. В. Ларин // Тр. Ин-та физической географии. – 1936. – № 21. – 142 с.
62. Ларионов, К. О. Питание общественных полёвок на раннем этапе заселения зональной равнины в глинистой полупустыне Заволжья / К. О. Ларионов, А. В. Быков, А. А. Вышивкин, М. Б. Шадрин // Поволжский экологический журнал. – 2010. – № 2. – С. 160-165.
63. Леонтьев, О. К. Геоморфология берегов и дна Каспийского моря / О. К. Леонтьев, Е. Г. Маев, Г. И. Рычагов. – М. : Изд-во МГУ, 1977. – 210 с.
64. Лидикер, В. Популяционная регуляция у млекопитающих: эволюция взгляда / В. Лидикер // Сибирский экологический журнал. – 1999. – Т. 6, № 1. – С. 5-13.
65. Магомедов, М. М. Ценозообразующая роль древовидных кустарников (*Tamarix meyeri boiss.*, *T. ramosissima ledeb.*) аридных территорий Северо-Западного Прикаспия : автореф. дисс. ... канд. биол. наук / М. М. Магомедов. – Махачкала : ДГУ, 2012. – 24 с.
66. Магомедов, М.-Р. Д. Зависимость питания и состояния популяций тушканчиков от динамики кормовых ресурсов / М.-Р. Д. Магомедов // Журнал общей биологии. – 1989. – Т. 50, вып. 6. – С. 824-834.
67. Магомедов, М.-Р. Д. Роль кормовых ресурсов и особенностей питания в динамике и устойчивости популяций растительноядных млекопитающих : дис. ... док. биол. наук / М.-Р. Д. Магомедов. – М. : Ин-т Проблем Экологии и Эволюции им. А. Н. Северцова, 1995. – 427 с.
68. Магомедов, М.-Р. Д. Интенсивность питания и потребности в кормах и энергии у гребенщиковой песчанки / М.-Р. Д. Магомедов, М.-Х. Р. Ахтаев // Зоологический журнал. – 1990. – Т. 69, № 3. – С. 96-104.

69. Магомедов, М.-Р. Д. Зависимость питания и состояния популяции гребенщиковой песчанки (*Meriones tamariscinus*) от динамики кормовых ресурсов / М.-Р. Д. Магомедов, М.-Х. Р. Ахтаев // Зоологический журнал. – 1993. – Т. 72, вып. 2. – С. 101-111.
70. Магомедов, М.-Р. Д. Влияние выпаса на продуктивность и структуру растительности пастбищных экосистем Терско-Кумской низменности / М.-Р. Д. Магомедов, Р. А. Муртазалиев // Аридные экосистемы. – 2001. – Т. 7, № 14–15. – С. 39-47.
71. Магомедов, М.-Р. Д. Интенсивность питания и энергетические потребности хомяка Радде в различные периоды жизнедеятельности / М.-Р. Д. Магомедов, К. З. Омаров // Экология. – 1994. – Вып. 4. – С. 39-45.
72. Магомедов, М.-Р. Д. Особенности питания и состояния природной популяции хомяка Радде (*Mesocricetus raddei avaricus*) в агроландшафтах горного Дагестана / М.-Р. Д. Магомедов, К. З. Омаров // Зоологический журнал. – 1995. – Т. 74, вып. 3. – С. 123-133.
73. Магомедов, М.-Р. Д. Изучение интенсивности питания тушканчиков / М.-Р. Д. Магомедов, А. Е. Субботин // Зоологический журнал. – 1985. – Т. 64, вып. 5. – С. 731-737.
74. Магомедов, М.-Р. Д. Зависимость качественного состава содержимого желудков и фекалий растительноядных млекопитающих от качества их кормовых ресурсов / М.-Р. Д. Магомедов, С. М. Гасанова, М. Г. Хашаева // Экология. – 1996. – № 5. – С. 355-360.
75. Магомедов, М. Ш. Анализ питания мышевидных грызунов в предгорной зоне Республики Дагестан (микростологический кутикулярно-копрологический метод) / М. Ш. Магомедов // Зоологический журнал. – 2017. – Т. 96, № 5. – С. 581-588.
76. Мак-Дональд, П. Питание животных / П. Мак-Дональд, Р. Эдвардс, Дж. Гринхальдж. – М. : Колос, 1970. – 504 с.
77. Миноранский, В. А. Позвоночные животные заказника «Нижекундрюченский» Ростовской области / В. А. Миноранский, А. В. Тихонов,

С. В. Ткаченко, Н. О. Морозова // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. – 2006. – № 2. – С. 72-75.

78. Месячные и годовые суммы выпавших осадков в Кочубее (Дагестан, Россия) [Электронный ресурс] // Погода и Климат : архив погоды : [сайт]. – URL: <https://pogodaiklimat.ru/weather.php?id=37085> (дата обращения: 10.09.2025).

79. Мокроусов, Н. Я. Особенности размножения полуденной песчанки в различных частях ее ареала / Н. Я. Мокроусов // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР : материалы Всесоюзного совещания. – Ашхабад, 1977. – С. 150-151.

80. Мокроусов, Н. Я. Численность и размещение полуденных песчанок в Таукумах / Н. Я. Мокроусов // Материалы научной конференции по природной очаговости и профилактике чумы. – Алма-Ата, 1963. – С. 147-148.

81. Морозова, О. И. Химический состав пастбищных растений пустынной зоны Узбекистана и изменения его по фазам вегетации и по сезонам года / О. И. Морозова // Тр. ВНИИК. – 1940. – № 2. – С. 205-274.

82. Муртазалиев, Р. А. Влияние выпаса на продуктивность и структуру растительного покрова пастбищных экосистем Дагестана : дис. ... канд. биол. наук / Р. А. Муртазалиев. – Махачкала : Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН, 2002. – 26 с.

83. Наумов, Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов / Н. П. Наумов. – М. : Наука, 1948. – 203 с.

84. Наумов, Н. П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных / Н. П. Наумов // Зоологический журнал. – 1967. – Т. 46, вып. 10. – С. 1470-1485.

85. Наумов, Н. П. Структура и саморегуляция биологических макросистем / Н. П. Наумов // Биологическая кибернетика. – Москва : Высшая школа, 1972. – С. 301-361.

86. Наумова, Е. И. Функциональная диверсификация морфологически сходных органов пищеварительного тракта у представителей *Muroidea* / Е. И. Наумова, Г. К.

Жарова, А. А. Варшавский, Т. Ю. Чистова // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2021. – № 3. – С. 270-279.

87. Наумова, Е. И. Функциональная морфология пищеварительной системы грызунов и зайцеобразных / Е. И. Наумова. – М. : Наука, 1981. – 262 с.

88. Некипелов, Н. В. Забайкальские хомячки и некоторые экологические особенности подсемейства хомяков / Н. В. Некипелов // Изв. Иркутск. научно-исслед. противочумн. ин-та Сибири и Дальнего Востока. – 1960. – Т. 23. – С. 147-164.

89. Неронов, В. В. Особенности использования местообитаний полупустыни полуденной (*Meriones meridianus* Pall., 1773) и тамарисковой (*M. tamariscinus* Pall., 1773) песчанками на юге Калмыкии / В. В. Неронов, Д. Ю. Александров // Поволжский экологический журнал. – 2004. – № 1. – С. 69-78.

90. Новиков, Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных / Г. А. Новиков. – М. : Сов. наука, 1949. – 502 с.

91. Новиков, Г. А. Программа и методика изучения экологии животных / Г. А. Новиков. – Л., 1957. – 201 с.

92. Нургельдыев, О. Н. Влияние деятельности человека на песчанок в южной пустыне / О. Н. Нургельдыев, А. И. Колоденко // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. – М. : Всесоюзное териологическое общество, 1977. – С. 112-114.

93. Одум, Ю. Экология: В 2-х т. / Ю. Одум. – М. : Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с.; Т. 2. – 376 с.

94. Окулова, Н. М. Особенности осеннего питания видов-двойников обыкновенной *microtus arvalis sensu lato* и темной *m. agrestis* полевок (rodentia, arvicolinae) в лесостепи центрального черноземья / Н. М. Окулова, Т. А. Миронова, С. Ф. Сапельников и др. // Экология. – 2015. – № 2. – С. 141-148.

95. Омаров, К. З. Организация популяций и сообществ микромаммалия в условиях антропогенной трансформации среды : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / К. З. Омаров. – Махачкала, 2008. – 46 с.

96. Омаров, К. З. Динамика видовой структуры сообществ микромаммалия в пастбищных экосистемах Восточной Монголии / К. З. Омаров, И. А. Дмитриев, Л. Жаргалсайхан // Глобальные и региональные особенности трансформации экосистем Байкальского региона : материалы Российско-Монгольского симпозиума. – Улан-Батор : Жинст Харгана, 2008. – С. 196-198.
97. Омаров, К. З. Сезонная динамика численности и рациона полуденной песчанки в Северо-Западном Прикаспии / К. З. Омаров, Р. Р. Омаров, М. Ш. Магомедов // Биологическое разнообразие Кавказа и юга России: материалы XVII Международной научной конференции, г. Нальчик, 5-6 ноября 2015 г. – 2015б. – С. 402.
98. Омаров, К. З. Состояние популяции и особенности питания полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) в Северо-Западном Прикаспии / К. З. Омаров, Р. Р. Омаров, М. Ш. Магомедов // Вестник Дагестанского научного центра РАН. – 2015а. – № 58. – С. 15-18.
99. Омаров, Р. Р. Изучение питания тамарисковой песчанки / Р. Р. Омаров // Российская наука в современном мире : материалы LVIII Международной научно-практической конференции, Москва, 30 ноября 2023 г. – М. : Научно-издательский центр «Актуальность.РФ», 2023. – С. 14-15.
100. Омаров, Р. Р. Особенности размножения полуденной песчанки в аридной зоне Северо-Западного Прикаспия / Р. Р. Омаров, К. З. Омаров // Биологическое разнообразие Кавказа и юга России : материалы Юбилейной XX Международной научной конференции, посвященной памяти Г. М. Абдурахманова, г. Махачкала, 6-8 ноября 2018 г. – 2018. – С. 483-485.
101. Омаров, Р. Р. Особенности размножения полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) в Северо-Западном Прикаспии / Р. Р. Омаров, К. З. Омаров // Вестник Дагестанского научного центра РАН. – 2019. – № 74. – С. 6-11.
102. Омаров, Р. Р. Изучение рациона тамарисковой песчанки (*Meriones tamariscinus* Pall., 1773) в различные сезоны года в Северо-Западном Прикаспии / Р. Р. Омаров, К. З. Омаров // Известия Дагестанского государственного

педагогического университета. Естественные и точные науки. – 2021. – Т. 15, № 3. – С. 43-49.

103. Омаров, Р. Р. Интенсивность питания полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) в условиях неволи / Р. Р. Омаров, К. З. Омаров // XI съезд териологического общества при РАН: материалы конференции с международным участием, 14–18 марта 2022 г., г. Москва, ИПЭЭ РАН. – 2022. – С. 259.

104. Омаров, Р. Р. Интенсивность питания и потребности в кормах и энергии у полуденной песчанки (*Meriones meridianus*, Rodentia, Gerbillidae) в условиях неволи / Р. Р. Омаров, К. З. Омаров // Зоологический журнал. – 2023а. – Т. 102, № 2. – С. 215-224. – (Имеется перевод на англ.: Omarov R.R., Omarov K.Z. Feeding Intensity and Food and Energy Requirements in the Midday Gerbil (*Meriones meridianus*, Gerbillidae, Rodentia) in Captivity // Biology Bulletin. – 2023. – Vol. 50, No. 8. – P. 2105-2113.).

105. Омаров, Р. Р. Состояние кормовых ресурсов и избирательность питания полуденной песчанки (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) в аридных условиях Северо-Западного Прикаспия / Р. Р. Омаров, К. З. Омаров // Аридные экосистемы. – 2023б. – Т. 29, № 4 (97). – С. 127-134. – (Имеется перевод на англ.: Omarov R.R., Omarov K.Z. The Food Resource Status and Nutrition Selectivity in the Midday Gerbil (*Meriones meridianus*) in Arid Conditions of the Northwestern Caspian Region // Arid Ecosystems. – 2023. – Vol. 13, No. 4. – P. 482-489.).

106. Омаров, Р. Р. Зависимость состояния популяции полуденной песчанки (*Meriones meridianus*, Rodentia, Gerbillidae) от обеспеченности кормовыми ресурсами в различные сезоны года в Северо-Западном Прикаспии / Р. Р. Омаров, К. З. Омаров // Зоологический журнал. – 2024. – Т. 103, № 2. – С. 77–89. – (Имеется перевод на англ.: Omarov R.R., Omarov K.Z. Dependence of the Population of the Midday Gerbil (*Meriones meridianus*, Rodentia, Gerbillidae) on Provision of Forage Resources in Different Seasons of the Year in the Northwestern Caspian // Biology Bulletin. – 2024. – Vol. 51, No. 8. – P. 2626-2637.).

107. Омаров, Р. Р. Сезонные особенности питания полуденной песчанки (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) в Северо-Западном Прикаспии / Р. Р. Омаров, М. Ш.

Магомедов, К. З. Омаров // Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных : материалы научной конференции, посвященной 70-летию кафедры «Зоология и экология» ПГУ и памяти профессора В.П. Денисова (1932-1997), Пенза, 15–18 ноября 2016 года. – 2016. – С. 76.

108. Омаров, Р. Р. Сравнительные особенности экологии полуденной (*Meriones meridianus*) и гребенщиковой (*Meriones tamariscinus*) песчанок в зоне симпатрии / Р. Р. Омаров, К. З. Омаров, М. Р. Д. Магомедов, М. М. Р. Магомедов // Вестник Дагестанского научного центра РАН. – 2018. – № 69. – С. 6-13.

109. Павлинов, И. Я. Песчанки мировой фауны / И. Я. Павлинов, Ю. А. Дубровский, О. Л. Россолимо, Е. Г. Потапова. – М. : Наука, 1990. – 360 с.

110. Павлинов, И. Я. Краткий определитель наземных зверей России / И. Я. Павлинов. – М. : Изд-во МГУ, 2002. – 165 с.

111. Павлов, А. Н. К вопросу о распространении полуденных и гребенщикowych песчанок на правом берегу реки Волги / А. Н. Павлов // Труды Ростовского-на-Дону государственного научно-исследовательского противочумного института и Сталинградской противочумной станции. – 1959. – Т. 14. – С. 235-243.

112. Павлов, А. Н. О некоторых особенностях динамики численности полуденных и гребенщикowych песчанок в Северо-Западном Прикаспии / А. Н. Павлов // Сборник научных работ Элистинской противочумной станции. – 1961. – Вып. 2. – С. 267-274.

113. Павлов, А. Н. Основные закономерности динамики численности полуденных и гребенщикowych песчанок и характер размещений их поселений в Гурьевской обл. / А. Н. Павлов, Н. Я. Макроусов, Б. В. Терещенко // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР: Материалы Всесоюз. Совещ. – 1977. – С. 162-163.

114. Пак, М. И. К изучению питания полуденных песчанок в междуречье Амударьи и Сырдарьи / М. И. Пак // Песчанки – важнейшие грызуны аридной зоны СССР: Материалы 3 Всесоюзного совещания, Ташкент. – 1989. – С. 108-110.

115. Панова, О. М. Материалы по экологии гребенщиковой песчанки в Туркмении / О. М. Панова и др. // 1 Республиканская конференция молодых зоологов Туркмении. – Ашхабад, 1964. – С. 163-165.

116. Петросян, В. Г. Закономерности динамики численности речного бобра (*Castor fiber* L.) после его вселения в особо охраняемые природные территории Европейской части России / В. Г. Петросян, В. В. Голубков, Н. А. Завьялов и др. // Российский журнал биологических инвазий. – 2016. – Т. 9, № 3. – С. 66-89.
117. Пианка, Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М. : Мир, 1981. – 399 с.
118. Попов, С. В. Использование территории полуденной песчанкой / С. В. Попов // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. – М., 1981. – С. 142-143.
119. Попов, С. В. Механизмы формирования пространственно-этологической структуры поселений полуденной песчанки в норме и при искусственном понижении численности / С. В. Попов, А. В. Чабовский, С. А. Шилова, Н. А. Щипанов // Фауна и экология грызунов. – М. : Наука, 1989. – Вып. 17. – С. 5-57.
120. Ралль, Ю. М. Некоторые методы экологического учета грызунов / Ю. М. Ралль // Вопросы экологии и биоценологии. – 1936. – Вып. 3. – С. 140-157.
121. Ралль, Ю. М. Введение в экологию полуденных песчанок *Pallasiomys meridianus* Pall. Сообщение I. (Общие замечания, динамика численности, норная деятельность) / Ю. М. Ралль // Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. – 1938. – Т. 17, вып. 3-4. – С. 135-360.
122. Ралль, Ю. М. Введение в экологию полуденных песчанок *Pallasiomys meridianus* Pall. Сообщение II. Размножение / Ю. М. Ралль // Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. – 1939а. – Т. 18, вып. 1-2. – С. 139-167.
123. Ралль, Ю. М. Введение в экологию полуденных песчанок *Pallasiomys meridianus* Pall. Сообщение III. (Питание. Возрастные закономерности. Продолжительность жизни и смертность) / Ю. М. Ралль // Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. – 1939б. – Т. 18, вып. 3-4. – С. 321-358.
124. Ралль, Ю. М. Очерк экологии гребенщиковой песчанки *Meriones tamariscinus* Pall. / Ю. М. Ралль // Грызуны и борьба с ними. – Саратов : Ин-т “Микроб”, 1941. – Вып. 1. – С. 179-207.

125. Ралль, Ю. М. Методика полевого изучения грызунов и борьбы с ними / Ю. М. Ралль. – Ростов-на-Дону : Обл. книгоиздат, 1947. – 149 с.
126. Раменский, Л. Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова / Л. Г. Раменский. – Л. : Наука, 1971. – 334 с.
127. Ревецкая, О. Л. Анализ влияния запасов корма на динамики численности популяции белки (на примере Еврейской автономной области) / О. Л. Ревецкая // Региональные проблемы. – 2010. – Т. 13, № 2. – С. 37-44.
128. Реимов, Р. Влияние высоких температур и засухи на плодовитость песчанок южного Приаралья / Р. Реимов, М. Карабеков // Песчанки–важнейшие грызуны аридной зоны СССР. – Ташкент, 1989. – С. 120-122.
129. Роговин, К. А. Ресурсы среды, социальная демография и стресс в популяции большой песчанки (*Rhombomys opimus*) во время пика и спада численности / К. А. Роговин, М. П. Мошкин, Д. А. Рэндалл, И. Е. Колосова, Ю. А. Чикин // Зоологический журнал. – 2003. – Т. 82, № 4. – С. 497-507.
130. Розенфельд, С. Б. Атлас микрофотографий кутикулярной структуры эпидермиса кормовых растений позвоночных фитофагов тундровой и степной зоны Евразии / С. Б. Розенфельд. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2011. – 32 с.
131. Розенфельд, С. Б. Возможность применения метода кутикулярного анализа для диагностики растений по их фрагментам / С. Б. Розенфельд, О. Ф. Чернова // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2010. – № 2. – С. 43-47.
132. Руденчик, Ю. В. Определение возраста полуденных, гребенчиковых и краснохвостых песчанок по степени стертости зубов / Ю. В. Руденчик // Узбекский биологический журнал. – 1962. – № 4. – С. 58-62.
133. Савинецкий, А. Б. Некоторые стереотипы поведения и гнездования степного орла / А. Б. Савинецкий, С. А. Шилова // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1986. – № 8. – С. 37-42.
134. Садыков, О. Ф. Динамика численности мелких млекопитающих: концепции, гипотезы, модели / О. Ф. Садыков, И. Е. Бененсон. – М. : Наука, 1992. – 191 с.

135. Сапанов, М. К. Экологические последствия потепления климата в Северном Прикаспии / М. К. Сапанов // Аридные экосистемы. – 2018. – Т. 24, № 1 (74). – С. 21-33.
136. Сахно, И. И. Материалы к изучению состава кормов некоторых мышевидных грызунов / И. И. Сахно // Зоологический журнал. – 1957. – Т. 36, вып. 7. – С. 1084-1092.
137. Семенов, Н. М. Колебания численности полуденных и гребенчиковых песчанок в Волжско-Уральских песках в 1938-1957 гг. / Н. М. Семенов и др. // Грызуны и их эктопаразиты. – Саратов : Саратовский университет, 1968. – Вып. 2. – С. 28-32.
138. Семенов, Н. М. Опыт борьбы с песчанками Волжско-Уральских песков приманочным методом / Н. М. Семенов, М. В. Шейкина // Грызуны и борьба с ними. – 1946. – № 2. – С. 7-46.
139. Слудский, А. А. Млекопитающие Казахстана / А. А. Слудский, В. А. Борисенко, В. И. Капитонов и др. – Алма-Ата : Наука КазССР, 1978. – Т. 1, вып. 3. – 492 с.
140. Смирнов, К. А. Анализ двух методов определения состава зимнего рациона свободнопасущегося лося в естественном местообитании / К. А. Смирнов, К. О. Ларионов // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 91, № 3. – С. 370-370.
141. Соколов, В. Е. Определитель млекопитающих Монгольской Народной Республики / В. Е. Соколов, В. Н. Орлов. – Москва : Наука, 1980. – 350 с.
142. Солдатова, А. Н. Применение различных способов мечения грызунов в экологических исследованиях / А. Н. Солдатова // Зоологический журнал. – 1965. – Т. 44, № 2. – С. 266-277.
143. Стахеев, В. В. Динамика и тренды численности малых песчанок в Северо-Западном Прикаспии, их связь с атмосферной циркуляцией / В. В. Стахеев // Доклады Академии наук. – 2012. – Т. 443, № 4. – С. 526.
144. Суркова, Е. Н. Нестационарная динамика сообщества грызунов на фоне антропогенной трансформации ландшафта пастбищных экосистем : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е. Н. Суркова. – М. : ИПЭЭ РАН, 2020. – 26 с.

145. Суркова, Е. Н. Черные земли Калмыкии: пустыня возвращается? / Е. Н. Суркова, А. А. Кулик, Е. В. Кузнецова, С. Г. Базыкина, Л. Е. Савинецкая, А. В. Чабовский // Природа. – 2022. – № 8. – С. 13-20.
146. Танитовский, В. А. Общее потепление климата – как фактор экологических изменений на территории Северного Прикаспия / В. А. Танитовский, Н. С. Майканов // Степи Северной Евразии: материалы IX международного симпозиума. – 2021. – Т. 9. – С. 776-782.
147. Титлянова, А. А. Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности / А. А. Титлянова, Н. И. Базилевич, В. А. Снытко, С. С. Дубынина, Н. В. Семенюк, А. А. Тишков (и др.). – Новосибирск : Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт почвоведения и агрохимии Сибирского отделения Российской академии наук, 2018. – 115 с.
148. Томме, М. Ф. Переваримость кормов / М. Ф. Томме, О. И. Ксанфопуло, Н. М. Сементовская. – М. : Сельхозгиз, 1953. – 395 с.
149. Томме, М. Ф. Переваримость кормов / М. Ф. Томме, Р. В. Мартыненко, К. Неринг и др. – М. : Колос, 1970. – 464 с.
150. Тропин, Н. Н. О влиянии неблагоприятных условий существования на полуденных и гребенщиковых песчанок юго-запада Волжско-Уральских песков / Н. Н. Тропин // Зоологический журнал. – 1963. – Т. 42, вып. 8. – С. 1252-1256.
151. Уиттекер, Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М. : Прогресс, 1980. – 328 с.
152. Федоров, В. Д. Экология / В. Д. Федоров, Т. Т. Гильманов. – М. : Изд-во Московского университета, 1980. – 464 с.
153. Федорович, В. В. Особенности биотопического распределения и динамики численности полуденной (*Meriones Meridianus* Pall., 1773) и гребенщиковой (*M. Tamariscihus* Pall., 1773) песчанок в пустынной зоне Астраханской области / В. В. Федорович, В. П. Осипов // Естественные науки. – 2009. – № 4. – С. 30-37.
154. Ханин, М. А. Экстремальные принципы в биологии и физиологии / М. А. Ханин, Н. Л. Дорфман, И. Б. Бухаров, В. Г. Левадный. – М. : Наука, 1978. – 256 с.

155. Хашаева, М. Г. Сравнительный анализ потребления и переработки корма грызунами (на примере гребенчиковой песчанки, хомяка Радде, общественной полевки) : автореф. дисс. ... канд. биол. наук / М. Г. Хашаева. – М., 1993. – 23 с.
156. Чабовский, А. В. Расширение ареала и особенности популяции на волне расселения: пример полуденной песчанки (*Meriones meridianus* Pallas, 1773, muridae, rodentia) в Калмыкии / А. В. Чабовский, Е. Н. Суркова, Л. Е. Савинецкая, А. А. Кулик // Зоологический журнал. – 2023. – Т. 102, № 4. – С. 443-452.
157. Чабовский, А. В. Сравнительный анализ социальной организации трех видов песчанок рода *Meriones* : автореф. дис. ... канд. биол. наук / А. В. Чабовский. – М., 1993. – 18 с.
158. Шаниязов, У. Б. Анализ динамики численности популяции полуденной песчанки в Южном Приаралье и плато Устюрт 2019–2023 гг / У. Б. Шаниязов, Н. Ж. Байгельдиева, А. К. Досбергенов // Universal Science Perspectives International Scientific Practical Journal. – 2024. – Т. 1, № 1. – С. 1-6.
159. Шварц, С. С. Экологические закономерности эволюции / С. С. Шварц. – Москва : Наука, 1980. – 280 с.
160. Шварц, С. С. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных / С. С. Шварц, В. С. Смирнов, Л. Н. Добринский // Труды Института экологии растений и животных УФАН СССР. – 1968. – Вып. 58. – С. 387-398.
161. Шилов, И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных / И. А. Шилов. – Москва : Издательство Московского университета, 1977. – 262 с.
162. Шилов, И. А. Физиологическая экология животных / И. А. Шилов. – М. : Высшая школа, 1985. – 328 с.
163. Шилов, И. А. Экология / И. А. Шилов. – М. : Высшая школа, 1997. – 512 с.
164. Шилов, И. А. Популяционный гомеостаз / И. А. Шилов // Зоологический журнал. – 2002. – Т. 81, № 9. – С. 1029-1047.
165. Шилова, С. А. Динамика сообщества и популяций грызунов полупустыни Калмыкии в условиях снижения нагрузки на пастбища и увлажнения климата / С.

А. Шилова, А. В. Чабовский, С. И. Исаев, В. В. Неронов // Известия РАН. Серия биологическая. – 2000. – № 3. – С. 332-344.

166. Шилова, С. А. Межвидовые взаимоотношения полуденной (*Meriones meridianus* Pall., 1773) и тамарисковой (*Meriones tamariscinus* Pall., 1773) песчанок в пастбищных экосистемах Калмыкии / С. А. Шилова // Экология. – 2008. – № 2. – С. 141-146.

167. Шилова, С. А. Сравнительный анализ суточной активности полуденной (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) и тамарисковой (*M. tamariscinus* Pallas, 1773) песчанок в местах совместного обитания / С. А. Шилова, Д. Ю. Александров // Поволжский экологический журнал. – 2002. – № 2. – С. 143-153.

168. Шмидт-Ниельсен, К. А. Как работает организм животного / К. А. Шмидт-Ниельсен. – М. : Мир, 1976. – 140 с.

169. Шмидт-Ниельсен, К. А. Физиология животных. Приспособление и среда / К. А. Шмидт-Ниельсен. – М. : Мир, 1982. – 414 с.

170. Щипанов, Н. А. Экологические основы управления численностью мелких млекопитающих / Н. А. Щипанов. – Москва : Гриф и Ко, 2001. – 182 с.

171. Элтон, Ч. Экология животных / Ч. Элтон ; пер. с англ. и предисл. проф. Д. Н. Кашкарова. – Москва ; Ленинград : Биомедгиз, 1934. – 82 с.

172. Яковлев, С. А. Оценка влияния климатических и антропогенных факторов на изменение западной границы ареала *Meriones tamariscinus* и *Meriones meridianus* (Rodentia, Cricetidae) на территории Республики Калмыкия / С. А. Яковлев, А. И. Удовиков, В. Б-Х. Санджиев, В. П. Осипов // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. – 2009. – № 2. – С. 109-115.

173. Allden, W. G. The determinants of herbage intake by sheep: the interrelationship of factor influencing herbage intake and availability / W. G. Allden, L. A. M. McD. Whittaker // Austral. J. Agr. Res. – 1970. – Vol. 21. – P. 755-766.

174. Andersen, D. C. Below-ground herbivory in natural communities: a review emphasizing fossorial animals / D. C. Andersen // The Quarterly Review of Biology. – 1987. – Vol. 62, No. 3. – P. 261-286.

175. Batzli, G. O. Nutritional ecology of microtine rodents: digestibility of forage / G. O. Batzli, F. R. Cole // J. of Mammology. – 1979. – Vol. 60. – P. 740-750.
176. Batzli, G. O. Nutritional ecology of microtine rodents: Linear foraging-rate curves for brown lemmings / G. O. Batzli, H.-J. G. Jung, G. Guntenspergen // Oikos. – 1981. – Vol. 37, No. 1. – P. 112-116.
177. Batzli, G. O. The herbivore based trophic system / G. O. Batzli, R. G. White, S. F. McLean, F. A. Pitelka, B. D. Collier // Arctic Ecosystem. – 1980. – P. 335-342.
178. Bendell, J. F. Food as a control of a population of the whitefooted mice, *Peromiscus leucopus noveboracensis* / J. F. Bendell // Can. J. Zool. – 1959. – Vol. 37. – P. 173-209.
179. Brown, J. H. An experimental study of competition between seed-eating desert rodents and ants / J. H. Brown, D. W. Davidson, O. J. Reichman // American Zoologist. – 1979. – Vol. 19, No. 4. – P. 1129-1143.
180. Brown, J. H. Granivory in desert ecosystems / J. H. Brown, O. J. Reichman, D. W. Davidson // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1979. – Vol. 10, No. 1. – P. 201-227.
181. Christian, J. J. A review of the endocrine responses in rats and mice to increasing population size including delayed effects on offspring / J. J. Christian // Lecture and Review Series. – 1957. – No. 57-2. – P. 443-462.
182. Chitty, D. Population processes in the vole and their relevance to general theory / D. Chitty // Canadian Journal of Zoology. – 1960. – Vol. 38, No. 1. – P. 99-113.
183. Clauss, M. A case of non-scaling in mammalian physiology? Body size, digestive capacity, food intake, and ingesta passage in mammalian herbivores / M. Clauss, A. Schwarm, S. Ortmann, W. J. Streich, J. Hummel // Comparative Biochemistry and Physiology. – 2007. – Part A. – Vol. 148, No. 2. – P. 249-265.
184. Crawley, M. J. Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions / M. J. Crawley // Studies in ecology. – L. : Blackwell scientific publications, 1983. – Vol. 10. – 437 p.
185. Demment, M. W. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores / M. W. Demment, P. J. Van Soest // The American Naturalist. – 1985. – Vol. 125, No. 5. – P. 641-672.

186. Eadie, J. M. Observations on the microbiology and biochemistry of the rumen in cattle given different quantities of a pelleted barley ration / J. M. Eadie et al. // British Journal of Nutrition. – 1970. – Vol. 24, No. 1. – P. 157-177.
187. Eisfeld, D. Anspruche von Rehen an die Qualität ihrer Warung / D. Eisfeld // Int. Union Game Biol. – Brussels, 1985. – P. 17-21.
188. Fennessy, P. F. Artificial rearing of red deer calves / P. F. Fennessy, G. H. Moore, P. D. Muir // New Zealand journal of experimental agriculture. – 1981. – Vol. 9, No. 1. – P. 17-21.
189. Foley, W. J. Use of fibrous diets by small herbivores: how far can the rules be ‘bent’? / W. J. Foley, S. J. Cork // Trends in Ecology & Evolution. – 1992. – Vol. 7, No. 5. – P. 159-162.
190. Fowler, C. W. Density dependence as related to life history strategy / C. W. Fowler // Ecology. – 1981. – Vol. 62, No. 3. – P. 602-610.
191. Glazier, D. S. Is metabolic rate a universal ‘pacemaker’ for biological processes? / D. S. Glazier // Biological Reviews. – 2015. – Vol. 90, No. 2. – P. 377-407.
192. Hanley, T. A. The nutritional basis for food selection by ungulates / T. A. Hanley // Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives. – 1982. – Vol. 35, No. 2. – P. 146-151.
193. Hansson, L. Habitat, food and population dynamics of the field vole, *Microtus agrestis* (L.) in South Sweden / L. Hansson // Viltrevy. – 1971. – Vol. 8. – P. 268-373.
194. Heusner, A. A. Size and power in mammals / A. A. Heusner // Journal of Experimental Biology. – 1991. – Vol. 160, No. 1. – P. 25-54.
195. Humphries, M. M. Metabolic ecology / M. M. Humphries, K. S. McCann // Journal of Animal Ecology. – 2014. – Vol. 83. – P. 7-19.
196. Hutchinson, G. E. A theoretical ecological model of size distributions among species of animals / G. E. Hutchinson, R. H. MacArthur // The American Naturalist. – 1959. – Vol. 93, No. 869. – P. 117-125.
197. Hutchinson, G. E. Ecological aspects of succession in natural populations / G. E. Hutchinson // The American Naturalist. – 1941. – Vol. 75, No. 760. – P. 406-418.

198. Karasov, W. H. Vertebrate gastrointestinal system / W. H. Karasov, I. D. Hume // *Comprehensive Physiology*. – 2010. – P. 409-480.
199. Kartzinel, T. R. DNA metabarcoding illuminates dietary niche partitioning by African large herbivores / T. R. Kartzinel, P. A. Chen, T. C. Coverdale, D. L. Erickson, W. J. Kress, M. L. Kuzmina, D. I. Rubenstein, W. Wang, R. M. Pringle // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2015. – Vol. 112, No. 26. – P. 8019-8024.
200. Kerley, G. I. H. Seed removal by rodents, birds and ants in the semi-arid Karoo, South Africa / G. I. H. Kerley // *Journal of Arid Environments*. – 1991. – Vol. 20, No. 1. – P. 63-69.
201. Khokhlova, I. S. A small gerbil that maximizes intake of energy from low-energy food / I. S. Khokhlova, M. Kam, A. A. Degen // *Journal of mammalogy*. – 1997. – Vol. 78, No. 1. – P. 158-162.
202. Kleiber, M. Metabolic rate and food utilization as a function of body size / M. Kleiber // *Brody Memorial Lecture I*. – 1961. – *Res. Bull. Mo. Agric. Exp. Sta.*, No. 767. – P. 1-42.
203. Krebs, C. J. Population cycles in small mammals / C. J. Krebs, J. H. Myers // *Advances in Ecological Research*. – 1974. – Vol. 8. – P. 267-399.
204. Langer, P. The digestive tract and life history of small mammals / P. Langer // *Mammal Review*. – 2002. – Vol. 32, No. 2. – P. 107-131.
205. Lantová, P. Is there a linkage between metabolism and personality in small mammals? The root vole (*Microtus oeconomus*) example / P. Lantová, K. Zub, E. Koskela, K. Šíchová, Z. Borowski // *Physiology & behavior*. – 2011. – Vol. 104, No. 3. – P. 378-383.
206. Liao, J. Effects of environmental factors on organ mass of midday gerbil (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) / J. Liao, Y. Wang, L. Zhao, N. Liu // *Mammalian Biology*. – 2010. – Vol. 75, No. 5. – P. 381-388.
207. Mares, M. A. Home range perturbations in *Tamias striatus*: food supply as a determinant of home range and density / M. A. Mares, M. D. Watson, T. E. Lacher // *Oecologia*. – 1976. – Vol. 25. – P. 1-12.

208. McNab, B. K. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR / B. K. McNab // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. – 2008. – Vol. 151, No. 1. – P. 5-28.
209. McNab, B. K. The physiological ecology of vertebrates: a view from energetics / B. K. McNab // *Journal of Mammalogy*. – 2003. – Vol. 84, No. 2. – P. 774-775.
210. Menard, C. Comparative foraging and nutrition of horses and cattle in European wetlands / C. Menard, P. Duncan, G. Fleurance, J.-Y. Georges, M. Lila // *Journal of applied ecology*. – 2002. – Vol. 39, No. 1. – P. 120-133.
211. Muller, D. W. Assessing the Jarman–Bell principle: scaling of intake, digestibility, retention time and gut fill with body mass in mammalian herbivores / D. W. Muller, D. Codron, C. Meloro, A. Munn, A. Schwarm, J. Hummel, M. Clauss // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. – 2013. – Vol. 164, No. 1. – P. 129-140.
212. Nanova, O. Geographical variation in the cranial measurements of the midday jerbil *Meriones meridianus* (Rodentia: Muridae) and its taxonomic implications / O. Nanova // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. – 2014. – Vol. 52, No. 1. – P. 75-85.
213. Nikodemusz, E. The seasonal diets of the red deer (*Cervus elaphus* L.) in the forest area of Babat, as determined by rumen content analysis / E. Nikodemusz, K. Percsich, G. Torok // *Bull. Univ. Agric. Sci. Godollo*. – 1987. – Vol. 1. – P. 69-73.
214. Özkurt, Ş. Observations on the reproduction biology of *Meriones meridianus* Pallas, 1773 (Mammalia: Rodentia) in Turkey / Ş. Özkurt, N. Yiğit, E. Çolak, M. Sözen, R. Verimli // *Zoology in the Middle East*. – 2001. – Vol. 23, No. 1. – P. 23-29.
215. Pei, Y. X. Effects of dietary fibre on digesta passage, nutrient digestibility, and gastrointestinal tract morphology in the granivorous Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) / Y. X. Pei, D. H. Wang, I. D. Hume // *Physiological and Biochemical Zoology*. – 2001. – Vol. 74, No. 5. – P. 742-749.
216. Post, E. Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change / E. Post, M. C. Forchhammer, M. S. Bret-Harte, T. V. Callaghan, T. R.

- Christensen, B. Elberling [и др.] // Science. – 2009. – Vol. 325, No. 5946. – P. 1355-1358.
217. Price, M. R. S. The nutritional ecology of Coke's hartebeest (*Alcelaphus buselaphus cokei*) in Kenya / M. R. S. Price // Journal of Applied Ecology. – 1978. – Vol. 15. – P. 33-49.
218. Raicu, C. Assessment of the energy balance in wild animal populations / C. Raicu, M. Sincai, E. Guguianu [et al.] // Lucrări Științifice: Medicină Veterinară. — Timișoara, 2014. — Vol. 47, No. 3. — P. 115-122.
219. Renecker, L. A. Seasonal foraging rates of free-ranging moose / L. A. Renecker, R. J. Hudson // The Journal of wildlife management. – 1986. – Vol. 50. – P. 143-147.
220. Robbins, C. T. Wildlife feeding and nutrition / C. T. Robbins. – New York : Academic press, 1983. – 343 p.
221. Scopin, A. E. Diet selection by the social vole *Microtus socialis* (Pallas, 1773) in the Northwest Caspian Lowland / A. E. Scopin, V. V. Dzhapova, O. G. Bembeeva, E. C. Ayusheva, R. R. Dzhapova, B. D. Abaturov // Russian J. Theriol. – 2020. – Vol. 19, No. 2. – P. 136-148.
222. Searle, K. R. The comparative feeding behaviour of large browsing and grazing herbivores / K. R. Searle, L. A. Shipley // Ecological studies. – 2008. – Vol. 195. – P. 117-148.
223. Shuai, L. Foraging behavior of the midday gerbil (*Meriones meridianus*): combined effects of distance and microhabitat / L. Shuai, Y. L. Song // Behavioural Processes. – 2011. – Vol. 86, No. 1. – P. 143-148.
224. Sinclair, A. R. E. Diet quality and food limitation in herbivores: the case of the snowshoe hare / A. R. E. Sinclair, C. J. Krebs, J. N. M. Smith // Canadian Journal of zoology. – 1982. – Vol. 60, No. 5. – P. 889-897.
225. Speakman, J. R. The physiological costs of reproduction in small mammals / J. R. Speakman // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2008. – Vol. 363, No. 1490. – P. 375-398.

226. Staines, B. W. Observations on food quality in Scottish red deer (*Cervus elaphus*) as determined by chemical analysis of the rumen contents / B. W. Staines, J. M. Crisp // Journal of Zoology, Lond. – 1978. – Vol. 185. – P. 253-259.
227. Sullivan, T. P. Demographic responses of a chipmunk (*Eutamias townsendii*) population with supplemental food / T. P. Sullivan, D. S. Sullivan, C. J. Krebs // The Journal of Animal Ecology. – 1983. – Vol. 52, No. 3. – P. 743-755.
228. Taber, R. D. The dynamics of three natural populations of the deer *Odocoileus hemionus columbianus* / R. D. Taber, R. F. Dasmann // Ecology. – 1957. – Vol. 38, No. 2. – P. 233-246.
229. Tchabovsky, A. Ranging patterns of two syntopic gerbillid rodents: a radiotelemetry and live-trapping study in semi-desert habitat of Kalmykia, Russia / A. Tchabovsky, J. F. Merritt, D. Y. Aleksandrov // Acta theriologica. – 2004. – Vol. 49, No. 1. – P. 17-31.
230. Tchabovsky, A. V. Delayed threshold response of a rodent population to human-induced landscape change / A. V. Tchabovsky, L. E. Savinetskaya, E. N. Surkova, N. L. Ovchinnikova, I. A. Kshnyasev // Oecologia. – 2016. – Vol. 182, No. 4. – P. 1075-1082.
231. Thompson, D. Q. Food preferences of the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) in relation to habitat affinities / D. Q. Thompson // American Midland Naturalist. – 1965. – Vol. 73. – P. 76-86.
232. Van Soest, P. J. Nutritional ecology of the ruminant / P. J. Van Soest. – Corvallis-Oregon : O & B Books, 1982. – 74 p.
233. Vickery, W. L. The effect of energy and protein content on food choice by deer mice, *Peromyscus maniculatus* (Rodentia) / W. L. Vickery, J. L. Daoust, A. El Wartiti, J. Peltier // Animal Behaviour. – 1994. – Vol. 47, No. 1. – P. 55-64.
234. Weihui, D. Analysis on the population dynamics of *Meriones meridianus* / D. Weihui, H. Xixian, Y. Yuping // Chinese Journal of Vector Biology and Control. – 2005. – Vol. 16, No. 1. – P. 23-25.
235. White, C. R. Mammalian basal metabolic rate is proportional to body mass^{2/3} / C. R. White, R. S. Seymour // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2003. – Vol. 100, No. 7. – P. 4046-4049.

236. Wynne-Edwards, V. C. Population control in animals / V. C. Wynne-Edwards // Scientific American. – 1964. – Vol. 211, No. 2. – P. 68-75.
237. Xixian, H. Population dynamics and prediction on *Meriones meridianus* / H. Xixian, D. Weihui, Z. Yanlin, W. Limin, B. Weidong // Acta Ecologica Sinica. – 2000. – Vol. 20, No. 4. – P. 711-714.
238. Yang, S. W. The effect of grazing on winter survival of midday gerbil (*Meriones meridianus*) of different genders / S. W. Yang, S. Yuan, X. D. Wu, R. Zhang, X. X. Yue, Y. Ji [et al.] // Ecology and Evolution. – 2020. – Vol. 10, No. 21. – P. 12395-12406.
239. Yesimbetov, R. M. Long-term Dynamics of the Midday Gerbil (*Meriones meridianus* Pall) Population in the Portion of the Kyzylkum Desert in the Nukus Area / R. M. Yesimbetov, G. A. Asenov, B. D. Allamuratov, G. J. Matrasulov // International Journal of Scientific and Technology Research. – 2020. – Vol. 9, No. 3. – P. 6213-6216.
240. Zou, G. Geographical pattern and historical demography of Midday gerbil *Meriones meridianus* (Gerbillidae, Rodentia) inferred from the sequences of the mitochondrial DNA control region / G. Zou, L. Zhou, X. Zha, B. Zhang, T. Zhao, J. Liang // Russian Journal of Theriology. – 2008. – Vol. 7, No. 1. – P. 25-32.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в научных изданиях, входящих в международные базы данных

Web of Science и Scopus:

1. **Omarov R.R.**, Omarov K.Z. The Food Resource Status and Nutrition Selectivity in the Midday Gerbil (*Meriones meridianus*) in Arid Conditions of the Northwestern Caspian Region // *Arid Ecosystems*. 2023 – Т. 13. – №. 4. – С. 482 – 489.
2. **Omarov R.R.**, Omarov K.Z. Feeding Intensity and Food and Energy Requirements in the Midday Gerbil (*Meriones meridianus*, Gerbillidae, Rodentia) in Captivity // *Biology Bulletin*. 2023. – Т.50. – №. 8. – С. 2105 – 2113.
3. **Omarov R.R.**, Omarov K.Z. Dependence of the Population of the Midday Gerbil (*Meriones meridianus*, Rodentia, Gerbillidae) on Provision of Forage Resources in Different Seasons of the Year in the Northwestern Caspian // *Biology Bulletin*. 2024 – Т.51. – №. 8. – С. 2626 – 2637.

Статьи в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК РФ

- по специальности экология (биологические науки):

4. Омаров К. З., **Омаров Р. Р.**, Магомедов М. Ш. Состояние популяции и особенности питания полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) в Северо-Западном Прикаспии // *Вестник Дагестанского научного центра*. – 2015. – №. 58. – С. 15-18.
5. **Омаров Р. Р.**, Омаров К. З. Методы изучения питания полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) в природных условиях и в неволе // *Вестник Дагестанского научного центра*. – 2023. – № 91. – С. 22-30. (К2).

– в иных изданиях из перечня ВАК

1. Омаров К. З., **Омаров Р. Р.** Характер дифференциации трофических ниш экологически близких видов песчанок рода *Meriones* на Кочубейской биосферной станции Прикаспийского института биологических ресурсов // *Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки*. – 2020. – Т. 14. – №. 2. – С. 33-38.

2. **Омаров Р. Р.**, Омаров К. З. Изучение рациона тамарисковой песчанки (*Meriones tamariscinus* Pall., 1773) в различные сезоны года в Северо-Западном Прикаспии // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. – 2021. – Т. 15. – №. 3. – С. 43-49.

Публикации в научных изданиях и материалах научных конференций

1. **Омаров Р.Р.**, Омаров К.З., Магомедов М-Р.Д., Магомедов М.М-Р. Сравнительные особенности экологии полуденной (*Meriones meridianus*) и гребенщиковой (*Meriones tamariscinus*) песчанок в зоне симпатрии. Вестник Дагестанского научного центра. – 2018. – № 69. – С. 6-13.

2. **Омаров Р.Р.**, Омаров К.З. Особенности размножения полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) в Северо-Западном Прикаспии Вестник Дагестанского научного центра. – 2019. – № 74. – С. 6-11.

3. **Омаров Р.Р.**, Омаров К.З. Обеспеченность кормовыми ресурсами и видовой состав потребляемых видов растений гребенчуковой песчанкой (*meriones tamariscinus* pallas, 1773) в северной части Западного Прикаспия. Вестник Дагестанского научного центра. – 2021. – № 83. – С. 12-16.

4. Омаров К.З., **Омаров Р.Р.**, Магомедов М.Ш. Сезонная динамика численности и рациона полуденной песчанки в Северо-Западном Прикаспии // Сборник статей Труды межд. науч. конф. «Биологическое разнообразие Кавказа и юга России». Нальчик, 2015. С. 402-404.

5. **Омаров Р.Р.**, Омаров К.З. Особенности размножения полуденной песчанки в аридной зоне Северо-Западного Прикаспия // Труды XX межд. науч. конф. «Биологическое разнообразие Кавказа и юга России». Махачкала: 2018. С 483-485.

6. **Омаров Р.Р.**, Омаров К.З. Особенности совместного использования ресурсов среды песчанками рода *Meriones* в Северо-Западном Прикаспии // Труды XXIII межд. науч. конф. «Влияние изменения климата на биологическое разнообразие и распространение вирусных инфекций в Евразии». Махачкала: 2021. С. 244-249.

7. **Омаров Р.Р.,** Омаров К.З. Зависимость характера воспроизводства полуденной песчанки (*Meriones meridianus* pallas, 1773) от кормовой обеспеченности в условиях Северо-Западного Прикаспия // Мат-лы XXIV межд. науч. конф. «Биологическое разнообразие Кавказа и юга России». Магас: 2022. С. 435-438.
8. **Омаров Р.Р.** Избирательность питания полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) в Северо-Западном Прикаспии // Труды XXV межд. науч. конф. «Влияние изменения климата на биологическое разнообразие и распространение инфекций в Черноморско-Каспийском регионе». Махачкала: 2023. С. 194-197.
9. **Омаров Р.Р.** Изучение питания тамарисковой песчанки // Труды LVIII межд. конф. «Российская наука в современном мире». М.: Научно-издательский центр «Актуальность. РФ», 2023. С. 14 – 15.
10. **Омаров Р.Р.** Характер размножения популяции полуденной песчанки в Северо-Западном Прикаспии // Труды Всерос. конф., посвященная 30-летию журнала «Аридные экосистемы» и 50-летию конференции ООН по борьбе с опустыниванием. Махачкала: 2025.
11. Омаров К.З., **Омаров Р.Р.** Совместное использование ресурсов среды песчанками рода *meriones* в зоне симпатрии в Северо-Западном Прикаспии // Мат-лы межд. совещ. «Териофауна России и сопредельных территорий» (X съезд ТО РАН). М.: ИПЭЭ РАН, 2016. С. 302.
12. **Омаров Р.Р.,** Магомедов М.Ш., Омаров К.З. Сезонные особенности питания полуденной песчанки (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) в Северо-Западном Прикаспии // Мат-лы науч. конф. «Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных». Пенза: 2016. С. 76.
13. **Омаров Р.Р.,** Омаров К.З. Интенсивность питания полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) в условиях неволи // Мат-лы межд. совещ. «Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии» (XI съезд ТО РАН). М.: ИПЭЭ РАН, 2022. С. 259.
14. **Омаров Р.Р.** Особенности размножения полуденной песчанки в условиях Северо-Западного Прикаспия // Мат-лы межд. совещ. «Млекопитающие в

меняющемся мире: актуальные проблемы териологии» (XII съезд ТО РАН). М.: ИПЭЭ РАН, 2026.

15. **Омаров Р.Р.,** Омаров К.З. Зависимость состояния популяции полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) от обеспеченности кормовыми ресурсами в различные сезоны года в Северо-Западном Прикаспии // Мат-лы межд. совещ. «Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии» (XII съезд ТО РАН). М.: ИПЭЭ РАН, 2026.