

## Особенность распределения растительных кормов между видами сообщества мышевидных грызунов на Терско-Кумской низменности Республики Дагестан

М. Ш. МАГОМЕДОВ<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН  
368025, Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45

<sup>2</sup> Дагестанский государственный университет  
367001, Махачкала, ул. М. Гаджиева, 43а  
E-mail: mtmsh78@mail.ru

Статья поступила 07.02.2017

Принята к печати 27.03.2017

### АННОТАЦИЯ

Проанализирована количественная и качественная характеристика питания видов сообщества мышевидных грызунов в аридных условиях Терско-Кумской низменности Республики Дагестан. Выявлены видовой состав, доля и разнообразие поедаемых кормов в рационах питания у рассматриваемых видов грызунов, потребляющих разнообразные виды растений. Так, рацион *Meriones tamariscinus* состоял из 29 видов растений, *M. meridianus* – из 40, *Cricetulus migratorius* – из 26, *Sylvaemus fulvipes* – из 34 и *Mus musculus* из 30 видов. Рассчитана степень сходства рационов питания во всех парах видов грызунов, получены низкие и средние значения степени сходства рационов питания.

**Ключевые слова:** рацион питания, степень сходства рациона питания, избирательность, сообщество мышевидных грызунов.

Особенность распределения трофического ресурса между видами сообществ остается все еще недостаточно изученным вопросом в экологии [Абатуров, 1984; Дмитриев и др., 2009; Шереметьев и др., 2014; Ross, 1986]. Между тем раскрытие особенности распределения трофического ресурса, особенно в аридных условиях среды среди экологически близких видов может пролить свет на проблему функционирования и устойчивости многовидовых сообществ. Слабоизученным

остается также вопрос связи количества растительноядных видов в сообществах с трофическим богатством среды [Абатуров, 1984; Роговин, 1996]. Исследования на различных видах животных дали противоречивые результаты [Abramsky, 1989; Patalas, 1990; Роговин, 1996; Williams et al., 2002].

Вопрос о размере и устойчивости сообществ решается выявлением пределов экологического сходства между совместно обитающими видами, изучением путей разделе-

ния ресурсов, описанием положения вида в пространстве ресурсов и т. д. Так, в определенный период преобладала точка зрения, что пространственная сегрегация является основным механизмом, позволяющим существовать видам в общем пространстве [Schoener, 1974; Gladfelter, Johnson, 1983; Bouchon-Navaro, 1986; Shenbrot, Krasnov, 2004]. Уже позже в качестве главного показателя процесса стали рассматривать корма [MacArthur, 1968; Robinson, Holmes, 1982; Bowers et al., 1987; Роговин, 1996; Магомедов М.-Р. Д., Магомедов М. Ш., 2008; Ronconi, Burger, 2011]. В итоге закрепилось мнение, что трофический фактор играет первостепенную роль в экологической сегрегации видов в общем пространстве [Пианка, 1981; Bowers et al., 1987; Хлебосолов, 2004].

Аридные территории являются совокупностью условий, не совсем подходящих для существования и тем более совместного проживания на них множества экологически схожих, симпатрически обитающих видов. Дефицит влаги, суровые зимы и жаркое лето делают район исследования уникальной площадкой для понимания причин лежащих в основе существования многовидовых сообществ.

В представленной работе проведена оценка количественного и качественного распределения растительных кормов между видами сообщества мышевидных грызунов, обитающих в аридных условиях Республики Дагестан. Цель исследования – выявление состава и доли поедаемых видов растений, оценка разнообразия кормов и выявление сходства рационов питания у видов модельного сообщества мышевидных грызунов.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на Терско-Кумской низменности Республики Дагестан в условиях аридного, континентального климата  $44^{\circ}41'$  с. ш.,  $46^{\circ}24'$  в. д. на Кочубейской биологической станции ПИБР ДНЦ РАН и в окрестностях села Червленые буруны Нагайского района  $44^{\circ}63'$  с. ш.,  $45^{\circ}38'$  в. д. Сбор материала проводился комплексно в мае, июле, сентябре 2012–2013 гг.

Климат в районе исследования сухой континентальный с прохладной зимой и жарким

летом. Средняя температура января  $-2,5^{\circ}\text{C}$ , июля  $+22,5^{\circ}\text{C}$ , уровень осадков до 350 мм. Снежный покров незначителен и неустойчив [Акаев и др., 1996].

В ландшафтном отношении Терско-Кумская низменность – типичная полупустыня с участками лугово-болотно-степных и сухостепных территорий. Формы полупустынных ландшафтов, а как правило это пески, разнообразны: подвижные и слабозакрепленные грядовые, бугристые, грядово-буристые и т. д. Почвы песчаные, светло-каштановые и солонцеватые. В естественном растительном покрове доминируют злаково-полынные и полынно-солянковые группировки [Акаев и др., 1996].

Модельным объектом послужило сообщество мышевидных грызунов: тамарисковая песчанка (*Meriones tamarsicus*), полуденная песчанка (*M. meridianus*), серый хомячок (*Cricetulus migratorius*), желтобрюхая мышь (*Sylvaemus fulvivpectus*) и домовая мышь (*Mus musculus*). Обилие и распределение видов грызунов по участкам показано в табл. 1. Всего выставлено 3640 ловушко-ночей. Животные отлавливались с изъятием из среды на ловушки геро.

Исследуемая территория представляет собой сменяющиеся друг друга барханы, системы грядовых массивов и межгрядовые понижения с закрепленными, слабо- и незакрепленными песками. Всего было заложено четыре типичных участка: 1 – барханный комплекс, 2 – полынно-злаковая степь с различной степенью закрепленности песков и песчаных холмиков ( $<1,5$  м), 3 – кустарниковые ассоциации (скумпия, боярышник) с комплексом грядовых массивов и межгрядовых понижений, 4 – можжевеловые ассоциации со слабохолмистым рельефом и высокой степенью закрепленности песков. Участки 1–2 и 3–4 располагались по соседству друг с другом, при этом первые два участка находились на удалении 60 км от двух последних. Несмотря на определенное удаление участков все виды грызунов представлены как одно сообщество. Полагая, что им может считаться фаунистически однородная территория, в пределах которой отсутствуют потенциальные барьеры для расселения [Rogovin, Shenbrot, 1995].

Таблица 1

**Показатели обилия видов модельного сообщества грызунов в районе исследования  
(особей на 100 ловушко-ночей)**

| Вид                                    | Участок |      |      |      |
|--|---------|------|------|------|
|  | 1       | 2    | 3    | 4    |
| <i>Meriones tamariscinus</i> (n = 119) | 4,7     | 4,9  | 9,8  | 10,6 |
| <i>M. meridianus</i> (n = 126)         | 9,8     | 10,0 | 4,7  | 5,3  |
| <i>Cricetulus migratorius</i> (n = 40) | —       | 2,9  | 3,33 | 4,0  |
| <i>Sylvaemus fulvipectus</i> (n = 44)  | 2,9     | —    | 40   | 3,7  |
| <i>Mus musculus</i> (n = 39)           | —       | 2,9  | 2,9  | 4,3  |

Геоботаническое описание проводили стандартными методами полевой геоботаники [Воронов, 1973] на площади 50 м<sup>2</sup>. Учет надземной фитомассы – методом укосов на площадках размером 1 м<sup>2</sup> с разбором укосов по видам и последующей сушкой при 90 °С, также снимались данные проективного покрытия. Параллельно с геоботаническими работами в тех же местах и в то же время ловили животных для сбора содержимого желудков.

Оценка рациона питания видов грызунов и соотношение поедаемых видов растений проводилась путем микрогистологического копрологического кутикулярного анализа [Stevens et al., 1987; Розенфельд, 2011]. Метод основан на диагностике фрагментов проглощенных растений путем идентификации отпечатка на кутикуле видоспецифичного орнамента эпидермальных клеток. Кутикула устойчива к воздействию кислот, ферментов и выделяется в том же количестве, в каком потреблялась, сохраняя на себе форму и выросты эпителиальных клеток. Для анализа использовалось содержимое желудков. Видовой состав проглощенных растений определялся путем сравнения отпечатанного на кутикуле орнамента эпидермальных клеток с заранее приготовленными эталонными образцами видов растений, произрастающих в местах проведения работы. Образцы делались из разных частей растений (листья, стебли, семена и т. д.), слайды которых занесены в компьютерную базу данных.

Выделение кутикулярной структуры из потребленных растений осуществляли путем мацерации. Содержимое желудков размачивали, дисперсировали и помещали в тигель

с азотной кислотой, затем нагревали до 40–50 °С в вытяжном шкафу, в ходе чего вся органика, кроме кутикулы, сгорала. Оставшийся материал промывали, далее каплю взвеси помещали на предметное стекло. Под микроскопом в каждом образце исследовали не менее 50 полей зрения при увеличении объектива ×40, в каждом из которых определяли и подсчитывали число кутикулярных фрагментов растений. Анализ прекращали после того, как в последующих полях зрения новые виды растений переставали появляться. В образцах определяли до 100 фрагментов растений. Всего рассмотрено 1800 экз. Соотношение видов растений в рационе оценивали по доле фрагментов кутикулы каждого вида в непереваренных остатках. Селективность питания оценивали путем сопоставления долей в содержимом желудков и на площадках, закладываемых в кормовых местообитаниях [Розенфельд, 2011].

Количественная оценка разнообразия кормов в рационах питания видов грызунов определялась, используя индекс разнообразия Симпсона:

$$D = 1/\sum p_i^2,$$

где  $p_i$  – доля ресурса  $i$  в общем спектре используемого видом ресурса. Для сравнения рационов питания между видами сообщества грызунов значение  $D$  стандартизовали, выразив его в масштабе от 0 до 1. Стандартизацию проводили способом, предложенным С. Х. Харлбертом [Hurlbert, 1978]:

$$D_{\text{stand}} = D - 1/D_{\max} - 1.$$

Расчет степени сходства рационов питания между видами сообщества грызунов проводился по Е. Р. Пианка [Pianka, 1973]:

$$O_{ij} = O_{ik} = \Sigma p_{ij} p_{ik} / \sqrt{\Sigma p_{ij}^2 \cdot \Sigma p_{ik}^2},$$

где  $p_i$  – доля ресурса  $i$ , используемая видами  $j$  и  $k$ . Значения в диапазоне от 0 до 0,25 считались низкими, от 0,25 до 0,5 – средними, от 0,5 до 0,75 – высокими и от 0,5 и выше – очень высокими.

Для оценки достоверности различий уровня биологической массы травянистой растительности в период проведения работы со среднемноголетними значениями использовался  $t$ -критерий Стьюдента.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Растительная характеристика в местах проведения исследования.** За период исследований определено 88 видов растений.

Участок № 1. Из травянистой растительности на нем доминировали петросимония раскидистая (*Petrosimonia brachiata*), рогоплодник песчаный (*Ceratocarpus arenarius*), полынь таврическая (*Artemisia taurica*), ковыль волосатик (*Stipa capillata*) и перистый (*S. pennata*). Летом видовой состав пополняется верблюжкой кавказской (*Corispermum caucasicum*), кумарчиком растопыренным (*Agriophyllum rupgens*), которые вместе с полынью становятся доминирующими и осенью (табл. 2). Среднегодовой уровень наземной фитомассы  $10,64 \pm 1,36$  ц/га сухой массы ( $n = 48$ ). Уровень проективного покрытия травянистой растительности составил  $45 \pm 3,6\%$  ( $n = 48$ ). Из кустарников произрастает тамариск Мейера (*Tamarix tejeri*), чья средняя плотность –  $6,75 \pm 0,48$  экз. на  $625 \text{ м}^2$  ( $n = 4$ ).

Участок № 2. Представлен злаково-полынной растительностью: полынь таврическая (*Artemisia taurica*), ковыль волосатик (*Stipa capillata*) и перистый (*S. pennata*), на котором хаотично расположены слабохолмистые образования с закрепленными и слабо закрепленным песками (см. табл. 2). Уровень наземной фитомассы  $7,92 \pm 0,28$  ц/га сухой массы ( $n = 42$ ), проективное покрытие травянистой растительности  $57 \pm 8,8\%$  ( $n = 42$ ). Кустарников нет.

Участок № 3 характеризуется хорошо развитой кустарниковой растительностью. Он более влажный относительно двух предыдущих. Из травянистой растительности доминировали полынь таврическая (*Artemisia tau-*

*rica*), ковыль перистый (*Stipa pennata*), лен узколистный (*Linum angustifolium*), эфедра двухколосковая (*Ephedra distachya*), подмаренник настоящий (*Galium verum*) (см. табл. 2). Уровень наземной фитомассы  $6,43 \pm 0,35$  ц/га сухой массы ( $n = 51$ ), проективное покрытие травянистой растительности  $59 \pm 7,1\%$  ( $n = 51$ ). Из древесных видов присутствует вяз полевой (*Ulmus campestris*) и тополь белый (*Populus alba*), из кустарников преобладают боярышник однопестичный (*Crataegus monogyna*) и пятипестичный (*C. pentagyna*), скампия кожевенная (*Cotinus coggygria*), жостер Палласа (*Rhamnus pallasii*), можжевельник продолговатый (*Juniperus oblonga*). Плотность кустарниковой растительности  $151 \pm 10,4$  экз. на  $625 \text{ м}^2$  ( $n = 4$ ).

Участок № 4. Из трав на нем доминировали эфедра двухколосковая (*Ephedra distachya*), полынь таврическая (*Artemisia taurica*), подмаренник настоящий (*Galium verum*), лен узколистный (*Linum angustifolium*), ковыль волосатик (*Stipa capillata*) (см. табл. 2). Уровень наземной фитомассы  $6,25 \pm 0,32$  ц/га сухой массы ( $n = 34$ ), проективное покрытие  $63 \pm 5,1\%$  ( $n = 34$ ). Из кустарников доминируют можжевельник продолговатый (*Juniperus oblonga*), боярышник однопестичный (*Crataegus monogyna*) и пятипестичный (*C. pentagyna*), жостер Палласа (*Rhamnus pallasii*), оносма красильная (*Onosma tinctoria*), плотность кустарниковой растительности  $126 \pm 8,7$  экз. на  $625 \text{ м}^2$  ( $n = 5$ ).

Оценка динамики наземной травянистой массы на модельных участках показала, что на момент проведения исследования средний уровень фитомассы на них ( $7,81 \pm 0,58$  ц/га сухой массы,  $n = 185$ ) оказался выше среднемноголетнего уровня ( $7,46 \pm 0,92$  ц/га сухой массы,  $n = 245$ ) ( $t = 2,67$ ,  $p < 0,02$ ).

**Рационы питания у видов модельного сообщества грызунов.** В ходе работы посезонно раскрыты видовой состав потребляемых растений и их доли в рационах питания у видов модельного сообщества грызунов (табл. 3). Так, рацион тамариксовой песчанки состоял из 29 видов, полуденной песчанки – 40, серого хомячка – 26, желтобрюхой мыши – 34 и домовой мыши 30 видов растений. Отдельно рассчитывались число и процент эксклюзивно потребляемых кормовых растений. Их наибольшее число отмечено в лет-

Таблица 2

Динамика наземной травянистой массы в районах проведения исследования, г/м<sup>2</sup>

|                                | Участок |                                |       |                            |       |
|--------------------------------|---------|--------------------------------|-------|----------------------------|-------|
|                                | 1       | 2                              | 3     | 4                          |       |
| Весна                          |         |                                |       |                            |       |
| <i>Artemisia taurica</i>       | 20,52   | <i>Artemisia taurica</i>       | 26,75 | <i>Poa bulbosa</i>         | 9,12  |
| <i>Stipa capillata</i>         | 15,84   | <i>Poa bulbosa</i>             | 12,38 | <i>Linum angustifolium</i> | 6,68  |
| <i>Petrosimonia brachiatia</i> | 15,8    | <i>Stipa capillata</i>         | 6,35  | <i>Stipa capillata</i>     | 4,68  |
| <i>Poa bulbosa</i>             | 11,43   | <i>Bromus mollis</i>           | 4,21  | <i>Artemisia taurica</i>   | 2,04  |
| <i>Corispermum caucasicum</i>  | 5,04    | <i>Ceratocarpus arenarius</i>  | 7,64  | <i>Melandrium alba</i>     | 3,45  |
| <i>Stipa capillata</i>         | 3,21    | <i>Petrosimonia brachiatia</i> | 11,7  | <i>Bromus mollis</i>       | 1,26  |
| <i>Lappula patula</i>          | 1,12    | <i>Melandrium alba</i>         | 1,13  | <i>Agropyron sibiricum</i> | 1,33  |
|                                |         |                                |       | <i>Medicago sativa</i>     | 0,96  |
|                                |         |                                |       | <i>Medicago sativa</i>     | 0,74  |
| Лето                           |         |                                |       |                            |       |
| <i>Artemisia taurica</i>       | 38,4    | <i>Artemisia taurica</i>       | 60,32 | <i>Ephedra distachya</i>   | 26,48 |
| <i>Agriophyllum pungens</i>    | 30,1    | <i>Agriophyllum pungens</i>    | 29,64 | <i>Bromus mollis</i>       | 9,76  |
| <i>Amaranthus albus</i>        | 29,2    | <i>Corispermum caucasicum</i>  | 33,84 | <i>Linum angustifolium</i> | 7,89  |
| <i>Corispermum caucasicum</i>  | 13,36   | <i>Salsola brachiatia</i>      | 14,12 | <i>Jurinea ciscucasica</i> | 7,54  |
| <i>Salsola brachiatia</i>      | 12,56   | <i>Bromus mollis</i>           | 13,67 | <i>Daucus carota</i>       | 5,72  |
| <i>Bromus mollis</i>           | 11,05   | <i>Stipa capillata</i>         | 11,24 | <i>Thalictrum minus</i>    | 5,48  |
| <i>Stipa capillata</i>         | 9,72    | <i>Agropyron sibiricum</i>     | 7,35  | <i>Artemisia taurica</i>   | 4,53  |
| <i>Ceratocarpus arenarius</i>  | 8,63    | <i>Ceratocarpus arenarius</i>  | 4,08  | <i>Stipa capillata</i>     | 6,71  |
|                                |         |                                |       | <i>Agropyron sibiricum</i> | 2,68  |
|                                |         |                                |       | <i>Gallium verum</i>       | 2,26  |
|                                |         |                                |       | <i>Salsola brachiatia</i>  | 1,76  |
| Осень                          |         |                                |       |                            |       |
| <i>Artemisia taurica</i>       | 81,3    | <i>Artemisia taurica</i>       | 78,3  | <i>Stipa capillata</i>     | 18,7  |
| <i>Corispermum caucasicum</i>  | 46,3    | <i>Tragus racemosus</i>        | 7,2   | <i>Jurinea ciscucasica</i> | *     |
| <i>Cucumis myriocarpus</i>     | 28,2    | <i>Stipa capillata</i>         | 4,5   | <i>Rhamnus pallasi</i>     | 13,1  |
| <i>Ceratocarpus arenarius</i>  | 23,11   | <i>Bromus mollis</i>           | 4,1   | <i>Teucrium polium</i>     | 8,73  |
| <i>Agriophyllum pungens</i>    | 21,7    | <i>Marrubium vulgare</i>       | 2,5   | <i>Artemisia taurica</i>   | 8,82  |
| <i>Teucrium polium</i>         | 2,7     | <i>Ceratocarpus arenarius</i>  | 3,6   | <i>Bromus mollis</i>       | 6,71  |
| <i>Leymus racemosus</i>        | 0,66    | <i>Teucrium polium</i>         | 0,95  | <i>Medicago sativa</i>     | 6,21  |
|                                |         | <i>Phlomis pungens</i>         | 0,75  | <i>Lactuca saligna</i>     | 4,8   |
|                                |         |                                |       | <i>Linum angustifolium</i> | 3,95  |
|                                |         |                                |       |                            | 1,04  |

\* Осенью на данном участке произошел пожар, что не позволило изучить естественную картину происходящих процессов.

Т а б л и ц а 3

Видовой состав растений, их доля и значения разнообразия рационов питания у видов сообществ мышевидных грызунов ( $n$  — количество жалугов)

П р о д о л ж е н и е т а б л . 2

| 1                            | 2                                | 3     | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|------------------------------|----------------------------------|-------|---|---|---|---|---|---|
| <i>Sylvaemus fulvipectus</i> | <i>Lappula patula</i>            | 74,64 |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Bromus mollis</i>             | 8,1   |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Alyssum desertorum</i>        | 6,82  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Falcaria vulgaris</i>         | 3,36  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Phlomis pungens</i>           | 2,73  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Petrosimonia brachiatia</i>   | 2,73  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Convolvulus arvensis</i>      | 0,27  |   |   |   |   |   |   |
|                              | Неопределенный                   | 1,36  |   |   |   |   |   |   |
| <i>Mus musculus</i>          |                                  |       |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Ceratocarpus pusarenarius</i> | 48,1  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Bromus mollis</i>             | 27,2  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Andreaea rupestris</i>        | 12,1  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Petrosimonia brachiatia</i>   | 7,5   |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Medicago sativa</i>           | 5,1   |   |   |   |   |   |   |
|                              |                                  |       |   |   |   |   |   |   |
| n = 3                        |                                  |       |   |   |   |   |   |   |
| Лето                         |                                  |       |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Melandrium alba</i>           | 32,1  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Cerastium glitinosum</i>      | 31,7  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Onosma tinctoria</i>          | 14,5  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Bromus mollis</i>             | 8,8   |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Carduus stenocephalus</i>     | 7,9   |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Convolvulus arvensis</i>      | 4,8   |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Andreaea rupestris</i>        | 1,2   |   |   |   |   |   |   |
| n = 5                        |                                  |       |   |   |   |   |   |   |
| n = 5                        |                                  |       |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Euphorbia seguieriana</i>     | 28,1  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Convolvulus arvensis</i>      | 27,2  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Bromus mollis</i>             | 21,2  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Alyssum desertorum</i>        | 7,8   |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Carduus stenocephalus</i>     | 6,6   |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Melandrium alba</i>           | 4,5   |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Medicago sativa</i>           | 4,6   |   |   |   |   |   |   |
|                              | Неопределенный                   | 0,7   |   |   |   |   |   |   |
| n = 4                        |                                  |       |   |   |   |   |   |   |
| n = 4                        |                                  |       |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Ephedra distachya</i>         | 30,2  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Trachomitum sarmatiense</i>   | 21,5  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Medicago sativa</i>           | 20,1  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Poa bulbosa</i>               | 14,6  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Linum angustifolium</i>       | 10,0  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Artemisia taurica</i>         | 1,1   |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Agropyron sibiricum</i>       | 0,6   |   |   |   |   |   |   |
|                              | Неопределенный                   | 0,6   |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Agropyron sibiricum</i>       | 0,6   |   |   |   |   |   |   |
|                              | Неопределенный                   | 1,2   |   |   |   |   |   |   |
| n = 15                       |                                  |       |   |   |   |   |   |   |
| n = 7                        |                                  |       |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Ephedra distachya</i>         | 58,3  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Bromus mollis</i>             | 12,0  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Linum angustifolium</i>       | 11,0  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Glycyrrhiza glaba</i>         | 4,0   |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Centaurea squarrosa</i>       | 8,4   |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Ephedra distachya</i>         | 0,1   |   |   |   |   |   |   |
| n = 12                       |                                  |       |   |   |   |   |   |   |
| n = 6                        |                                  |       |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Corispermum caucasicum</i>    | 72,8  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Consolida paniculata</i>      | 11,5  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Cucumis myriocarpus</i>       | 7,1   |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Salsola brachiata</i>         | 5,07  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Solanum cornutum</i> (сем.)   | 2,4   |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Chenopodium alba</i>          | 44,7  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Solanum cornutum</i> (сем.)   | 43,5  |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Cucumis myriocarpus</i>       | 5,3   |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Lapsana communis</i>          | 5,0   |   |   |   |   |   |   |
|                              | <i>Leynmus salsulosus</i>        | 0,68  |   |   |   |   |   |   |



Окончание табл. 2

|                      | 1                                       | 2     | 3                                       | 4     | 5                                       | 6    | 7 | 8 | 9 |
|----------------------|---|-------|---|-------|---|------|---|---|---|
| <i>M. meridianus</i> | <i>Salsola brachiata</i>                | 39,91 | <i>Solanum cornutum</i> (сем.)          | 38,05 | <i>Artemisia tschernieviana</i> (сопр.) | 51,0 |   |   |   |
|                      | <i>Corispermum caucasicum</i> (сем.)    | 25,62 | <i>Apera interrupta</i>                 | 40,7  | <i>Crataegus monogyna</i>               | 19,2 |   |   |   |
|                      | <i>Solanum cornutum</i> (сем.)          | 11,0  | <i>Chenopodium alba</i>                 | 10,6  | <i>Corispermum caucasicum</i>           | 9,29 |   |   |   |
|                      | <i>Agriophyllum squarrosum</i>          | 9,15  | <i>Stipa pennata</i>                    | 8,47  | <i>Teucrium polium</i>                  | 8,47 |   |   |   |
|                      | <i>Artemisia tschernieviana</i>         | 8,24  | <i>Convolvulus arvensis</i>             | 0,18  | <i>Linaria vulgaris</i>                 | 6,12 |   |   |   |
|                      | <i>Chenopodium alba</i>                 | 3,10  | <i>Corispermum caucasicum</i> (сем.)    | 0,18  | <i>Stipa pennata</i>                    | 4,92 |   |   |   |
|                      | <i>Stipa pennata</i>                    | 1,14  | <i>Salsola brachiata</i>                | 1,95  | Незвестный                              | 1,00 |   |   |   |
|                      | <i>Consolida paniculata</i>             | 2,19  |   |       |   |      |   |   |   |
| <i>n</i> = 15        |   |       |   |       |   |      |   |   |   |
| <i>Cricetulus</i>    |   |       |   |       |   |      |   |   |   |
| <i>migratorius</i>   |   |       |   |       |   |      |   |   |   |
|                      | <i>Scabiosa ochroleuca</i>              | 42,8  | <i>Scabiosa ochroleuca</i>              | 35,8  |   |      |   |   |   |
|                      | <i>Artemisia tschernieviana</i> (сопр.) | 24,5  | <i>Linaria vulgaris</i>                 | 20,6  |   |      |   |   |   |
|                      | <i>Convolvulus arvensis</i>             | 24,6  | <i>Convolvulus arvensis</i>             | 19,1  |   |      |   |   |   |
|                      | <i>Stipa pennata</i>                    | 5,4   | <i>Artemisia tschernieviana</i> (сопр.) | 12,5  |   |      |   |   |   |
|                      | <i>Chenopodium alba</i>                 | 2,8   | <i>Stipa pennata</i>                    | 7,7   |   |      |   |   |   |
|                      |   |       | <i>Crataegus monogyna</i>               | 4,2   |   |      |   |   |   |
| <i>n</i> = 7         |   |       |   |       |   |      |   |   |   |
| <i>Sylvaemus</i>     |   |       |   |       |   |      |   |   |   |
| <i>fulvipictus</i>   | <i>Agriophyllum squarrosum</i>          | 77,4  | <i>Stipa pennata</i>                    | 48,4  |   |      |   |   |   |
|                      | <i>Corispermum caucasicum</i> (сем.)    | 7,1   | <i>Medicago sativa</i>                  | 21,2  |   |      |   |   |   |
|                      | <i>Artemisia tschernieviana</i> (сопр.) | 8,7   | <i>Crataegus monogyna</i>               | 12,5  |   |      |   |   |   |
|                      | <i>Stipa capillata</i>                  | 5,2   | <i>Linum angustifolium</i>              | 6,9   |   |      |   |   |   |
|                      | <i>Leymus sabulosus</i>                 | 2,0   | <i>Chenopodium alba</i>                 | 6,6   |   |      |   |   |   |
|                      |   |       | <i>Corispermum caucasicum</i>           | 4,4   |   |      |   |   |   |
| <i>n</i> = 5         |   |       |   |       |   |      |   |   |   |
| <i>Mus musculus</i>  |   |       |   |       |   |      |   |   |   |
|                      | <i>Artemisia tschernieviana</i> (сопр.) | 39,8  | <i>Convolvulus arvensis</i>             | 27,7  |   |      |   |   |   |
|                      | <i>Linaria vulgaris</i>                 | 28,0  | <i>Artemisia tschernieviana</i> (сопр.) | 23,9  |   |      |   |   |   |
|                      | <i>Stipa pennata</i>                    | 14,1  | <i>Stipa pennata</i>                    | 21,1  |   |      |   |   |   |
|                      | <i>Convolvulus arvensis</i>             | 9,3   | <i>Crataegus monogyna</i>               | 16,1  |   |      |   |   |   |
|                      | <i>Salsola brachiata</i>                | 5,7   | <i>Corispermum caucasicum</i>           | 7,8   |   |      |   |   |   |
|                      | Незвестный                              | 3,1   | <i>Chenopodium alba</i>                 | 3,4   |   |      |   |   |   |
|                      |   |       |   |       | <i>n</i> = 5                            |      |   |   |   |

\* Осенью на данном участке произошел пожар, что не позволило изучить естественную картину происходящих процессов, сем. — семена, сопр. — соцветия

Таблица 4

**Значения разнообразия кормов в рационах питания у видов сообществ мышевидных грызунов в районе исследования ( $D_{stand}$ )**

| Вид                                    | Весна       | Лето        | Осень       | Средняя     |
|--|-------------|-------------|-------------|-------------|
| <i>Meriones tamariscinus</i> (n=115)   | 0,48 ± 0,09 | 0,62 ± 0,02 | 0,48 ± 0,06 | 0,53 ± 0,05 |
| <i>M. meridianus</i> (n = 120)         | 0,41 ± 0,07 | 0,44 ± 0,09 | 0,46 ± 0,02 | 0,44 ± 0,01 |
| <i>Cricetulus migratorius</i> (n = 36) | 0,61 ± 0,11 | 0,57 ± 0,14 | 0,70 ± 0,05 | 0,63 ± 0,04 |
| <i>Sylvaemus fulvipectus</i> (n = 38)  | 0,44 ± 0,11 | 0,65 ± 0,04 | 0,49 ± 0,17 | 0,53 ± 0,06 |
| <i>Mus musculus</i> (n = 39)           | 0,55 ± 0,09 | 0,66 ± 0,08 | 0,71 ± 0,08 | 0,64 ± 0,05 |

нем рационе полуденной песчанки (пять видов), при этом значимость этой группы кормов не превышала 10 % в общем объеме рациона вида. В итоге анализ рационов у видов сообщества грызунов не выявил какой-либо специализации на определенном виде растений. Только летний рацион серого хомячка состоял на 52 % из солянки. Полагаем, что данный результат получен из-за небольшой выборки желудков и приуроченности группировки серого хомячка к обитанию в районе одного из модельных участков. Результаты регрессионного анализа также не выявили достоверной зависимости процента присутствия основных потребляемых видов растений в рационах видов грызунов от доли этих видов в естественных фитоценозах в районе исследования ( $p > 0,05$ ).

В табл. 4 приведены значения разнообразия кормов в рационах питания у видов грызунов в районе исследования. Минимальные значения выявлены у полуденной песчанки, промежуточное положение отмечено у тамариксовой песчанки и желтобрюхой мыши и максимальные значения – у серого хомячка и домовой мыши (см. табл. 4).

На основе полученных данных по разнообразию кормов в рационах питания у видов сообщества грызунов рассчитана степень их сходства по сезонно (табл. 5). Так, во всех парах видов сообщества грызунов получены низкие значения перекрывания трофических ниш, а в нескольких парах – средние (см. табл. 5).

## ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе проведенной работы выявлены состав и доля потребляемых видов растений в рационах видов модельного сообщества гры-

зунов в аридных условиях Терско-Кумской низменности. В рационы входило от 29 до 40 видов растений. При этом доля эксклюзивно потребляемых кормовых растений не превышала 10 % от общего рациона у рассматриваемых грызунов. Значения степени сходства рационов питания характеризовались в диапазоне от низких до средних.

Оценка зависимости присутствия кормовых растений в рационах питания у видов рассматриваемых грызунов от их положения в структуре травянистой растительности не показала значимой величины. Только летом, когда индекс разнообразия растительности снижался и одновременно доля злаковых растений в фитоценозе увеличивалась, доля этой группы растений в рационах видов грызунов возрастала.

Помимо состава кормов важно учитывать и уровень обеспеченности растительными кормами. Для существования симпатрически обитающих видов важен именно нижний порог этого показателя [Магомедов М.-Р. Д., Магомедов М. Ш., 2008]. Так, за период проведения работы в районах исследований значения наземной фитомассы оказались выше среднемноголетней величины. Хотя описаны случаи, когда в условиях высокой урожайности кормов рационы питания у сосуществующих видов характеризовались высокими значениями, при этом конкуренции между видами не отмечалось [Пианка, 1981].

Можно ли считать низкие значения степени сходства рационов питания у видов модельного сообщества грызунов механизмом, позволяющим им сосуществовать в общем пространстве? По мнению Д. Лека [Lack, 1971], совместное обитание видов в сообществах является результатом совпадения подходящих условий обитания. Различная сте-

## Таблица 5

## Значения степени сходства рационов питания у видов сообщества мышевидных грызунов (в долях от единицы)

| Виды                          | Весна                      |                       | Лето                                    |   | Осень               |                                       |
|-------------------------------|----------------------------|-----------------------|---|---|---------------------|---------------------------------------|
|                               | Меридианус<br>тамарискinus | <i>M. meridianaus</i> | <i>Cricetulus</i><br><i>migratorius</i> | <i>Sylvaemus</i><br><i>fulvivpectus</i> | <i>Mus musculus</i> | <i>M. meridianaus</i><br>тамарискinus |
| <i>Meriones tamariscinus</i>  | 0,450                      | —                     | 0,020                                   | —                                       | 0,29                | —                                     |
| <i>M. meridianaus</i>         | —                          | 0,161                 | —                                       | —                                       | —                   | 0,637                                 |
| <i>Cricetulus migratorius</i> | —                          | —                     | —                                       | —                                       | 0,397               | —                                     |
| <i>Sylvaemus fulvivpectus</i> | —                          | —                     | —                                       | —                                       | 0,04                | —                                     |
| <i>Mus musculus</i>           | —                          | —                     | —                                       | —                                       | —                   | —                                     |
| Участок 1                     |                            |                       |   |   |                     |                                       |
| <i>Meriones tamariscinus</i>  | 0,137                      | 0,106                 | —                                       | 0,248                                   | 0,074               | 0,002                                 |
| <i>M. meridianaus</i>         | —                          | 0,161                 | —                                       | 0,038                                   | 0,08                | —                                     |
| <i>Cricetulus migratorius</i> | —                          | —                     | —                                       | 0,213                                   | —                   | 0,015                                 |
| <i>Sylvaemus fulvivpectus</i> | —                          | —                     | —                                       | —                                       | —                   | 0,286                                 |
| <i>Mus musculus</i>           | —                          | —                     | —                                       | —                                       | —                   | —                                     |
| Участок 2                     |                            |                       |   |   |                     |                                       |
| <i>Meriones tamariscinus</i>  | 0,08                       | 0,222                 | 0,213                                   | 0,208                                   | <b>0,626</b>        | 0,034                                 |
| <i>M. meridianaus</i>         | —                          | 0,284                 | 0,268                                   | 0,459                                   | 0,036               | 0,002                                 |
| <i>Cricetulus migratorius</i> | —                          | —                     | 0,451                                   | 0,375                                   | —                   | <b>0,742</b>                          |
| <i>Sylvaemus fulvivpectus</i> | —                          | —                     | —                                       | 0,227                                   | —                   | 0,386                                 |
| <i>Mus musculus</i>           | —                          | —                     | —                                       | —                                       | —                   | 0,404                                 |
| Участок 3                     |                            |                       |   |   |                     |                                       |
| <i>Meriones tamariscinus</i>  | —                          | —                     | —                                       | —                                       | —                   | 0,231                                 |
| <i>M. meridianaus</i>         | —                          | —                     | —                                       | —                                       | —                   | 0,000                                 |
| <i>Cricetulus migratorius</i> | —                          | —                     | —                                       | —                                       | —                   | 0,265                                 |
| <i>Sylvaemus fulvivpectus</i> | —                          | —                     | —                                       | —                                       | —                   | 0,386                                 |
| <i>Mus musculus</i>           | —                          | —                     | —                                       | —                                       | —                   | 0,404                                 |
| Участок 4*                    |                            |                       |   |   |                     |                                       |
| <i>Meriones tamariscinus</i>  | 0,469                      | 0,223                 | 0,208                                   | 0,000                                   | <b>0,549</b>        | 0,074                                 |
| <i>M. meridianaus</i>         | —                          | 0,099                 | 0,139                                   | 0,161                                   | 0,085               | 0,085                                 |
| <i>Cricetulus migratorius</i> | —                          | —                     | 0,000                                   | 0,099                                   | —                   | 0,035                                 |
| <i>Sylvaemus fulvivpectus</i> | —                          | —                     | —                                       | —                                       | —                   | 0,217                                 |
| <i>Mus musculus</i>           | —                          | —                     | —                                       | —                                       | —                   | <b>0,779</b>                          |

\* Осенью на данном участке произошел пожар, что не позволило изучить естественную картину происходящих процессов.

пень мозаичности ареала исследования отразилась на текущем обилии и распределении видов модельного сообщества грызунов. Так, полуденная песчанка – семенояд, типичный псаммофил, преимущественно обитающий на не- и полузакрепленных песках, встречалась на всех четырех участках, но доминировала на первых двух из них. А тамарисковая песчанка в большей степени зеленояд, предпочитающая закрепленные более влажные участки с густой травянистой и кустарниковой растительностью и преобладала на 3, 4 участках. Похожие данные отмечены у специалистов, работавших в степях Калмыкии и Средней Азии [Shenbrot, Rogovin, 1995; Неронов и др., 1997]. Остальные виды (серый хомячок, домовая и желтобрюхая мыши) имели низкие значения обилия и распределенынеравномерно на всем протяжении Терско-Кумской низменности.

В итоге характер распределения трофического ресурса между видами модельного сообщества грызунов показал умеренные значения сходства рационов питания, что в условиях достаточной обеспеченности кормами и видоспецифической особенностью распределения модельных видов грызунов в пространстве позволяет им сосуществовать на Терско-Кумской низменности Республики Дагестан.

Выражаю благодарность Р. А. Муртазалиеву за помощь при определении растительного материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (13-04-00022).

## ЛИТЕРАТУРА

- Абатуров Б. Д. Млекопитающие как компонент экосистем (на примере растительноядных млекопитающих в полупустыне). М.: Наука, 1984. 286 с.
- Акаев Б. А. Рельеф. Физическая география Дагестана. М.: Школа, 1996. С. 112–150.
- Воронов А. Г. Геоботаника. 2-е изд. М.: Выш. шк., 1973. 383 с.
- Дмитриев И. А., Розенфельд С. Б., Абатуров Б. Д. Особенности использования степных пастбищ Восточной Монголии дикими и домашними крупными растительноядными млекопитающими // Аридные экосистемы. 2009. Т. 15, № 4 (40). С. 52–68.
- Магомедов М.-Р. Д., Магомедов М. Ш. Сравнительная оценка интенсивности питания лесной сони (*Dryomys nitedula*, *Dryomys*, Rodentia) и желтогорлой мыши (*Apodemus flavipectus*, Murinae, Rodentia) в связи с особенностями их сезонной активности // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 6. С. 748–753.
- Неронов В., Чабовский А. В., Александров Д. Ю., Ка-саткин В. Пространственное распределение грызунов в условиях антропогенной динамики растительности на юге Калмыкии // Экология. 1997. № 5. С. 369–376.
- Пианка Э. Р. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Розенфельд С. Б. Атлас микрофотографий кутикулярной структуры эпидермиса кормовых растений позвоночных фитофагов тундровой и степной зоны Евразии. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2011. 32 с.
- Роговин К. А. Растительность как фактор разнообразия видов в сообществах пустынных грызунов // Изв. РАН. Сер. биологическая. 1996. № 6. С. 743–754.
- Хлебосолов Е. И. Лекции по теории эволюции. М.: УЦ Перспектива, 2004. 264 с.
- Шереметьев И. С., Розенфельд С. Б., Дмитриев И. А. и др. Распределение трофических ресурсов среди крупных травоядных Восточной Монголии в летний период // Сиб. экол. журн. 2014. № 5. С. 765–775 [Sheremet'ev I. S., Rosenfeld S. B., Dmitriev I. A. et al. Trophic resource partitioning among large herbivores of the Eastern Mongolia in the summer period // Contemporary Problems of Ecology. 2014. N 3. P. 765–775].
- Abramsky Z. Communities of gerbilline rodents in sand dunes of Israel. Patterns in the structure of mammalian communities /ed. by D. W. Morris, Z. Abramsky, B. J. Fox, M. R. Willig. Special Publication 28. The Museum, Texas Tech University, 1989. P. 205–217.
- Bouchon-Navaro Y. Partitioning of food and space resources by chaetodontid fishes on coral reefs // J. Experimental Marine Ecol. Biol. 1986. Vol. 103. P. 21–40.
- Bowers M. A., Thompson D. B., Brown J. H. Spatial organization of a desert rodent community: food addition and species removal // Oecologia. 1987. Vol. 72, N 4, Iss. 1. P. 77–82.
- Gladfelter W. B., Johnson W. S. Feeding niche separation in guild tropical fish (Holocentridae) // Ecology. 1983. N 64. P. 552–563.
- Lack D. Ecological Isolation in Birds. Oxford: Blackwell Scientific Publ., 1971. 192 p.
- Hulbert S. H. The measurement of niche overlap and relatives // Ecology. 1978. Vol. 59, N 1. P. 67–77.
- MacArthur R. H. The theory of the niche // Population Biology and Evolution / ed. R. C. Lewontin. Syracuse; New York: Syracuse University Press, 1968. P. 159–176.
- Patalas K. Diversity of the zooplankton communities in Canadian lakes as a function of climate // Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie. 1990. N 24. P. 360–368.
- Pianka E. R. The structure of lizard communities // Ann. Rev. Ecol. Systemat. 1973. N 4. P. 53–74.
- Robinson S. K., Holmes R. T. Foraging behavior of forest birds: the relationship among search tactics, diet and habitat structure // Ecology. 1982. Vol. 63. P. 1918–1931.
- Rogovin K. A., Shenbrot G. I. Geographical ecology of Mongolian desert rodent communities // J. Biogeogr. 1995. N 22. P. 1163–1180.

- Ronconi R. A., Burger A. E. Foraging space as a limited resource: inter- and intra-specific competition among sympatric pursuit-diving seabirds // *Canad. Journ. Zool.* 2011. Vol. 89 (4). P. 356–368.
- Ross S. T. Resource partitioning in fish assemblages: A review of field studies // *Copeia*. 1986. N 2. P. 352–388.
- Shenbrot G. I., Krasnov B. Temporal dynamics in spatial organization of rodent community in the Negev Highlands (Israel) // *J. Zool. London*. 2004. Vol. 263. P. 207–218.
- Shenbrot G. I., Rogovin K. A. Temporal variation in spatial organization of a rodent community in the south-western Kyzylkum Desert (Middle Asia) // *Ecography*. 1995. Vol. 18. P. 370–383.
- Schoener T. W. Resource partitioning in ecological communities // *Science*. 1974. Vol. 185. P. 27–39.
- Stevens E. J., Stevens S. J., Gates R. N., Eskridge K. M., Waller S. S. Procedure for fecal cuticle analysis of herbivore diets // *J. Range Manage.* 1987. N 40. P. 187–189.
- Williams R. J., Berlow E. L., Dunne J. A., Barabsi A.-L., Martinez N. D. Two degrees of separation in complex food webs // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. N 99. P. 12913–12916.

## Partitioning of Trophic Resource in Rodent Community on the Terek-Kuma Lowland of the Republic Dagestan

M. Sh. MAGOMEDOV<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> *Caspian Institute of Biological Resources, DSC RAS  
368025, Makhachkala, M. Gajieva str., 45*

<sup>2</sup> *Daghestan State University  
367001, Makhachkala, M. Gajieva str., 43a  
E-mail: mmsh78@mail.ru*

The quantitative and qualitative diet features of the rodent species in arid conditions on the Terek-Kuma Lowland were studied. Species composition, shares and diversity of foods in diets of rodent species were revealed. Diets of rodent species consisted of many plants species. *Meriones tamariscinus* diet consisted of 29 plant species, *M. meridianus* diet consisted of 40, *Cricetulus migratorius* diet consisted of 26, *Sylvaemus fulvipectus* diet consisted of 34 and *Mus musculus* diet consisted of 30 plant species. Dietary overlap between rodent pairs was from lower to middle.

**Key words:** rodent community, diet, diversity of foods, dietary overlap.