

УДК 574.474:581.524

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ТРОФИЧЕСКОГО РЕСУРСА У СОВМЕСТНО ОБИТАЮЩИХ ВИДОВ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ В УСЛОВИЯХ ВЫСОКОГОРНОЙ ЗОНЫ РЕСПУБЛИКИ ДАГЕСТАН

© 2023 г. М. Ш. Магомедов^{а, б}, М. М. Магомедова^б

^аПрикаспийский институт биологических ресурсов ДФИЦ РАН, Россия 368025 Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45

^бАНО ВО «Научно-клинический центр имени Башарова», Россия 368025 Махачкала

*e-mail: mmsh78@mail.ru

Поступила в редакцию 18.04.2022 г.

После доработки 27.03.2023 г.

Принята к публикации 31.03.2023 г.

Исследованы количественные и качественные характеристики питания некоторых совместно обитающих видов грызунов Высокогорной зоны Республики Дагестан. Рацион *S. uralensis* состоял из 23, *C. gud* — из 22, *M. arvalis* — из 27, *C. migratorius* — из 26 и *D. nitedula* — из 19 видов растений. Наиболее разнообразный рацион питания выявлен у обыкновенной полевки и серого хомячка. Весной в рационах грызунов доминировали осоки, летом рационы состояли преимущественно из злаков, а осенние — преимущественно из видов групп разнотравья и бобовых. У всех, кроме лесной сони, выявлена сопряженность рационов питания со структурой травянистой растительности. Максимальные значения степени сходства рационов грызунов выявлены в парах видов лесная мышь — гудаурская полевка, гудаурская полевка — серый хомячок, обыкновенная полевка — серый хомячок. В итоге достаточный уровень кормовой обеспеченности, широкая палитра микростаций и внутривидовые механизмы адаптаций позволяют совместно обитать рассмотренным видам грызунов в районе исследования.

Ключевые слова: рацион питания, трофическая ниша, сосуществование, сообщество

DOI: 10.31857/S0367059723040066, **EDN:** RQFVMF

Проблема освоения и распределения трофического ресурса в пространстве и времени по-прежнему актуальна при изучении экологии сообществ. Раскрытие механизмов утилизации растительных ресурсов между совместно обитающими, экологически и таксономически близкими видами проливает свет на вопросы устойчивости и раскрывает закономерности функционирования многовидовых сообществ.

К настоящему времени выявлены основные типы количественных изменений в популяциях, определены главные факторы, влияющие на динамику структуры сообществ. Среди множества факторов, формирующих структуру сообществ животных, на первом месте стоят кормовые ресурсы [1–4]. Им отводится ведущая роль в формировании приспособительных регулирующих механизмов. Адаптивный характер регуляторных процессов определяется комплексом механизмов, направленных на поддержание оптимальной плотности населения в соответствии с постоянно меняющимися условиями и ресурсами среды [1, 5–7].

Распределение ресурсов в многовидовых сообществах принято изучать, взяв за основу концепцию экологической ниши, согласно которой виды в сообществах не могут бесконечно долго сосуществовать, если их требования к среде значительно совпадают. Следовательно, имеется механизм, позволяющий видам расходиться по ключевым факторам или ресурсам среды, — ими по праву являются корма, расхождение по качественному или количественному составу рациона питания, различия в потреблении в пространстве и времени и т.д.

Горные территории из-за ландшафтной мозаичности являются хорошей площадкой для изучения специфики сосуществования экологически близких видов и в целом путей формирования структуры сообществ. Наличие растительных, почвенных и микроклиматических отличий должно способствовать формированию механизмов, позволяющих обитать в общем пространстве большому количеству видов одного трофического звена.

Цель настоящей работы — оценить количественное и качественное распределение растительных кормов между видами сообщества мы-

шевидных грызунов Высокогорной физико-географической зоны Республики Дагестан. Для этого определили состав и доли поедаемых видов растений, выявили разнообразие поедаемых кормов, произвели расчет степени схожести рационов у видов грызунов, формирующих модельное сообщество.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в Высокогорной зоне Республики Дагестан, на территориях Горного ботанического сада РАН (41°03′–41°48′ с.ш., 46°13′–46°47′ в.д.) и Федерального заказника “Тляринский” (41°03′–41°48′ с.ш., 46°13′–46°47′ в.д.). Полевой материал собирали весной (май), летом (июль) и осенью (октябрь) 2017–2020 гг., модельные участки расположены в диапазоне высот 1600–2200 м над ур.м. Рельеф территории сильно расчлененный, крутизна склонов в диапазоне от 20° до 75°.

Климат во всей горной части Дагестана резко континентальный с холодной зимой и прохладным летом. Средняя зимняя температура –7°С, средняя температура лета +16°С. Осадки распределяются неравномерно в зависимости от географического положения и степени расчлененности территории [8].

Исследования проводили в лесном и субальпийском поясах Высокогорной зоны. Леса располагаются преимущественно на склонах северной и восточной экспозиций; представлены сосна Коха (*Pinus kochiana* Klotzsch), березы повислая (*Betula pendula* Roth), Литвинова (*B. litwinowii* Dolich.) и Раддэ (*B. raddeana* Trautv.), граб обыкновенный (*Carpinus betulus* L.), дуб восточный (*Quercus macranthe* Fisch. & C.A. Mey. ex Hohen.). Из кустарников встречаются можжевельник полушаровидный (*Juniperus hemisphaerica* J. et C. Presl.), шиповник Камелина (*Rosa kamelinii* Hussejinov), рододендрон кавказский (*Rhododendron caucasicum* Pall.), кизильник черноплодный (*Cotoneaster melanocarpus* Fisch., A. Blytt), смородина Биберштейна (*Ribes biebersteinii* Berl., ex DC.), черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus* L.). На южных склонах преобладают горные степи со злаково-разнотравной растительностью [9]. Весной растительные ассоциации представлены эфемерами и эфемероидами. В конце весны и летом злаки и разнотравье занимают доминирующее положение, осенью злаковые значительно снижают свое присутствие в фитоценозе, поэтому индекс видового разнообразия травянистой растительности был максимальным летом и осенью и минимален весной. Из травянистой растительности на опытных участках было определено 97 видов, наиболее типичные из которых осока печальная (*Carex tristis* Bieb.), вейник кавказский (*Calamagrostis caucasica* Trin.), ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.), пырей ползучий

(*Elymus repens* Gould.), пролеска сибирская (*Scilla siberica* Haw.), полевица Лазистанская (*Agrostis lazica* Bal.), манжетка Кавказская (*Alchimilla caucasica* Bus.), буквица крупноцветковая (*Betonica grandiflora* K. Koch), подмаренник душистый (*Galium odoratum* L.), вероника альпийская (*Veronica alpina* L.) и др.

Индекс проективного покрытия на открытых участках $69.3 \pm 3.7\%$ ($n = 24$), в лесном пологе – $8.7 \pm 0.02\%$. Уровень травянистой биомассы в мае составил 6.1 ± 0.03 ц сухой массы на 1 га ($n = 43$), в июле – 3.74 ± 0.05 ц ($n = 35$) и в сентябре – 3.35 ± 0.02 ц ($n = 34$). Плотность древесной растительности 261 ± 19 инд./0.125 га, плотность кустарников – 687 ± 72 инд./0.125 га ($n = 8$).

В состав модельного сообщества вошли следующие виды мышевидных грызунов: малая лесная мышь (*Sylvaeus uralensis* Pallas, 1811), обыкновенная полевка (*Microtus arvalis* Pallas, 1778), гудавская полевка (*Chionomys gud* Satunin, 1909), лесная соня (*Dryomys nitedula* Pallas, 1779), серый хомячок (*Cricetulus migratorius* Pallas, 1773). Животных отлавливали методом ловушко-линии. Для этого использовали давилки с плашками. Каждую учетную ночь выставляли 70–100 давилок-плашек. Места закладок давилок охватывали типичные станции в районе исследования. Расстояние между давилками составляло 5–7 м, в качестве приманки использовали смоченные в растительном масле семена подсолнуха. Все значения уловов переводили на 100 ловушко-ночей. Отловы вели две ночи. За период исследования было отработано 2400 ловушко-ночей и отловлено 207 животных, в том числе малая лесная мышь ($n = 68$), обыкновенная полевка ($n = 46$), гудавская полевка ($n = 43$), лесная соня ($n = 28$), серый хомячок ($n = 22$). Показатели обилия грызунов в период исследования: малая лесная мышь – 2.8 ± 0.18 ос/100 ловушко-ночей, обыкновенная полевка – 1.92 ± 0.05 , гудавская полевка – 1.79 ± 0.15 , серый хомячок – 0.92 ± 0.08 , лесная соня – 1.17 ± 0.11 .

Флористическое описание проводили стандартными методами полевой геоботаники [10]. Закладывали пробные площадки ($S = 50 \text{ м}^2$, $n = 8$), на которых определяли уровень фитомассы ($\text{г}/0.25 \text{ м}^2$) и проективное покрытие (%) травянистой растительности. Учет надземной фитомассы проводили методом укусов на участках площадью 0.25 м^2 с разбором укусов по видам с последующей сушкой и взвешиванием. Проективное покрытие травянистой растительности определяли с помощью сеточки Раменского. Параллельно с геоботаническими работами в тех же местах и в то же время проводили сборы экскрементов животных для дальнейшего анализа.

Рацион питания видов грызунов оценивали микрогистологическим кутикулярно-копрологическим методом [4]. Суть метода состоит в том,

что устойчивая к воздействию кислот и ферментов кутикулярная пленка эпидермиса растений выделяется в том же количестве, в каком была потреблена, причем форма и выросты эпителиальных клеток на кутикуле сохраняются. Видовой состав потребленных растений определяли путем сравнения отпечатанного на кутикуле орнамента эпидермальных клеток с заранее приготовленными эталонными образцами видов растений, произрастающих в местах проведения работы. Эталонные образцы были выполнены из разных частей растений (листья, стебли, семена и т.д.), слайды которых были внесены в компьютерную базу данных. В базу вошли 118 видов растений, произрастающих в районе исследования.

Выделение кутикулярной структуры из потребленных растений осуществляли путем мацерации. Содержимое желудков размачивали, диспергировали и помещали в тигель с азотной кислотой, затем нагревали до 40–50°C в вытяжном шкафу, в ходе чего вся органика, кроме кутикулы, сгорала. Оставшийся материал промывали, затем каплю взвеси помещали на предметное стекло. Под микроскопом в каждом образце исследовали не менее 50 полей зрения при увеличении объектива $\times 40$. В каждом поле зрения определяли и подсчитывали число кутикулярных фрагментов растений. Анализ прекращали после того, как в последующих полях зрения новые виды растений переставали появляться. Обычно в каждом образце определяли до 100 фрагментов растений. Всего было рассмотрено 1940 экз. фрагментов растений. Соотношение видов растений в рационе оценивали по доле фрагментов кутикулы каждого вида растения в непереваренных остатках. Материалом для анализа служило содержимое желудков животных. Селективность питания оценивали путем сопоставления долей видов растений в содержимом желудков и на участках, закладываемых в кормовых местообитаниях [4].

Корма животного происхождения не подвергали микрогистологическому кутикулярно-копрологическому анализу, их визуально отделяли от растительной части содержимого желудков.

Для количественной оценки разнообразия кормов в рационах видов грызунов модельного сообщества был использован индекс разнообразия Симпсона:

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

где p_i — доля ресурса i в общем спектре используемого видом ресурса. Для того чтобы можно было сравнивать рационы питания разных видов грызунов, значение D стандартизировали, выразив его в масштабе от 0 до 1.0. Стандартизацию проводили предложенным Харлбертом способом [11];

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

где D — значение разнообразия рациона питания, D_{max} — максимальное число определенных видов кормов в рационе.

Для расчета степени сходства рационов питания у видов модельного сообщества грызунов был использован индекс [12]

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

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 — высоким и от 0.75 и выше — очень высокими.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В рационах видов модельного сообщества грызунов было определено 54 вида растений. Рацион *S. uralensis* состоял из 23, *C. gud* — из 22, *M. arvalis* — из 27, *C. migtorius* — из 26 и *D. nitedula* — из 19 видов растений. Наиболее разнообразным рационом характеризовались обыкновенная полевка и серый хомячок (табл. 1). Для всех рассматриваемых видов грызунов выявлена закономерность сезонного превалирования в рационах видов определенных групп растений. Так, весной виды грызунов потребляли эфемеры и злаки, летом в рационе доминировали злаки и разнотравье, а осенью разнотравье, что совпадает с естественной сменой фаз фенологического цикла основных групп травянистых растений. Разнообразие кормов в рационах питания видов грызунов максимальным было летом, затем осенью, а минимальные значения наблюдали весной (см. табл. 1). Доля кормовых видов растений в рационах всех видов, кроме лесной сони, достоверно коррелировала с их долей в фитоценозах ($p \leq 0.05$).

Доминирование осоки в рационах питания рассматриваемых видов грызунов весной объясняется ее доминирующим положением в фитоценозе (59.2%). Определить видовую принадлежность видов семейства злаковых весной не удалось из-за отсутствия фаз колошения и цветения, поэтому все злаковые виды были объединены в общую группу в табл. 1, объем которой в рационах грызунов составлял не более 7%. Летом рацион состоял преимущественно из злаков, чья доля в фитоценозе составляла 68%. Осенью большая часть злаковых (до 90%) закончили естественный фенологический цикл и отмечались лишь злаки с зелеными основаниями стеблей. В этот период года содержание клетчатки у злаковых достигает максимальных величин [25]. Даже если учесть только метаболически активные части злаковых растений, они все равно доминируют по массе ($61.8 \pm 3.1\%$) в рассматриваемых фитоценозах. При этом в рационах каждого вида грызунов суммарная доля всех видов злаковых составляла чуть больше 11%. Осенний рацион состоял из видов

Таблица 1. Состав и доля поедаемых кормов у видов модельного сообщества мышевидных грызунов в районе исследования

Виды грызунов	Вид растения					
	Весна	%	Лето	%	Осень	%
<i>S. uralensis</i>	<i>Festuca pratensis</i>	33.7	<i>Phleum pratense</i>	15.3	<i>Geranium sylvaticum</i>	22.4
	<i>Carex tristis</i>	17.5	<i>Elytrigia repens</i>	13.4	<i>Alchemilla caucasica</i>	17.1
	<i>Poa bulbosa</i>	11.3	<i>Calamagrostis caucasica</i>	12.5	<i>Trifolium pratense</i>	13.6
	<i>Veronica alpina</i>	7.4	<i>Festuca pratensis</i>	10.7	<i>Andraea spp.*</i>	11.3
	<i>Scilla siberica</i>	5.9	<i>Astragalus biebersteinii</i>	9.3	<i>Thymus serpyllum</i>	8.2
	<i>Gallium spp.*</i>	3.7	<i>Trifolium pratense</i>	7.6	<i>Gallium spp.</i>	7.4
	<i>Trifolium pratense</i>	3.2	<i>Gallium spp.</i>	5.7	<i>Spiraea hypericifolia</i>	6.7
	<i>Alchemilla caucasica</i>	2.4	<i>Seseli libanotis</i>	5.8	<i>Sedum oppositifolium</i>	4.4
	<i>Vicia cracca</i>	1.7	<i>Vicia cracca</i>	4.6	<i>Calamagrostis caucasica</i>	3.4
	<i>Inula orientalis</i>	1.7	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	3.7	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	1.6
	<i>Gramineae spp.*</i>	6.4	<i>Alchemilla caucasica</i>	2.5	Неопределенные	3.7
	Неопределенные	4.9	<i>Ranunculus caucasicus</i>	1.2		
			Неопределенные	7.3		
	$D/D_{\text{stand}} = 5.68/0.47$ ($n = 23$)		$D/D_{\text{stand}} = 7.35/0.56$ ($n = 26$)		$D/D_{\text{stand}} = 7.57/0.69$ ($n = 19$)	
<i>C. gud</i>	<i>Festuca pratensis</i>	29.7	<i>Festuca pratensis</i>	19.5	<i>Alchemilla caucasica</i>	22.1
	<i>Poa bulbosa</i>	24.4	<i>Alchemilla caucasica</i>	16.9	<i>Andraea spp.</i>	16.1
	<i>Gallium spp.</i>	18.7	<i>Elytrigia repens</i>	14.5	<i>Betonica grandiflora</i>	13.2
	<i>Veronica alpina</i>	14.1	<i>Calamagrostis caucasica</i>	10.7	<i>Lathyrus cyaneus</i>	10.6
	<i>Alchemilla caucasica</i>	9.4	<i>Agrostis lazica</i>	9.8	<i>Trifolium pratense</i>	9.4
	<i>Cerastium multiflorum</i>	8.5	<i>Gallium spp.</i>	9.2	<i>Spiraea hypericifolia</i>	7.7
	<i>Gramineae spp.</i>	7.6	<i>Betonica grandiflora</i>	8.2	<i>Calamagrostis caucasica</i>	4.6
	<i>Ornithogalum balansae</i>	4.4	<i>Ranunculus caucasicus</i>	4.1	<i>Thymus serpyllum</i>	4.1
	<i>Trifolium pratense</i>	4.3	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	3.4	<i>Vaccinium myrtillus</i>	2.6
	<i>Scilla siberica</i>	3.7	<i>Thymus serpyllum</i>	2.2	<i>Gallium spp.</i>	2.4
	Неопределенные	2.8	<i>Pastinaca armena</i>	1.4	<i>Elytrigia repens</i>	3.5
					Неопределенные	3.7
	$D/D_{\text{stand}} = 4.34/0.39$ ($n = 12$)		$D/D_{\text{stand}} = 7.85/0.71$ ($n = 14$)		$D/D_{\text{stand}} = 7.95/0.66$ ($n = 17$)	
<i>M. arvalis</i>	<i>Poa bulbosa</i>	15.2	<i>Calamagrostis caucasica</i>	16.5	<i>Andraea spp.</i>	18.5
	<i>Festuca pratensis</i>	13.3	<i>Betonica grandiflora</i>	13.7	<i>Geranium sylvaticum</i>	15.3
	<i>Gallium spp.*</i>	12.1	<i>Briza media</i>	11.0	<i>Betonica grandiflora</i>	14.1
	<i>Convolvulus arvensis</i>	10.5	<i>Phleum pratense</i>	10.1	<i>Trifolium pratense</i>	12.7
	<i>Ranunculus caucasicus</i>	9.5	<i>Dactylis glomerata</i>	9.6	<i>Alchemilla caucasica</i>	9.8
	<i>Primula algida</i>	8.5	<i>Elytrigia repens</i>	9.1	<i>Thymus serpyllum</i>	8.3
	<i>Vicia cracca</i>	7.7	<i>Gallium spp.</i>	8.3	<i>Hordeum violaceum</i>	6.5
	<i>Astrantia biebersteinii</i>	6.6	<i>Trifolium pratense</i>	5.8	<i>Sedum oppositifolium</i>	5.2
	<i>Ornithogalum balansae</i>	4.6	<i>Linum nervosum</i>	4.4	<i>Dactylis glomerata</i>	2.7
	<i>Potentilla multifida</i>	2.7	<i>Achillea millefolium</i>	2.5	<i>Calamagrostis caucasica</i>	1.3
	<i>Trifolium pratense</i>	1.1	<i>Thymus serpyllum</i>	2.3	Неопределенные	5.5
	<i>Gramineae spp.*</i>	6.7	<i>Vicia cracca</i>	2.1		
	Неопределенные	1.5	<i>Salvia beckeri</i>	1.8		
			<i>Bupleurum longiradiatum</i>	1.2		
			Неопределенные	1.6		
	$D/D_{\text{stand}} = 9.93/0.76$ ($n = 12$)		$D/D_{\text{stand}} = 9.97/0.66$ ($n = 18$)		$D/D_{\text{stand}} = 7.96/0.72$ ($n = 16$)	

Таблица 1. Окончание

Виды грызунов	Вид растения					
	Весна	%	Лето	%	Осень	%
<i>D. nitedula</i>	<i>Quercus petraea</i>	31.5	<i>Rosa</i> spp.*	21	<i>Rosa</i> spp.	20.1
	<i>Poa bulbosa</i>	18.6	<i>Spiraea hypericifolia</i>	17	<i>Quercus petraea</i>	17.2
	<i>Rubus saxatilis</i>	11.9	<i>Phleum pratense</i>	14.3	<i>Lathyrus cyaneus</i>	15.1
	<i>Trifolium pratense</i>	9.2	<i>Quercus petraea</i>	13.2	<i>Geranium sylvaticum</i>	9.5
	<i>Betula raddeana</i>	7.5	<i>Dactylis glomerata</i>	11.2	<i>Betula raddeana</i>	9.1
	<i>Vicia cracca</i>	4.3	<i>Astragalus biebersteinii</i>	5.7	<i>Vicia cracca</i>	8.6
	<i>Gallium</i> spp.	4.1	<i>Trifolium pratense</i>	4	<i>Briza media</i>	7.4
	<i>Inula orientalis</i>	3.5	<i>Rubus idaeus</i>	3.4	<i>Rubus idaeus</i>	4.5
	<i>Gramineae</i>	2.2	<i>Vicia cracca</i>	2.2	<i>Betonica grandiflora</i>	2.4
	<i>Achillea ptarmicifolia</i>	2.0	<i>Gallium</i> spp.	1.7	Неопределенные	6.1
	Неопределенные	5.2	<i>Achillea ptarmicifolia</i>	3.8		
			Неопределенные	2.4		
	$D/D_{\text{stand}} = 4.85/0.44$ ($n = 9$)		$D/D_{\text{stand}} = 7.56/0.63$ ($n = 8$)		$D/D_{\text{stand}} = 7.73/0.77$ ($n = 11$)	
<i>C. migratorius</i>	<i>Gallium</i> spp.	21.5	<i>Polygonum aviculare</i>	19.3	<i>Betonica grandiflora</i>	19.6
	<i>Festuca pratensis</i>	19.1	<i>Hordeum violaceum</i>	15.6	<i>Lathyrus cyaneus</i>	14.7
	<i>Poa bulbosa</i>	16.3	<i>Elytrigia repens</i>	13.5	<i>Alchemilla caucasica</i>	12.4
	<i>Anthriscus sylvestris</i>	9.5	<i>Ranunculus caucasicus</i>	11.4	<i>Trifolium pratense</i>	10.6
	<i>Vicia cracca</i>	8.2	<i>Trifolium pratense</i>	9.8	<i>Andreea</i> *	10.3
	<i>Trifolium pratense</i>	8.1	<i>Briza media</i>	7.5	<i>Thymus serpyllum</i>	8.4
	<i>Primula algida</i>	4.0	<i>Gallium</i> spp.	7.1	<i>Leontodon caucasicus</i>	7.9
	<i>Potentilla multifida</i>	2.2	<i>Agrostis capillaris</i>	6.4	<i>Sedum oppositifolium</i>	7.5
	<i>Ornithogalum balansae</i>	1.6	<i>Symphytum asperum</i>	5.3	<i>Elytrigia repens</i>	2.7
	<i>Gramineae</i> spp.	5.7	<i>Rumex alpinus</i>	2.3	Неопределенные	5.8
	Неопределенные	3.7	<i>Potentilla multifida</i>	1.8		
			<i>Achillea ptarmicifolia</i>	1.4		
			Неопределенные	5.1		
	$D/D_{\text{stand}} = 7.22/0.66$ ($n = 6$)		$D/D_{\text{stand}} = 8.09/0.62$ ($n = 8$)		$D/D_{\text{stand}} = 8.31/0.83$ ($n = 8$)	

Примечание. D_{stand} – стандартизированная величина индекса разнообразия кормов, n – число желудков; * – виды родов подмаренник, злаковые, шиповник и мхи объединены из-за невозможности определения видовой принадлежности.

групп разнотравье и бобовые (более 90%) (см. табл. 1).

Отдельно рассчитывали число и процент эксклюзивно потребляемых видов кормовых растений. Суммарная доля этих видов в рационах малой лесной мыши составила 4.3%, гудаурской полевки – 13.6%, обыкновенной полевки – 18.5%, серого хомячка – 15.4% и лесной сони – 21%. Видно, что специализация на определенном виде растения в рационах питания грызунов выражена слабо.

Соотношение однодольных и двудольных видов растений в рационах питания рассматриваемых видов грызунов показало превышение первой группы видов растений над второй. Лишь у лесной сони в рационе питания преобладали двудольные виды растений. Среди однодольных ви-

дов доля злаковых превышала долю остальных семейств растений в рационах грызунов.

На основе полученных данных о рационах питания видов грызунов рассчитали степень их сходства посезонно (табл. 2–4). Максимальные значения сходства рационов питания выявлены в парах следующих видов: лесная мышь – гудаурская полевка, гудаурская полевка – серый хомячок, обыкновенная полевка – серый хомячок. Средние значения степени перекрытия рационов питания у всех видов грызунов составили весной, летом и осенью 0.59, 0.24, 0.46 соответственно. Рационы лесной сони и гудаурской полевки не сравнивали, так как эти виды микростацально не пересекаются. Весной, когда значения фитомассы и видового разнообразия минимальны,

Таблица 2. Сходство весенних рационов питания у видов рассматриваемого сообщества мышевидных грызунов в районе исследования

Вид*	<i>S. u.</i>	<i>C. g.</i>	<i>M. a.</i>	<i>C. m.</i>	<i>D. n.</i>
<i>S. uralensis</i>	—	0.77	0.55	0.64	0.17
<i>C. gud</i>		—	0.69	0.82	—
<i>M. arvalis</i>			—	0.75	0.28
<i>C. migratorius</i>				—	0.32
<i>D. nitedula</i>					—

* Здесь и в табл. 3, 4 *C. gud* и *D. nitedula* не рассматриваются в анализе, так как не пересекаются микростацально.

Таблица 3. Сходство летних рационов питания у видов рассматриваемого сообщества мышевидных грызунов в районе исследования

Вид	<i>S. u.</i>	<i>C. g.</i>	<i>M. a.</i>	<i>C. m.</i>	<i>D. n.</i>
<i>S. uralensis</i>	—	0.5	0.47	0.14	0.29
<i>C. gud</i>		—	0.39	0.37	—
<i>M. arvalis</i>			—	0.3	0.25
<i>C. migratorius</i>				—	0.05
<i>D. nitedula</i>					—

Таблица 4. Сходство осенних рационов питания у видов рассматриваемого сообщества мышевидных грызунов в районе исследования

Вид	<i>S. u.</i>	<i>C. g.</i>	<i>M. a.</i>	<i>C. m.</i>	<i>D. n.</i>
<i>S. uralensis</i>	—	0.63	0.64	0.46	0.16
<i>C. gud</i>		—	0.68	0.83	—
<i>M. arvalis</i>			—	0.64	0.17
<i>C. migratorius</i>				—	0.21
<i>D. nitedula</i>					—

величина степени сходства рационов питания у видов грызунов была высокой ($p < 0.05$), летом — низкой ($p < 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Использование микростатистического кутикулярно-копрологического метода позволило выявить видовой состав и долю потребляемых кормов у видов модельного сообщества грызунов Высокогорной зоны Республики Дагестан. Рационы питания рассмотренных видов грызунов характеризовались достаточно широким составом потребляемых видов растений (от 19 до 27), животные показали высокую лабильность кормового поведения, переходя с одного кормового растения или группы растений на другое, что говорит о типичной полифагии. Доля эксклюзивно потреб-

ляемых видов кормовых растений в рационах рассматриваемых грызунов, кроме лесной сони, не превышала 19%.

У всех грызунов, за исключением лесной сони, выявлена сопряженность рационов питания со структурой травянистой растительности. Лесная соня отличается по образу жизни от остальных видов грызунов. Во-первых, она ведет древесно-наземный образ жизни, что выражается в присутствии древесно-кустарниковых видов растений в рационе вида, и, во-вторых, потребляет больше кормов животного происхождения. Отсюда и минимальные значения сходства рационов питания между лесной соней и остальными видами грызунов. Степень сходства рационов питания у видов сообщества мышевидных грызунов характеризовалась в широком диапазоне: у 12 пар видов (данные по трем сезонам) обнаружена высокая и очень высокая степени.

На основании полученных результатов мы попытались выяснить, как виды с высокой степенью перекрывания трофической ниши могут сосуществовать в общем пространстве? В ряде работ [12–17] показана возможность сосуществования совместно обитающих видов, характеризующихся высокой степенью перекрывания рационов питания в условиях достаточной обеспеченности кормами. В дополнение структурная ниша вида наряду с трофическим компонентом включает пространственно-временной компонент, что существенно упрощает механизм сосуществования видов в общем пространстве.

Обсуждая возможность сосуществования видов, наиболее важно учитывать уровень обеспеченности кормами, а не степень сходства рационов питания. Потребности организма в кормах должны соответствовать возможностям их получения в окружающей среде. Достижение этого условия зависит от обилия кормовых ресурсов, возможности организма их добыть и эффективно использовать [18]. Для сосуществования видов важен нижний порог обеспеченности кормами. В весенне-летне-осенний период уровень наземной массы травянистой растительности в районе исследования соответствовал среднесезонной величине, а в условиях достаточной и разнообразной кормовой базы высокие показатели сходства рационов питания не могут быть причиной усиления межвидовых отношений между рассматриваемыми видами грызунов.

Считается, что природа трофических отношений растительноядных животных с их естественными кормами носит напряженный характер [19, 20]. Интенсивность трофического воздействия млекопитающих на растительность в зависимости от природных ландшафтов различна. В пустынных территориях изъятие грызунами первичной продукции по разным данным составляет

от 1 до 10.7% [1, 21, 23]. В луговых степях фитофаги потребляют не более 6% от продукции надземной фитомассы [24]. В лесных экосистемах величина трофического изъятия фитомассы растительноядными животными составляет единицы процентов первичной продукции [1], а, к примеру, в открытых горных ландшафтах Восточного Кавказа изъятие только дагестанским туром и овцами составляет $53.2 \pm 7.18\%$ [25].

Современная структура сообществ сформирована в результате эволюционно обусловленных перестроек в прошлом [23]. Текущий набор видов в рамках определенного пространства объясняется подходящими для совместно обитающих видов условиями обитания [24]. Мозаичность этих условий, отражающаяся на распределении видов грызунов по микростациям, достаточный уровень кормовой обеспеченности и внутривидовые механизмы адаптаций дают возможность сосуществовать изученным видам грызунов в районе исследования.

Таким образом, применение микрогистологического кутикулярно-копрологического метода на примере модельного сообщества мышевидных грызунов в различных биоценозах Высокогорной зоны Республики Дагестан позволяет выявить видовой состав и долю поедаемых растительных кормов, а также степень сходства рационов питания совместно обитающих видов.

Работа профинансирована из средств Прикаспийского института биологических ресурсов ДФИЦ РАН. Автор выражает благодарность к.б.н., в.н.с. Р.А. Муртазалиеву за помощь при определении растительного материала.

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов и подтверждает, что в работе с животными соблюдались применимые этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абатуров Б.Д. Млекопитающие как компонент экосистем (на примере растительноядных млекопитающих в полупустыне). М.: Наука, 1984. 286 с.
2. Шереметьев И.С., Розенфельд С.Б., Дмитриев И.А. и др. Распределение трофических ресурсов среди крупных травоядных восточной Монголии в летний период // Сибирский экологич. журн. 2014. № 5. С. 765–775.
3. Магомедов М.-Р.Д. Зависимость питания и состояния популяций тушканчиков от динамики кормовых ресурсов // Журн. общей биол. 1989. Т. 50. Вып. 6. С. 824–834.
4. Магомедов М.Ш. Анализ питания мышевидных грызунов в предгорной зоне Республики Дагестан (микрогистологический кутикулярно-копрологический метод) // Зоол. журн. 2017. Т. 96. Вып. 5. С. 581–588.
5. Шварц С.С. Эволюция и биосфера // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. С. 213–228.
6. Башенина Н.В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 356 с.
7. Wynne-Edwards V.C. Animal dispersion in relation to social behavior. Edinburgh: Oliver & Boyd, 1962. 653 p.
8. Акаев Б.А. Рельеф // Физическая география Дагестана. Махачкала: Школа, 1996. С. 112–150.
9. Лепехина А.А. Растительность // Физическая география Дагестана. Махачкала: Школа, 1996. С. 267–314.
10. Воронов А.Г. Геоботаника. 2-е изд. М.: Высшая школа, 1973. 383 с.
11. Hurlbert S.H. The Measurement of niche overlap and some relatives // Ecology. 1978. V. 59. № 1. P. 67–77.
12. Pianka E.R. The structure of lizard communities // Annual Review of Ecology and Systematics. 1973. № 4. P. 53–74.
13. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
14. Букварева Е.Н., Алешенко Г.М. Разделение ниш — условие или следствие наблюдаемого видового разнообразия? Оптимизация разнообразия как дополнительный механизм формирования структуры экологических сообществ // Успехи соврем. биол. 2012. Т. 132. № 4. С. 337–353.
15. Северцов А.С. Соотношение фундаментальной и реализованной экологических ниш // Журн. общей биол. 2012. Т. 73. № 5. С. 323–333.
16. Hubbell S.P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence // Functional Ecology. 2005. V. 19. № 1. P. 166–172.
17. Clark J.S. Beyond neutral science // Trends Ecology and Evolution. 2009. V. 24. P. 8–15.
18. Ларионов К.О. Питание и обеспеченность сайгаков *Saiga tatarica* кормом в зависимости от особенностей растительности на пастбищах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, 2008. 27 с.
19. 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. Вып. 6. С. 748–753.
20. Абатуров Б.Д., Джапова Р.Р. Кормовая обеспеченность и состояние сайгаков *Saiga tatarica* на степных пастбищах с разным соотношением злаков и разнотравья // Изв. РАН. Серия биологич. 2015. № 2. С. 207–214.
21. Chew R.M., Chew A.E. Energy relationships of the mammals of a desert shrub (*Larrea tridentata*) community // Ecological Monographs. 1970. № 40. P. 1–21.
22. Soholt L.T. Consumption of primary production by a population of kangaroo rats (*Dipodomys merriami*) in the Mojave Desert // Ecological Monographs. 1973. № 43. P. 357–376.
23. Perrin M.R., Boyer D.C. The effect of rodents on plant recruitment and production in the dune fields of the Namib Desert // Tropical Zoology. 1994. V. 7. № 2. P. 4299–308.
24. Злотин Р.И., Ходашова К.С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М.: Наука, 1974. 200 с.
25. Магомедов М.-Р.Д., Яровенко Ю.А. Интенсивность питания и переваримость кормов у дагестанского тура (*Capra cylindricornis* Blyth) в неволе // Зоол. журн. 1997. Т. 76. Вып. 2. С. 243–251.
26. Connell J.H. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past // Oikos. 1980. № 35. P. 131–138.
27. Lack D. Ecological Isolation in Birds. Oxford: Blackwell Scientific Publ., 1971. 192 p.