

УДК 599.323-152(470.67)

ОСОБЕННОСТИ СТАЦИАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ В ПРЕДГОРНОЙ ЗОНЕ РЕСПУБЛИКИ ДАГЕСТАН

© 2019 г. М. Ш. Магомедов^{a, b, *}

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

^bДагестанский государственный университет, ул. М. Гаджиева, 43а, Махачкала, 367001 Россия

*e-mail: mmsh78@mail.ru

Поступила в редакцию 11.01.2018 г.

После доработки 17.12.2018 г.

Принята к публикации 29.01.2019 г.

Проанализированы особенности пространственного распределения 4 видов мышевидных грызунов (*Sylvaeus fulvipectus*, *Cricetulus migratorius*, *Microtus socialis*, *Dryomys nitedula*) в лесных ассоциациях Предгорной зоны Республики Дагестан. Выбраны 16 параметров среды, из которых 10 значимо дискриминировали межвидовые различия. Показано распределение видов грызунов относительно учтенных в описаниях характеристик среды, выявлены видовые предпочтения и требования к среде у каждого вида. Так, желтобрюхая мышь и серый хомячок встречались во всех станциях, тогда как лесная соня и общественная полевка были более избирательны в выборе станций. Как следствие показатели ширины пространственных ниш у желтобрюхой мыши и серого хомячка были больше, чем у лесной сони и общественной полевки. Результаты попарного сравнения пространственных ниш рассматриваемых видов грызунов выявили низкие значения их перекрытия.

Ключевые слова: пространственное распределение, сообщество грызунов, параметры среды

DOI: 10.1134/S036705971905007X

Считается, что пространственная структурированность сообщества определяет наиболее эффективное использование ресурсов среды (пищевых, защитных), обеспечивает максимальную реализацию биотического потенциала популяций видов. Обилие и особенности пространственного размещения видов свидетельствуют о степени благополучия их существования в природной среде [1–4]. Устойчивое пребывание экологически схожих видов на определенной территории возможно благодаря комплексу адаптаций к данным условиям среды, что позволяет этим видам относительно легко переживать неблагоприятные воздействия среды или межвидовую конкуренцию.

В этой связи горные леса могут являться хорошей площадкой для изучения особенностей территориального распределения экологически близких видов и в целом путей формирования структуры данных сообществ. Наличие растительных, почвенных и микроклиматических различий способствует формированию разнообразных станций и микростанций, которые могут быть заняты экологически близкими видами, что в конечном итоге и позволяет максимально плотно “упаковать” виды.

Основная идея, объясняющая механизмы формирования структуры сообществ – концепция экологической ниши. В концепции Дж. Хатчинсона [5] теоретически обоснован поиск методов изучения и отображена реальная экологическая ниша [6]. Традиционно структуру сообществ рассматривали путем сопоставления обобщенных характеристик экологических ниш, используя различные индексы (Симпсона, Шеннона, Пианки и др.) [7, 8]. Недостатком данного подхода считается возможность потери информации о путях разделения ресурсов, субъективность в выборе осей нишевого гиперпространства; использование индексов не позволяет выявить ключевые факторы либо отсесть второстепенные [9]. Позже широкое распространение получили методы многомерной статистики [9–12], которые позволили использовать в качестве осей экологической ниши весь комплекс условий и ресурсов среды. Данный подход не противоречит представлению о многомерной экологической нише, предложенному Хатчинсоном [5]. Наиболее широкое признание получили анализ главных компонент, дисперсионный и дискриминантный анализы, с помощью которых можно выявить ключевые факторы, определяющие структуру сообщества, провести

редукцию числа средовых параметров при описании пространственных ниш [9, 10, 12–15].

В результате качество местообитания может выступать ключевой характеристикой, благодаря которой виды по-разному представлены в биоценозах. Более того, есть мнение, что пространственное распределение мелких млекопитающих может определяться средовыми и популяционными факторами локального проявления [16]. В качестве примера отметим работы, в которых показана особенность микросредового распределения мелких млекопитающих, дана оценка различным факторам [2, 6, 10–18].

Цель настоящей работы – оценка стационарного распределения совместно обитающих видов мышевидных грызунов и анализ факторов, определяющих положение видов в общем пространстве в лесных ассоциациях Предгорной зоны Республики Дагестан.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Горная часть Дагестана характеризуется гетерогенной структурой рельефа – даже близко расположенные участки различных склонов существенно различаются по микроклиматическим характеристикам, растительной структуре, продукции и т.д. Широкий спектр условий обитания должен определять и различия в стратегии адаптаций симпатрических видов.

Климат в районе исследования умеренно теплый, средняя температура воздуха зимой $+1.5^{\circ}\text{C}$, летом $+17^{\circ}\text{C}$. В ландшафтном отношении изучаемый район – это предгорья (начало переходной зоны между равнинной и горной частями Республики Дагестан). Количество осадков около 350 мм в год. Атмосферные осадки распределяются неравномерно в зависимости от экспозиции склонов, высоты хребтов, близости к Каспийскому морю. Почвенный покров представлен каштановыми карбонатными, коричневыми и бурыми лесными почвами [19].

Растительность в районе исследования включает в себя степные и лесостепные формации. Среди степной растительности главными формациями являются разнотравно-полынно-злаковые и заросли ксерофитных кустарников: держи-дерево (*Paliurus spina-christi*), крушина Палласа (*Rhamnus pallasii*) и др. В травостое преобладают ковыль волосатик (*Stipa capillata*), тимофеевка степная (*Phleum phleoides*), полынь таврическая (*Artemisia taurica*) и др. Лесостепной пояс формируется за счет сосново-дубовых, дубовых и можжевеловых редколесий: дуб пушистый (*Quercus pubescens*) и скальный (*Q. petraea*), сосна Коха (*Pinus kochiana*), граб кавказский (*Carpinus betulus*), можжевельник продолговатый (*Juniperus oblonga*). Травяной покров разреженный, преимущественно

но это ксерофитные виды: ячмень заячий (*Hordeum leporinum*), костер мягкий (*Bromus mollis*), мятлик луковичный (*Poa bulbosa*), дубровник белый (*Teucrium polium*) [20].

Исследования проведены вдоль северного склона Нарат-Тюбинского хребта (площадь северного склона хребта около 50 км²), расположенного в 5 км от г. Махачкала Республики Дагестан ($42^{\circ}54'$ с.ш., $47^{\circ}27'$ в.д.). Материал собирали в типичных для района стациях (молодой лес, высокоствольные участки леса и опушка, открытые участки, каменистые осыпи, кустарниковые ассоциации). Основными критериями для выделения стаций были структура растительности (плотность и размеры древесно-кустарниковой растительности) и состояние почвы. Доля выделенных стаций составляла: молодой лес – 23%, высокоствольные участки леса – 34%, опушка леса – 9%, открытые участки – 13%, кустарниковые ассоциации – 16%, каменистые осыпи – 5%. В одних случаях рассматриваемые стации располагались по соседству, в других они не пересекались. Сборы проводили в мае, июле и сентябре 2013–2014 гг. Места проведения исследования располагались на высоте 200–450 м над ур. м.

Животных отлавливали методом ловушко-линий [21]. Для этого использовали давилки-плашки, которые устанавливали в линии (по 100 шт., расстояние между ловушками 10 м, экспозиция в течение 1 сут). Ежедневно линию переставляли на новое место (параллельно предыдущей). Расстояние между линиями составляло не меньше 50 м. В течение одного тура перестановку ловушек осуществляли в течение 3–4 сут. В качестве приманки использовали семена подсолнечника, смоченные в растительном масле. Все значения уловов переводили на 100 ловушко-ночей. Уровни численности оценивали по Г.А. Новикову [22]: низкая – меньше 10 особей на 100 ловушко-суток, средняя – от 0 до 10 особей и высокая – более 30 особей.

В качестве модельных объектов рассматривали желтобрюхую мышь (*Sylvaemus fulvipectus* Ognev, 1924), серого хомячка (*Cricetulus migratorius* Pallas, 1773), общественную полевку (*Microtus socialis* Pallas, 1773) и лесную соню (*Dryomys nitedula* Pallas, 1779). За период исследования было отработано 2400 ловушко-ночей и отловлено 283 особи, в том числе лесная соня – 54, желтобрюхая мышь – 144, общественная полевка – 59, серый хомячок – 26. Сбор материала проходил таким образом, чтобы учетные линии охватывали типичные стации.

Ключевым моментом в работе было соотнесение характеристик грызунов и среды в районе исследования. Чтобы оценить приуроченность рассматриваемых видов грызунов к выделенным стациям, а не целым биотопам, геоботаническое

описание и характеристику почвы проводили строго в точках поймок животных (в каждой точке от 2 до 4 замеров в радиусе до 2 м), используя стандартные методы полевой геоботаники [23]. Надземную фитомассу учитывали методом укосов на площадках размером 1 м² с разбором укосов по группам (злаки, разнотравье), проективное покрытие растительности – при помощи квадрата-сетки размером 1 м². Плотность почвы определяли цилиндром-буром на глубине до 0.1 м в то же время, что и остальные сборы, влажность почвы – термостатно-весовым методом как разницу между массой взятой из почвы пробы и массой пробы, высушенной в термостате.

Положение пространственных ниш рассмотренных видов грызунов в пространстве условий и ресурсов (учтенных в описаниях параметров) среды исследовали при помощи дискриминантного анализа. Для этого использовали характеристики среды только в местах поймок особей. В результате мы получили характеристику не всего пространства условий и ресурсов в районе исследования, а лишь занятую видами область этого пространства [9, 10].

Выбор параметров среды осуществляли на основе субъективных представлений об их влиянии на распределение рассматриваемых видов грызунов в районе исследования. При этом мы исходили из того, что ключевыми факторами, определяющими состояние популяции вида в среде, является наличие кормов и убежищ. Выделено 16 параметров ландшафтной приуроченности местообитаний рассматриваемых видов грызунов. В их число вошли: площадь покрытия поверхности почвы камнями (%) – ППППК, фитомасса злаков на открытых участках (кг/га) – ФЗО, фитомасса злаков в лесу (кг/га) – ФЗЛ, фитомасса разнотравий на открытых участках (кг/га) – ФРО, фитомасса разнотравий в лесу (кг/га) – ФРЛ, проективное покрытие злаков на открытых участках (%) – ППЗО, проективное покрытие злаков в лесу (%) – ППЗЛ, проективное покрытие разнотравий на открытых участках (%) – ППРО, проективное покрытие разнотравий в лесу (%) – ППРЛ, плотность древостоя (шт./га) – ПД, сомкнутость крон деревьев (%) – СКД, плотность кустарников (шт/га) – ПК, высота кустарников (м) – ВК, сомкнутость крон кустарников (%) – СКК, влажность почвы (%) – ВП и плотность почвы до 30 см глубины (г/см³) – ПП. Все выбранные показатели среды подчинялись закону нормального распределения.

Особенности стационального распределения видов грызунов (пространственная ниша) выражена в виде облака точек в пространстве дискриминантных функций, где каждая точка соответствует определенному описанию среды в местах поймок особей. Следовательно, центроид рас-

пределенных в пространстве дискриминантных функций точек считался как центр пространственной ниши каждого рассматриваемого вида грызуна, а ширина ниши представлена как среднее отклонение от точек регистрации видов до центроида данного вида [9, 13]. Распределения по параметрам среды не отличались от нормальных (по Колмогорову–Смирнову), и объем выборки по каждому виду составил: *D. nitedula* ($n = 24$), *S. fulvipectus* ($n = 29$), *C. migratorius* ($n = 25$), *M. socialis* ($n = 29$).

Величину перекрытия ниш рассчитывали как процент неправильно классифицированных точек в классификационных матрицах апостериорных вероятностей при попарных сравнениях видов сообщества грызунов. Значения перекрытия в диапазоне от 0 до 0.25 считали низкими, от 0.25 до 0.5 – средними, от 0.5 до 0.75 – высокими и от 0.75 и выше – очень высокими. Статистическая обработка данных выполнена в программе “StatSoft STATISTICA for Windows 10” с использованием дискриминантного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Данные о стациональном распределении и обилии рассматриваемых видов грызунов в районе исследования приведены в табл. 1. Особи желтобрюхой мыши и серого хомячка встречались во всех выделенных станциях, а лесная соня и общественная полевка обитали в древесно-кустарниковых зарослях и на открытых участках. Всплески численности характерны для желтобрюхой мыши. На момент проведения исследования ее обилие характеризовалось как низкое [22], а обилие остальных видов грызунов оставалось на уровне стабильно низкое (см. табл. 1).

Значимые характеристики среды для каждого вида грызунов были выделены при помощи дискриминантного анализа с последующим построением многомерной модели сообщества. Дискриминантная функция корректно классифицировала 76.8% случаев, что соответствует высоким качеству распознавания и эффективности дискриминантной функции. В ходе дискриминантного анализа из 16 параметров среды было выделено 10 значимо дискриминировавших виды, из них наибольший вклад в межвидовые различия внесли 4 переменные (проективное покрытие разнотравья на открытых участках, проективное покрытие злаков на открытых участках, плотность почвы, проективное покрытие злаков в лесу) (табл. 2).

Учитывая сезонную вариабельность ряда параметров среды, была посезонно оценена их роль для каждого вида грызунов отдельно, используя дискриминантный анализ. В табл. 3 показаны значения 8 характеристик травянистого покрова, ко-

Таблица 1. Особенности стационального распределения и показатели относительного обилия видов рассматриваемого сообщества мышевидных грызунов в районе исследования (особей /100 лов.- ночей)

Стации	<i>D. nitedula</i> (n = 54)	<i>S. fulvipectus</i> (n = 144)	<i>M. socialis</i> (n = 59)	<i>C. migratorius</i> (n = 26)
Высокоствольный лес	1 ± 0.1	6.7 ± 0.4	—	0.23 ± 0.02
Молодой лес	5.6 ± 0.32	8.4 ± 0.92	—	3.32 ± 0.18
Опушка леса	5.3 ± 0.37	8.0 ± 0.44	1.31 ± 0.07	1.43 ± 0.07
Кустарниковые заросли	6.7 ± 0.41	10.3 ± 0.52	—	2.95 ± 0.23
Открытые участки	—	10.8 ± 0.57	10.14 ± 0.62	2.17 ± 0.3
Каменистые выступы	—	6.2 ± 0.36	3.72 ± 0.23	0.37 ± 0.21
Средняя численность	4.7 ± 0.55	8.41 ± 1.36	5.24 ± 0.27	2.86 ± 0.57

Примечание. Прочерк – отсутствие вида в отловах, n – число отловленных особей.

Таблица 2. Результаты дискриминантного анализа для параметров среды (Лямбда Уилкса – 0.108, F (48.24) = 5.53, p < 0.000, df = 196)

Параметры	ДФ 1	ДФ 2	ДФ 3	Лямбда Уилкса	Частная лямбда Уилкса	Критерий Фишера	P
ПП, г/см ³	0.423	-0.092	-0.426	0.123	0.880	4.126	0.012
ВП, %	0.086	-0.146	-0.143	0.109	0.988	0.305	0.821
ППППК, %	-0.091	0.062	0.091	0.109	0.992	0.203	0.894
ФЗОУ, кг/га	-0.806	1.101	-3.106	0.122	0.888	3.349	0.023
ФЗЛ, кг/га	-0.106	-0.431	-0.691	0.110	0.977	0.603	0.615
ФРОУ, кг/га	-0.580	2.022	0.189	0.116	0.932	2.547	0.047
ФРЛ, кг/га	0.413	0.437	0.411	0.119	0.908	2.709	0.050
ППЗОУ, %	1.844	-2.122	2.748	0.131	0.828	5.589	0.001
ППЗЛ, %	0.421	1.475	-0.552	0.123	0.879	3.641	0.016
ППРОУ, %	-0.264	-2.281	-0.667	0.149	0.727	9.996	0.001
ППРЛ, %	0.332	-0.527	-0.285	0.111	0.976	0.637	0.593
ПД, ед./га	-0.290	-1.224	-0.332	0.113	0.951	1.366	0.258
СКД, %	0.238	-0.813	0.083	0.119	0.907	2.717	0.050
ПК, ед./га	-1.240	-0.165	1.047	0.115	0.934	1.873	0.141
ВК, м	-2.028	-2.792	-1.289	0.134	0.806	3.126	0.018
СКК, %	1.796	3.447	0.758	0.139	0.773	3.653	0.015
Собственные числа	2.49	1.25	0.17				
% объясненной дисперсии	63.7	32	4.3				

Примечание. ПП – плотность почвы, ВП – влажность почвы, ППППК – площадь покрытия поверхности почвы камнями, ФЗОУ – фитомасса злаков на открытых участках, ФЗЛ – фитомасса злаков в лесу, ФРОУ – фитомасса разнотравий на открытых участках, ФРЛ – фитомасса разнотравий в лесу, ППЗОУ – проективное покрытие злаков на открытых участках, ППЗЛ – проективное покрытие злаков в лесу, ППРОУ – проективное покрытие разнотравий на открытых участках, ППРЛ – проективное покрытие разнотравий в лесу, ПД – плотность древостоя, СКД – сомкнутость крон деревьев, ПК – плотность кустарников, ВК – высота кустарников и СКК – сомкнутость крон кустарников; выделенные полужирным шрифтом значения – статистически значимы, ДФ – стандартизованный коэффициент дискриминантной канонической функции.

торые достоверно отличались посезонно для каждого вида рассматриваемого сообщества грызунов.

На рис. 1 представлены данные о предпочтении рассматриваемыми видами грызунов значимых средовых переменных. Так, желтобрюхая мышь и серый хомячок встречались в более ши-

роком диапазоне значений средовых переменных, а лесная соня и общественная полевка – в более узком диапазоне. Трехмерная картина пространственных ниш исследованных видов грызунов в системе координат из трех максимально дифференцирующих виды переменных среды по-

Таблица 3. Анализ сезонной вариабельности ряда показателей среды для каждого вида рассматриваемого сообщества грызунов (по результатам дискриминантного анализа)

Параметры	Вид			
	<i>D. nitedula</i>	<i>S. fulvipectus</i>	<i>M. socialis</i>	<i>C. migratorius</i>
ФЗОУ, кг/га	–	$p < 0.001$	$p < 0.001$	
ФЗЛ, кг/га	$p < 0.05$		–	
ФРОУ, кг/га	–		$p < 0.001$	
ФРЛ, кг/га	$p > 0.05$		–	
ППЗОУ, %	–	$p < 0.05$	$p < 0.001$	$p < 0.05$
ППЗЛ, %	$p > 0.05$		–	
ППРОУ, %	–		$p < 0.001$	
ППРЛ, %	$p > 0.05$		–	

Примечание. ФЗОУ – фитомасса злаков на открытых участках, ФЗЛ – фитомасса злаков в лесу, ФРОУ – фитомасса разнотравий на открытых участках, ФРЛ – фитомасса разнотравий в лесу, ППЗОУ – проективное покрытие злаков на открытых участках, ППЗЛ – проективное покрытие злаков в лесу, ППРОУ – проективное покрытие разнотравий на открытых участках, ППРЛ – проективное покрытие разнотравий в лесу; прочерк – отсутствие вида в отловах.

казана на рис. 2: проекции желтобрюхой мыши и серого хомячка похожи по форме, а лесной сони и общественной полевки имеют специфичную форму.

На рис. 3 показано положение рассматриваемых видов грызунов в пространстве, оси которого образованы дискриминантными функциями. Характерно отсутствие обособленных группировок

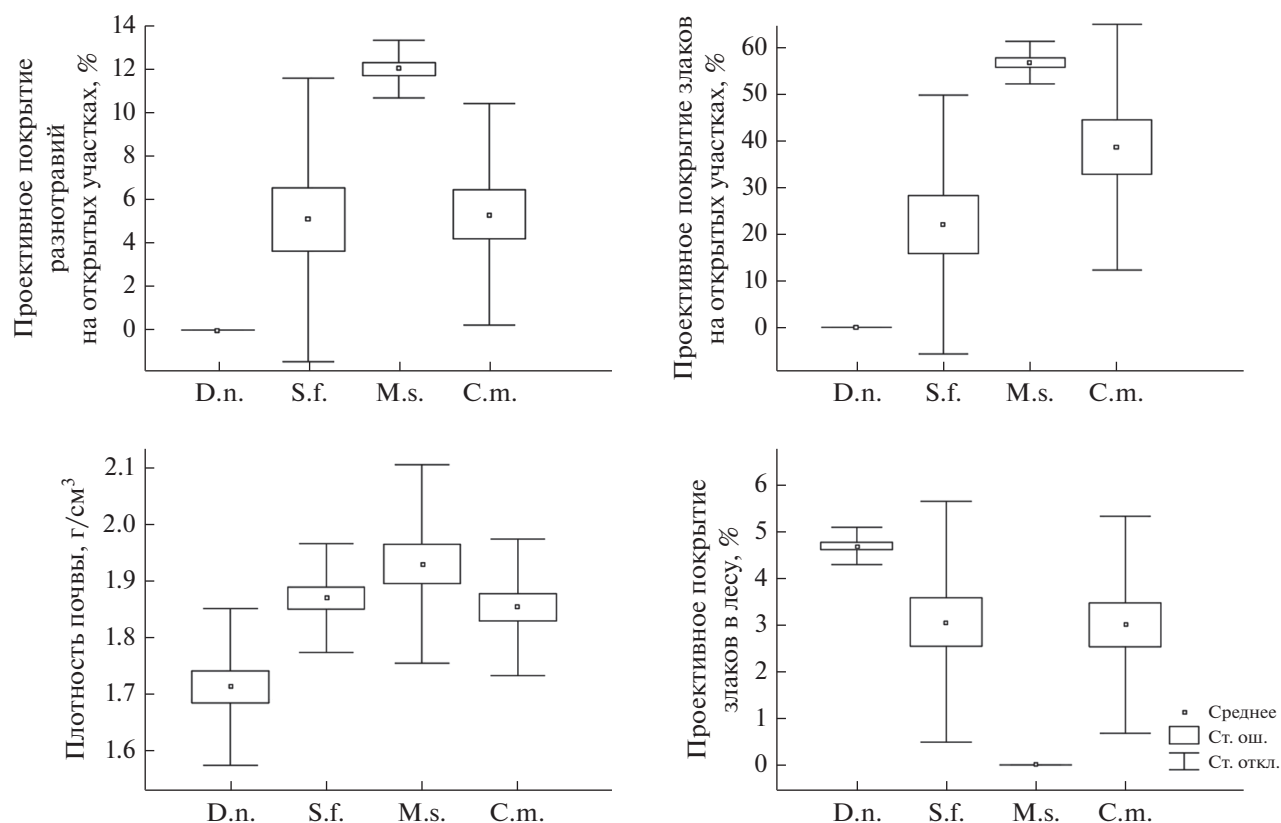


Рис. 1. Распределение предпочтений четырех видов грызунов на осях основных переменных, характеризующих среду обитания; среднее – средненарифметическое значение параметра среды, ст. ош. – стандартная ошибка, ст. откл. – стандартное отклонение.

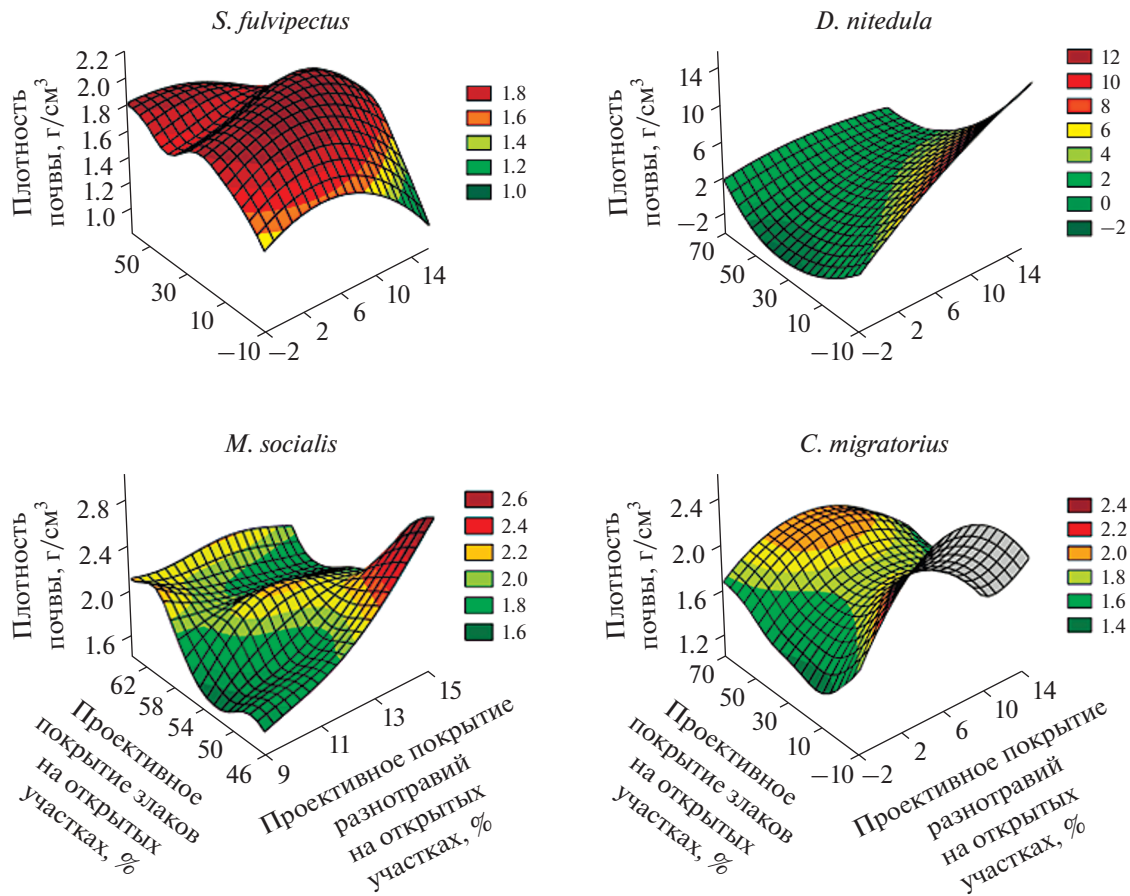


Рис. 2. Трехмерные проекции пространственных ниш видов в системе координат, оси которой образованы тремя основными разделяющими виды переменными – характеристиками среды обитания.

видов. Так, желтобрюхая мышь и серый хомячок имели относительно широкие ниши. Оба вида, встречаясь во всех стациях, с различной степенью перекрывались с остальными видами сообщества, в то время как распределение лесной соны и общественной полевки было более узко локализованным.

Используя количество неправильно классифицированных точек в классификационных матрицах апостериорных вероятностей, мы получили оценки перекрываний пространственных ниш видов по рассмотренным параметрам среды. Во всех парах видов грызунов значения перекрыва-

ния ниш оказались низкими, а пара лесная соны и общественная полевка вообще не перекрывались (табл. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе проведенной работы были описаны особенности пространственного распределения видов сообщества грызунов в мозаичных биотопах Предгорной зоны Республики Дагестан. Использование возможностей дискриминантного анализа позволило описать распределение рассмотренных видов грызунов относительно 16 па-

Таблица 4. Показатели пространственного перекрывания ниш у видов сообщества грызунов

Вид	<i>D. nitedula</i>	<i>S. fulvipectus</i>	<i>M. socialis</i>	<i>C. migratorius</i>
<i>D. nitedula</i>	—	0.133	0	0.092
<i>S. fulvipectus</i>		—	0.21	0.07
<i>M. socialis</i>			—	0.11
<i>C. migratorius</i>				—

раметров среды, выделив из них значимо влияющие на распределение и показав видовые предпочтения и требования к среде каждого вида. Полученные результаты свидетельствуют о том, что пространственное распределение видов грызунов во многом обусловлено особенностью растительного покрова. Такие параметры, как проективное покрытие травянистой растительности и фитомасса, играли существенную роль при выборе микроместообитаний.

Роль структуры растительности и состояния почвы в характере пространственного распределения грызунов отмечалась во многих работах [9, 11, 15, 24–26]. Так, Б. Красновым с соавт. [27] показано, что пространственная сегрегация 12 пустынных видов грызунов определялась тремя факторами среды: твердость почвы, рельеф и плотность растительности. Куда более значительна роль растительности в лесных биоценозах. В хвойномелколиственных комплексах северной Беларуси были выявлены резко отличающиеся ландшафты, которые формировали микроклимат в этих биотопах, что в свою очередь привело к существенным различиям в видовом богатстве и обилии мелких млекопитающих [28–30]. А. Кокбурн и В. Лидекер [31] показали, что гетерогенность среды обитания для *M. californicus* в значительной мере объясняется неоднородностью растительного покрова. В целой серии работ освоение пространства показано путем различных стратегий сбора корма и отчасти избегания хищников [10, 15, 30, 32]. Создание видом своей особой структуры размещения в рамках предоставляемых средой пространственных ресурсов является важным адаптивным механизмом, обеспечивающим эффективное использование ресурсов в структуре многовидовых сообществ, неоднородность которых определяется многообразием экологических потребностей различных видов [33].

Для желтобрюхой мыши и серого хомячка характерен эврибиотный тип распределения, а лесная соня и общественная полевка отличались более специализированным типом распределения. Широкая биотопическая и стациальная приуроченность желтобрюхой мыши и серого хомячка описана как на открытых участках [34–36], так и в лесных биотопах [34, 37]. Относительно желтобрюхой мыши есть мнение, что ее распространение на север ограничивают ландшафтно-климатические условия и конкуренция с малой лесной мышью (*Sylvaemus uralensis*) [34]. Лесная соня, несмотря на обширный ареал, имеет тесную приуроченность к вертикальной ярусности и предпочитает местообитания с высокой степенью сомкнутости крон, хорошо развитыми кустарниковой растительностью и молодым лесом [38–41]. Вертикальная структура является одним из основных путей разделения общего пространства среди древесных видов млекопитающих [42, 43]. Общественная полевка —

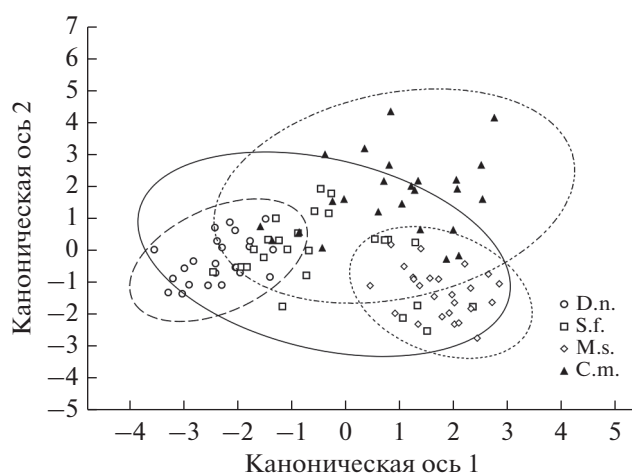


Рис. 3. Диаграмма рассеяния канонических значений видов рассматриваемого сообщества грызунов в пространстве дискриминантных функций.

вид открытых пространств, встречающийся в густых травянистых ассоциациях [44, 45]. В Дагестане и Калмыкии поселения общественной полевки приурочены к злаково-полынным степям [44, 46]. Нами отмечены полевки на участках со слаборазвитой кустарниковой растительностью. В последние десятилетия на территории Северо-Западного Прикаспия на фоне изменения климата, сокращения пастбищной нагрузки в 1990-е годы и замены коренной растительности полупустыни выявлен значительный рост общественной полевки, домовая мышь и серого хомячка — типичных представителей высокотравных сухих степей [45].

Отмеченные примеры демонстрируют ключевую роль флористических и микроклиматических условий в ходе пространственного распределения рассматриваемых видов грызунов. Обитая в пределах общего биотопа, виды могут занять видоспецифические станции или микростанции, что позволяет им сосуществовать. Это сформировало у ряда экологов мнение о главенствующей роли пространственной сегрегации в формировании структуры сообществ [3, 4, 11, 14, 16, 18, 30, 47]. На момент проведения исследований степень сегрегации пространственных ниш у видов данного сообщества грызунов показала крайне низкие значения, что может говорить о наличии достаточного резерва для заполнения рассматриваемой среды новыми видами грызунов. Также следует отметить, что проведенный ранее анализ рационов питания рассмотренных видов грызунов выявил [48] вариацию в диапазоне от низких до средних значений перекрытия трофических ниш.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 13-04-00022).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 2000. 512 с.
2. Лукьянова Л.Е., Бобрецов А.В. Локальное распределение численности симпатрических видов лесных полевков в микросредовых условиях дестабилизированных и стабильных местообитаний // Успехи современной биологии. 2008. Т. 128. № 5. С. 517–528.
3. Rosenzweig M.L. Habitat selection and population interactions: the search of mechanism // Amer. Nat. 1991. № 137. P. 5–28.
4. Scott D.M., Dunstone N. Environmental determinants of the composition of desert-living rodent communities in the northeast Badia region of Jordan // J. of Zoology. 2000. № 251. P. 481–494.
5. Hutchinson G.E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? // American Naturalist. 1959. V. XCIII. № 870. P. 145–159.
6. Пузаченко Ю.Г., Кузнецов Г.В. Экологическая дифференциация грызунов сезонно-влажных тропических лесов северного Вьетнама // Зоол. журн. 1998. Т. 77. № 1. С. 117–132.
7. Hurlbert S.H. The measurement of niche overlap and some relatives // Ecology. 1978. № 59. P. 67–77.
8. Krebs C.J. Ecological methodology. Menlo Park, CA. Addison-Wesley Educational Publishers, Inc. 2nd ed. 1999. 620 p.
9. Роговин К.А., Шенброт Г.И. Структурные аспекты организации сообществ наземных позвоночных на примере пустынных грызунов Монголии // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113. № 2. С. 198–222.
10. Shenbrot G.I., Krasnov B. Temporal dynamics in spatial organization of rodent community in the Negev Highlands (Israel) // J. of Zoology. 2004. № 263. P. 207–218.
11. Stevens R.D., Tello J.S. Micro- and macrohabitat associations in Mojave desert rodent communities // J. of Mammalogy. 2009. V. 90 № 2. P. 388–403.
12. Kubiak B.B., Galiano D., Ochotorena de Freitas T.R. Sharing the space: distribution, habitat segregation and delimitation of a new sympatric area of subterranean rodents // PLoS ONE. 2015. V. 10. № 4. P. 1–10.
13. Шенброт Г.И. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообщества наземных сообществ // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М.: ВИНТИ, 1987. Т. 14. С. 5–70.
14. Лукьянова Л.Е. Сопряженность симпатрических видов мелких млекопитающих в контрастных условиях среды // Экология. 2013. № 1. С. 65–72.
15. Kalcounis-Ruppell M.C., Millar J.S. Partitioning of space, food, and time by syntopic *Peromyscus boylii* and *P. californicus* // J. of Mammalogy. 2002. V. 83. № 2. P. 614–625.
16. Буяльская Г., Лукьянов О.А., Мешковская Д. Детерминанты локального пространственного распределения численности островной популяции рыжей полевки // Экология. 1995. № 1. С. 35–46.
17. Лукьянова Л.Е., Бобрецов А.В. Выбор рыжей полевкой (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) микро-местообитаний в стабильных и дестабилизированных условиях среды // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2014. № 4(28). С. 88–107.
18. Zhong W., Wang G., Zhou Q. et al. Spatial niche partitioning of coexisting small mammals in sand dunes // Italian J. of Zoology. 2016. V. 83. № 2. P. 248–254.
19. Акаев Б.А. Рельеф. Физическая география Дагестана. М.: Школа, 1996. С. 112–150.
20. Львов П.Л., Абачев К.Ю. Растительность Предгорного Дагестана. Физическая география Дагестана. Ростов-на-Дону: РДПИ, 1984. С. 101–121.
21. Кучерук В.В. Новое в методике количественного учета вредных грызунов и землероек в СССР // Вопросы организации и методы учета ресурсов фауны позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 159–183.
22. Новиков Г.А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. М.: Сов. наука, 1949. 502 с.
23. Воронов А.Г. Геоботаника. М.: Высшая школа, 1973. 2 изд. 383 с.
24. Shenbrot G.I., Rogovin K. A., Heske E.J. Comparison of niche-packing and community organization in Asia and North America // Aust. J. Zool. 1994. № 42. P. 479–499.
25. Kelt D.A., Brown J.H., Rogovin K., Shenbrot G. Patterns in the structure of Asian and North American desert small mammal communities // J. of Biogeography. 1999. № 26. P. 825–842.
26. Abu Baker M., Patterson B.D. Patterns in the local assembly of Egyptian rodent faunas: Co-occurrence and nestedness // J. of Arid Environments. 2011. № 75. P. 14–19.
27. Krasnov B., Shenbrot G., Khokhlova I., Ivanitskaya E. Spatial patterns of rodent communities in the Ramon erosion cirque, Negev Highlands, Israel // J. of Arid Environments. 1996. № 32. P. 319–327.
28. Виноградов В.В. Сравнительная характеристика сообществ мелких млекопитающих горных лесов юга Средней Сибири // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2010. № 3(11). С. 47–59.
29. Абрамов С.А., Виноградов В.В. Экологическая дифференциация мышевидных грызунов лесного пояса гор юга Средней Сибири // Поволжский экологич. журн. 2012. № 4. С. 363–375.
30. Борякова Е.Е., Лямина Н.С. Пространственная структура сообществ мелких млекопитающих и ее связь с фитоценозом // Вестник ОГУ. 2013. № 6. С. 138–142.
31. Cockburn A., Lidicker W.Z. Microhabitat heterogeneity and population ecology of a herbivorous rodent, *Microtus californicus* // Oecologia. 1983. V. 59. P. 167–177.
32. Роговин К.А. Динамика пространственной организации сообществ мелких млекопитающих (на примере грызунов Заалтайской Гоби Монголии) // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59. № 5. С. 477–497.
33. Проскурина Н.С. Еще один подход к сопряженному анализу хорологической структуры растительного покрова и населения мышевидных грызунов // Экология. 1986. № 6. С. 14–20.
34. Стахеев В.В., Богданов А.С. К характеристике желтобрюхой мыши (*Sylvaemus fulvipectus* Ognev) Северного Кавказа // Вестник Южного научного центра РАН. 2007. Т. 3. № 3. С. 101–104.

35. Кузнецов В.А., Савинецкая Л.Е., Чабовский А.В. Динамика пастбищных экосистем юга Калмыкии: влияние изменения климата и антропогенной нагрузки // Успехи современной биологии. 2011. Т. 131. № 5. С. 460–465.
36. Neronov V.M., Khlyar L.A., Warshavsky A.A. Diversity of the rodent communities in the Turan Desert region // Integrative Zoology. 2006. № 1. P. 153–161.
37. Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: ЗИН РАН, 1995. 522 с.
38. Айрапетьянц А.Э. Сони. Л.: ЛГУ, 1983. 187 с.
39. Россолимо О.Л., Потапова Е.Г., Павлинов И.Я. и др. Сони мировой фауны. М.: МГУ, 2001. 229 с.
40. Krystufek B., Vohralik V. Distribution of the Forest dormouse *Dryomys nitedula* (Pallas, 1779) (Rodentia, Myoxidae) in Europe // Mammalian Review. 1994. № 24. P. 161–177.
41. Magomedov M.Sh. Assessment of the habitat quality of the forest dormouse (*Dryomys nitedula*) in Daghestan, Russia: role of foods and vegetation structure // Folia Zool. 2015. V. 64. № 4. P. 356–360.
42. Emmons L.H. Ecology and resource partitioning among nine species of African rainforest squirrels // Ecological Monograph. 1980. V. 50. № 1. P. 31–54.
43. Sushma H.S., Singh M. Resource partitioning and interspecific interactions among sympatric rain forest arboreal mammals of the Western Ghats, India // Behavioral Ecology. 2006. № 3. P. 479–490.
44. Шилова С.А., Касаткин М.В. Сравнительный анализ популяционной структуры общественной полевки (*Microtus socialis* Pall., 1773, Cricetidae, Rodentia) в различных частях ареала // Экология. 2000. № 4. С. 287–294.
45. Букреева О.М., Лиджи-Гаряева Г.В. Массовая миграция и гибель общественных полевок (*Microtus socialis* Pallas, 1773) в Северо-Западном Прикаспии // Аридные экосистемы, 2018. Т. 24. № 2(75). С. 78–83.
46. Щипанов Н.А., Касаткин М.В. Общественная полевка (*Microtus socialis* Pall.) в измененном ландшафте южного Дагестана: популяционный аспект выживания // Зоол. журн. 1996. Т. 75. Вып. 9. С. 1412–1426.
47. Bouchon-Navaro Y. Partitioning of food and space resources by chaetodontid fishes on coral reefs // J. of Experimental Marine Ecology and Biology. 1986. № 103. P. 21–40.
48. Магомедов М.Ш. Анализ питания мышевидных грызунов в предгорной зоне Республики Дагестан (микростологический кутикулярно-копрологический метод) // Зоол. журн. 2017. Т. 96. № 5. С. 581–588.