

УДК 574.474:581.524

АНАЛИЗ ПИТАНИЯ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ В ПРЕДГОРНОЙ ЗОНЕ РЕСПУБЛИКИ ДАГЕСТАН (МИКРОГИСТОЛОГИЧЕСКИЙ КУТИКУЛЯРНО-КОПРОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД)

© 2017 г. М. Ш. Магомедов

Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН,
Махачкала 368025, Россия

Дагестанский государственный университет,
Махачкала 367001, Россия

e-mail: mmsh78@mail.ru

Поступила в редакцию 19.04.2016 г.

Исследованы количественные и качественные характеристики питания видов грызунов, которые совместно обитают в лесных ассоциациях Предгорной зоны Республики Дагестан. Посезонно выявлены видовой состав поедаемых кормов, их доля в рационах питания и степень сходства рационов питания у видов модельного сообщества грызунов. Разные виды грызунов потребляли кормовые объекты разных таксономических групп. Рацион *Sylvaemus fulvipectus* состоял из 22 видов растений, *Apodemus agrarius* из 18 видов, *Cricetulus migratorius* из 19 видов, *Microtus socialis* из 21 видов и *Dryomys nitidula* из 17 видов растений. Выявлены число и доля эксклюзивно потребляемых видов кормовых растений, суммарная доля которых не превышала 30% в рационе питания. Степень сходства рационов питания у разных видов грызунов изменялась в широком диапазоне. Для разных видов грызунов показана сопряженность степени сходства рационов питания со структурой окружающей травянистой растительности. Так, увеличение наземной фитомассы и доли злаковых растений в фитоценозе обуславливало достоверное увеличение степени сходства рационов.

Ключевые слова: разнообразие кормового рациона, степень сходства рациона питания, сообщество мышевидных грызунов

DOI: 10.7868/S0044513417050075

Корма являются важнейшим фактором, определяющим качество среды обитания, состояние и динамику численности как отдельных видов животных, так и межвидовых группировок в пространстве и во времени (Башенина, 1977; Межжерин, 1979; Магомедов, Магомедов, 2008). Потребности организма в кормах должны соответствовать возможностям их получения в окружающей среде. Достижение этого условия зависит от обилия этих ресурсов в среде обитания, а также от возможности организма их добыть и эффективно использовать, т.е. от стратегии питания животных (Ларионов, 2008).

Многим растительноядным млекопитающим свойственна избирательность питания, т.к. состав потребляемых растений не соответствует их естественному соотношению в фитоценозе (Абатуров, 1984). Вместе с тем очень часто основа рациона определяется не привлекательностью растений, а их обилием и доступностью в окружающей среде. В этом случае при обилии и высокой доступности даже малопривлекательные корма могут преобладать в рационе. В итоге состав пи-

щи у животных может определяться двумя факторами: избирательностью и обилием кормов в окружающей среде (Абатуров, 1984).

Долгое время анализ рациона питания растительноядных животных в природе изучался преимущественно визуально либо приходилось забивать животное. В случае с мелкими растительноядными животными даже анализ содержимого желудков позволял выявить лишь распределение в естественных условиях типов кормов, но никак не видовой состав потребляемых кормов. Так, описание рациона питания лесной соны ограничивается общими сводками о кормовых объектах (Айрапетьянц, 1983; Россолимо и др., 2001). Благодаря неинвазивному кутикулярно-копрологическому методу появилась возможность изучить качественный и количественный состав кормов, потребляемых растительноядными животными.

На сегодняшний день проведено множество работ, раскрывающих особенности питания отдельных видов растительноядных животных (Магомедов, Ахтаев, 1990; Магомедов, Магомедов, 2008; Абатуров, Джапова, 2015). Остается менее

изученным вопрос о том, каким образом происходит освоение и распределение трофического ресурса между экологически близкими, совместно обитающими видами. Раскрытие этих процессов проливает свет на вопросы сосуществования, размера и устойчивости многовидовых сообществ (Марочкина, 2004; Шереметьев и др., 2014; Wei et al., 2012).

В данной работе представлена оценка количественного и качественного распределения растительных кормов между видами сообщества мышевидных грызунов, которые обитают в лесных ассоциациях Предгорной зоны Республики Дагестан. Для этого были определены состав и доли поедаемых видов растений, выявлено разнообразие поедаемых кормов, произведен расчет степени схожести рационов у разных видов модельного сообщества мышевидных грызунов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проведены вдоль северного склона Нарат-Тюбинского хребта, расположенного в 5 километрах от г. Махачкала Республики Дагестан (42°54'48.32" с.ш., 47°27'11.24" в.д.). Сбор материала проводили в типичных для района исследования микростациях (лес, опушка леса, каменистые осыпи, кустарниковые ассоциации, открытые участки) в мае, июле и сентябре 2013–2014 гг.

Климат в районе исследования умеренно теплый, средняя температура зимы +1.5°C, лета +17°C. В ландшафтном отношении район исследования – это предгорья (начало переходной зоны между равнинной и горной частями Дагестана). Высота 200–350 м над ур. м. Почвы преимущественно каштановые (Акаев и др., 1996).

Модельным объектом послужило сообщество мышевидных грызунов: желтобрюхая мышь (*Sylviaemus fulvipectus* Ognev 1924), полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pallas 1771), серый хомячок (*Cricetulus migratorius* Pallas 1773), общественная полевка (*Microtus socialis* Pallas 1773) и лесная соня (*Dryomys nitedula* Pallas 1779). Показатели обилия следующие: желтобрюхая мышь 8.41 ± 1.36 ос./100 лов. ночей, полевая мышь 5.08 ± 0.32 , серый хомячок 2.86 ± 0.57 , общественная полевка 5.24 ± 0.27 и лесная соня 4.6 ± 0.55 .

Геоботаническое описание проводили стандартными методами (Воронов, 1973). Площадь геоботанического описания составила не менее 100 м². Учет надземной фитомассы проводили методом укусов на площадках размером 1 м² с разбором укусов по видам и последующей сушкой при 90°C. Учет проективного покрытия растительности проводили при помощи квадрата-сетки размером 1 м². Параллельно с геоботанически-

ми работами в тех же местах и в то же время отлавливали животных для сбора содержимого желудков.

Оценка рациона питания видов грызунов проводилась микрогистологическим кутикулярно-копрологическим методом (Ларионов и др., 2010; Розенфельд, 2011; Owen, 1975; Stevens et al., 1987). 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 подготовленными 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.

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, после чего 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 2150 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 площадках, закладываемых в кормовых местообитаниях (Ларионов и др., 2010; Розенфельд, 2011).

Корма животного происхождения не подвергались микрогистологическому кутикулярно-копрологическому анализу. Перед анализом растительных кормов из содержимого желудков визуально выделяли компоненты животного происхождения, которые по характерным признакам (конечности, усики, сегменты) определяли до видового статуса, затем рассчитывали долю животных кормов в общем объеме желудка. А долю видов животного происхождения рассчитывали от общей доли всех животных кормов. Таким же образом рассчитывали доли растительных ви-

дов кормов, тем самым соотнося два различных подхода определения представленности растительных и животных кормов в рационах разных видов грызунов.

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 иметь возможность сравнивать рационы питания разных видов грызунов между собой, значение D стандартизировали, выразив его в масштабе от 0 до 1.0. Стандартизацию проводили предложенным Харлбертом способом (Hurlbert, 1978);

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

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 Пиянки (Pianka, 1973).

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

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.

Древесная растительность в районе исследования сформирована дубовыми ассоциациями, представленными дубом скальным и дубом пушистым (до 80%) с примесями сосны, граба. Среди кустарников отмечены: боярышник, шиповник, можжевельник, кизил, терн. Плотность древесной растительности 247 ± 25 (инд./0.125 га), плотность кустарников 701 ± 68 (инд./0.125 га), древесная продукция (желуди) 2.02 ± 0.05 (кг/м²).

Из травянистой растительности на опытных участках было определено 72 вида. Ранней весной растительные ассоциации представлены эфемерами и эфемероидами (*Allium Turkestanicum*, *Lepidium perfoliatum*, *Viola arvensis*, *Erodium cicutarium*, *Poa bulbosa* и *Ornithogalum kochii* и др.). Уже к концу весны и летом они сменяются злаками и разнотравьем (*Hordeum leporinum*, *Bromus mollis*, *Dactylis glomerata*, *Phleum phleoides*, *Agropyron desertorum*, *Festuca ovina*, *Carthamus tinctorius*, *Artemisia taurica* и др.). Индекс проективного покрытия на открытых участках $63.4 \pm 4.2\%$ ($n = 26$), в лесном пологе $7.8 \pm 0.03\%$. Уровень травянистой биомассы по сезонам составил: в мае 6.6 ± 0.55 ц сухой массы на 1 га ($n = 48$), в июле 3.41 ± 0.55 ($n = 37$) и в сентябре 3.2 ± 0.21 ц сухой массы на 1 га ($n = 33$). На момент проведения исследований уровень

травянистой биомассы соответствовал средне-многолетней величине ($t = 1.03$, $p > 0.05$, $n = 126$).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В рационах видов модельного сообщества грызунов было определено 68 видов растений. Так, рацион *S. fulvipectus* состоял из 22 видов, *A. agrarius* из 18 видов, *C. migratorius* из 19 видов, *M. socialis* из 21 видов и *D. nitedula* из 17 видов растений (табл. 1). Отдельно рассчитывали число и процент эксклюзивно потребляемых видов кормовых растений. Максимальное число эксклюзивно потребляемых видов растений было обнаружено весной у обоих видов мышей (по 5 видов) и летом также у обоих видов мышей и лесной сони (по 4 вида). Суммарная доля этих видов растений в весеннем рационе желтобрюхой мыши составила 29.3%, полевой мыши 25.3, а в летнем рационе желтобрюхой мыши 14.1%, полевой мыши 32.3 и лесной сони 16.3%. Анализ рационов питания изученных видов грызунов не выявил специализации на определенном виде растений. При этом виды однодольных растений (преимущественно, злаковые) преобладали над видами двудольных. Лишь в рационе лесной сони преобладали двудольные растения.

Между долей кормовых видов растений в рационах разных видов грызунов и их долей в наземных ассоциациях имеются недостоверные различия ($p > 0.05$). Значения разнообразия кормовых рационов у изученных видов грызунов характеризовались в широком диапазоне (табл. 1). Выявлена сезонная динамика рационов. У всех видов (кроме лесной сони) прослеживается снижение разнообразия кормовых объектов летом и увеличение разнообразия осенью. Для лесной сони показан рост индекса разнообразия кормов в рационе летом и снижение осенью (табл. 1).

На основе полученных данных по рационам питания у разных видов грызунов нами была рассчитана степень их сходства посезонно. Значения степени сходства рационов питания в парах видов грызунов модельного сообщества изменялись от низких до крайне высоких (табл. 2, 3, 4). Максимальные значения сходства получены летом. При росте фитомассы и доли в фитоценозе злаковых растений значения степени сходства рационов питания у разных видов грызунов увеличивались ($p < 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Применение микрогистологического кутикулярно-копрологического метода позволило на видовом уровне выявить состав и долю потребляемых кормов у видов модельного сообщества грызунов. Исследованные виды грызунов имели широкий состав потребляемых видов растений,

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

Вид грызуна, показатель	Вид растения						
	Весна		Лето		Осень		
		%		%		%	
<i>S. fulvipectus</i>	<i>Poa bulbosa</i>	22.1	<i>Bromus mollis</i>	24.2	<i>Quercus petraea</i> (семена)	29.3	
	<i>Crocus adamii</i>	11.4	<i>Hordeum leporinum</i>	18.5	<i>Poa bulbosa</i>	14.7	
	<i>Trifolium striatum</i>	12.0	<i>Medicago sativa</i>	12.7	<i>Trifolium striatum</i>	10.5	
	<i>Hordeum leporinum</i>	11.2	<i>Poa bulbosa</i>	10.1	<i>Agropyron desertorum</i>	10.3	
	<i>Fragaria vesca</i>	10.2	<i>Trifolium striatum</i>	9.7	<i>Hordeum leporinum</i>	9.7	
	<i>Convolvulus arvensis</i>	10.3	<i>Hypericum perforatum</i>	4.4	<i>Bromus mollis</i>	7.5	
	<i>Allium rotundum</i>	8.0	<i>Convolvulus arvensis</i>	4.1	<i>Crataegus pseudoheterophylla</i> (семена)	6.3	
	<i>Ornithogalum kochii</i>	3.6	<i>Rosa afzeliana</i>	3.6	<i>Vicia cracca</i>	4.1	
	<i>Glycyrrhiza glabra</i>	2.8	<i>Glycyrrhiza glabra</i>	3.5	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	3.8	
	<i>Euphorbia iberica</i>	2.8	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	3.0	<i>Quercus petraea</i> (листья)	2.0	
	<i>Hypericum perforatum</i>	2.4	<i>Euphorbia iberica</i>	2.4	Неопределенные виды	1.8	
	<i>Melandrium album</i>	2.3	<i>Corydalis marschalliana</i>	2.1			
	Неопределенные виды	0.9	Неопределенные виды	1.7			
		D/D_{stand} 7.37/0.61 (n = 21)		D/D_{stand} 7.31/0.56 (n = 20)		D/D_{stand} 6.58/0.598 (n = 12)	
	<i>A. agrarius</i>	<i>Poa bulbosa</i>	16.0	<i>Festuca ovina</i>	26.6	<i>Hordeum leporinum</i>	24.7
		<i>Panicum capillare</i>	14.7	<i>Bromus mollis</i>	20.9	<i>Stipa capillata</i>	21.0
		<i>Stipa capillata</i>	12.9	<i>Hordeum leporinum</i>	11.3	<i>Bromus mollis</i>	18.3
		<i>Hordeum leporinum</i>	11.5	<i>Lathyrus sylvestris</i>	6.5	<i>Lathyrus sylvestris</i>	9.3
		<i>Bromus mollis</i>	9.3	<i>Poa bulbosa</i>	5.3	<i>Poa bulbosa</i>	8.5
<i>Festuca ovina</i>		6.8	<i>Stipa capillata</i>	9.3	<i>Medicago sativa</i>	5.5	
<i>Trifolium striatum</i>		5.9	<i>Panicum capillare</i>	4.1	<i>Panicum capillare</i>	5.4	
<i>Taraxacum officinale</i>		4.2	<i>Stellaria media</i>	3.9	<i>Cerastium ruderalis</i>	2.8	
<i>Medicago sativa</i>		4.3	<i>Trifolium striatum</i>	3.3	<i>Plantago media</i>	1.4	
<i>Origanum vulgare</i>		5.2	<i>Medicago sativa</i>	2.8	<i>Quercus petraea</i> (семена)	0.7	
<i>Anthriscus silvestris</i>		3.6	<i>Plantago media</i>	2.7	Неопределенные виды	2.3	
<i>Geranium sylvaticum</i>		1.8	<i>Rumex confertus</i>	1.1			
<i>Allium rotundum</i>		1.6	<i>Anthriscus silvestris</i>	0.5			
Неопределенные виды		2.2	Неопределенные виды	1.7			
		D/D_{stand} 9.75/0.697 (n = 13)		D/D_{stand} 6.7/0.479 (n = 9)		D/D_{stand} 6.17/0.561 (n = 10)	
<i>M. socialis</i>		<i>Glycyrrhiza glabra</i>	14.7	<i>Bromus mollis</i>	24.1	<i>Festuca ovina</i>	19.6
		<i>Trifolium striatum</i>	14.0	<i>Hordeum leporinum</i>	15.3	<i>Agropyron desertorum</i>	16.9
		<i>Poa bulbosa</i>	14.0	<i>Agropyron desertorum</i>	12.8	<i>Elytrigia repens</i>	13.1
		<i>Allium rotundum</i>	13.1	<i>Elytrigia repens</i>	8.0	<i>Hordeum leporinum</i>	11.8
	<i>Linum grandiflorum</i>	9.2	<i>Phleum phleoides</i>	7.8	<i>Bromus mollis</i>	9.5	
	<i>Bromus mollis</i>	8.2	<i>Trifolium striatum</i>	4.7	<i>Poa bulbosa</i>	8.7	
	<i>Hordeum leporinum</i>	7.1	<i>Linum grandiflorum</i>	4.6	<i>Trifolium striatum</i>	5.9	
	<i>Stellaria media</i>	6.3	<i>Sisymbrium loeselii</i>	4.6	<i>Linum grandiflorum</i>	4.5	
	<i>Elytrigia repens</i>	5.8	<i>Filipendula hexapetala</i>	4.5	<i>Linaria vulgaris</i>	3.6	
	<i>Viola arvensis</i>	1.7	<i>Stellaria media</i>	4.4	<i>Crataegus pseudoheterophylla</i> (семена)	2.8	
	<i>Tulipa biebersteiniana</i>	1.4	<i>Poa bulbosa</i>	3.8	<i>Quercus petraea</i> (семена)	1.2	
	Неопределенные виды	2.1	<i>Lathyrus sylvestris</i>	3.1	Неопределенные виды	2.4	
			Неопределенные виды	2.5			
		D/D_{stand} 9.39/0.783 (n = 11)		D/D_{stand} 8.08/0.621 (n = 13)		D/D_{stand} 8.13/0.677 (n = 9)	

Таблица 1. Окончание

Вид грызуна, показатель	Вид растения					
	Весна		Лето		Осень	
<i>D. nitedula</i>	<i>Dendrobae naschmidti</i>	29.7	<i>Tettigoniidae</i>	11.3	<i>Podonta daghestanica</i>	6.3
	<i>Lyristes plebejus</i>	9.1	<i>Crataegus pseudohetero-</i>		<i>Quercus petraea</i> (семена)	26.9
	<i>Bromus mollis</i>	12.7	<i>phylla</i> (семена)	21.9	<i>Crataegus pseudoheterophylla</i>	17.2
	<i>Poa bulbosa</i>	12.1	<i>Hordeum leporinum</i>	15.7	(семена)	14.8
	<i>Quercus petraea</i> (листья)	11.4	<i>Bromus mollis</i>	12.3	<i>Rosa afzeliana</i> (семена)	9.1
	<i>Taraxacum officinale</i>	5.6	<i>Mespilus germanica</i>	10.7	<i>Mespilus germanica</i>	9.1
	<i>Tulipa biebersteiniana</i>	5.1	<i>Rosa afzeliana</i> (семена)	10.6	<i>Stipa capillata</i>	7.3
	<i>Andrea eapetrophila</i>	4.6	<i>Cornus mas</i>	5.6	<i>Poa bulbosa</i>	6.2
	<i>Pinus kochiana</i> (семена)	2.7	<i>Pyrus salicifolia</i>	4.0	<i>Cornus mas</i>	3.1
	<i>Crocus adamii</i>	1.8	<i>Euphorbia iberica</i>	2.4	<i>Brachypodium sylvaticum</i>	
	Неопределенные виды	2.1	<i>Viola arvensis</i>	1.7		
			<i>Poa bulbosa</i>	0.7		
			Неопределенные виды	3.1		
		D/D_{stand} 6.68/0.608 ($n = 9$)		D/D_{stand} 7.7/0.64 ($n = 11$)		D/D_{stand} 6.04/0.671 ($n = 9$)
	<i>C. migratorius</i>	Гусеницы	6.0	<i>Bromus mollis</i>	26.1	<i>Quercus petraea</i> (семена)
<i>Poa bulbosa</i>		20.2	<i>Trifolium striatum</i>	22.1	<i>Bromus mollis</i>	17.4
<i>Trifolium striatum</i>		17.2	<i>Hordeum leporinum</i>	18.9	<i>Hordeum leporinum</i>	14.6
<i>Medicago sativa</i>		16.4	<i>Phleum paniculatum</i>	8.1	<i>Poa bulbosa</i>	12.7
<i>Linum grandiflorum</i>		13.2	<i>Elytrigia repens</i>	7.8	<i>Mespilus germanica</i>	9.4
<i>Gagea minima</i>		12.9	<i>Dactylis glomerata</i>	7.0	<i>Linum grandiflorum</i>	8.9
<i>Bromus mollis</i>		3.4	<i>Limonium meyeri</i>	4.2	<i>Cornus mas</i>	6.7
<i>Hordeum leporinum</i>		5.3	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	2.8	<i>Medicago sativa</i>	5.0
<i>Teucrium polium</i>		2.6	<i>Poa bulbosa</i>	1.9	<i>Crataegus pseudoheterophylla</i>	2.4
<i>Silene latifolia</i>		1.2	Неопределенные виды	1.1	(семена)	1.0
Неопределенные виды		1.4			<i>Elytrigia repens</i>	2.1
					Неопределенные виды	
		D/D_{stand} 19/0.653 ($n = 7$)		D/D_{stand} 5.77/0.58 ($n = 5$)		D/D_{stand} 7.59/0.69 ($n = 6$)

D_{stand} – стандартизированная величина индекса разнообразия кормов, n – число желудков.

Таблица 2. Степень сходства рационов питания между видами модельного сообщества мышевидных грызунов в районе исследования в весенний период

Вид	<i>S. fulvipectus</i>	<i>A. agrarius</i>	<i>M. socialis</i>	<i>C. migratorius</i>	<i>D. nitedula</i>
<i>S. fulvipectus</i>	—	0.160	0.598	0.522	0.220
<i>A. agrarius</i>		—	0.46	0.451	0.274
<i>M. socialis</i>			—	0.532	0.226
<i>C. migratorius</i>				—	0.199
<i>D. nitedula</i>					—

животные легко переходили с одного кормового растения на другое в течение трех сезонов, что указывает на высокую лабильность кормового поведения грызунов. Степень сходства рационов питания у изученных видов сообщества мышевидных грызунов характеризовалась в широком

диапазоне. Так, у 40% пар видов грызунов (данные по трем сезонам) показаны высокие и очень высокие значения сходства рационов питания. У всех видов грызунов (кроме лесной сони) выявлена сопряженность степени сходства рационов питания со структурой травянистой растительно-

Таблица 3. Степень сходства рационов питания между видами модельного сообщества мышевидных грызунов в районе исследования в летний период

Вид	<i>S. fulvipectus</i>	<i>A. agrarius</i>	<i>M. socialis</i>	<i>C. migratorius</i>	<i>D. nitedula</i>
<i>S. fulvipectus</i>	—	0.588	0.763	0.794	0.479
<i>A. agrarius</i>		—	0.523	0.555	0.338
<i>M. socialis</i>			—	0.797	0.492
<i>C. migratorius</i>				—	0.413
<i>D. nitedula</i>					—

Таблица 4. Степень сходства рационов питания между видами модельного сообщества мышевидных грызунов в районе исследования в осенний период

Вид	<i>S. fulvipectus</i>	<i>A. agrarius</i>	<i>M. socialis</i>	<i>C. migratorius</i>	<i>D. nitedula</i>
<i>S. fulvipectus</i>	—	0.333	0.392	0.632	0.656
<i>A. agrarius</i>		—	0.386	0.620	0.166
<i>M. socialis</i>			—	0.292	0.113
<i>C. migratorius</i>				—	0.452
<i>D. nitedula</i>					—

сти. Так, по мере снижения разнообразия и увеличения в фитоценозе доли злаковых растений в летний период доля этой группы растений в рационах всех, кроме лесной сони, видов грызунов увеличивалась.

Согласно данным МакАртура и Левинса (MacArthur, Levins, 1967) возможность сосуществования экологически близких видов в общем пространстве зависит от степени сходства их рационов и не должно превышать 54%. В данной работе степень сходства рационов питания (особенно летом) у половины пар видов грызунов превышала полученную авторами величину сходства рационов. С другой стороны, превышение величины МакАртура и Левинса не может говорить о том, что виды конкурируют в данный момент. Последующие работы показали возможность сосуществования совместно обитающих видов, характеризующихся высокой степенью перекрытия рационов питания в условиях достаточной обеспеченности кормами (Пианка, 1981; Букварева, Алешенко, 2012; Северцов, 2012; Hubbell, 2005; Clark, 2009).

Обсуждая возможность сосуществования видов в общем пространстве, куда важнее учитывать уровень обеспеченности кормами, нежели степень сходства рационов питания. Для сосуществования совместно обитающих видов важен нижний порог обеспеченности кормами. Считается, что природа трофических отношений растительноядных животных с их естественными кормами несет напряженный характер (Магомедов, Магомедов, 2008; Абатуров, Джалова, 2015). Ин-

тенсивность трофического воздействия млекопитающих на растительность в зависимости от природных ландшафтов различная. Если говорить о лесных экосистемах, то величина трофического изъятия фитомассы всеми растительноядными видами здесь составляет единицы процентов первичной продукции (Злотин, Ходашова, 1974; Абатуров, 1984; Ryszkowski, 1975). За период проведения работы наземная масса травянистой растительности в районах исследований была на уровне среднемноголетней величины. А в условиях достаточной кормовой базы и широкого спектра питания высокие показатели сходства рационов не могут быть причиной обострения отношений между рассматриваемыми видами грызунов.

Считается, что современная структура сообществ является результатом эволюционно обусловленной перестройки сообществ в прошлом, но проверить это трудно (Connell, 1980). Совместное обитание видов в общем пространстве объясняется тем, что условия обитания подходят всем этим видам (Lack, 1971). Мозаичность условий обитания, определившая распределение видов грызунов (особенность микростационального распределения видов грызунов рассматривается в отдельной статье), а также достаточный уровень кормовой обеспеченности позволяют сосуществовать разным видам грызунов в районе исследования.

В итоге применение микрогистологического кутикулярно-копрологического метода позволило выявить видовой состав и долю поедаемых растительных кормов, проанализировать степень

сходства рационов питания у разных видов мышевидных грызунов модельного сообщества в лесном биоценозе Предгорной зоны Дагестана.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б.Д., 1984. Млекопитающие как компонент экосистем (на примере растительных млекопитающих в полупустыне). М.: Наука. 286 с.
- Абатуров Б.Д., Джапова Р.Р., 2015. Кормовая обеспеченность и состояние сайгаков *Saiga tatarica* на степных пастбищах с разным соотношением злаков и разнотравья // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. № 2. С. 207–214.
- Айрапетьянц А.Э., 1983. Сони. Л.: ЛГУ. 187 с.
- Акаев Б.А., 1996. Рельеф. Физическая география Дагестана. М.: Школа. С. 112–150.
- Башенина Н.В., 1977. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука. 356 с.
- Букварева Е.Н., Алешенко Г.М., 2012. Разделение ниш — условие или следствие наблюдаемого видового разнообразия? Оптимизация разнообразия как дополнительный механизм формирования структуры экологических сообществ // Успехи современной биологии. Т. 132. № 4. С. 337–353.
- Воронов А.Г., 1973. Геоботаника. М.: Высшая школа, 2 изд. 383 с.
- Злотин Р.И., Ходашова К.С., 1974. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М.: Наука. 200 с.
- Ларионов К.О., 2008. 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. 27 с.
- Ларионов К.О., Быков А.В., Вышивкин А.А., Шадрин М.Б., 2010. Питание общественных полёвок на раннем этапе заселения зональной равнины в глинистой полупустыне Заволжья // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 160–165.
- Магомедов М.-Р.Д., Ахтаев М.-Х.Р., 1990. Интенсивность питания и потребности в кормах и энергии у гребенщиковой песчанки // Зоологический журнал. Т. 69. Вып. 3. С. 96–105.
- Магомедов М.-Р.Д., Магомедов М.Ш., 2008. Сравнительная оценка интенсивности питания лесной сони (*Dryomys nitedula*, *Dryomys*, Rodentia) и желтогорлой мыши (*Apodemus flavivestus*, Murinae, Rodentia) в связи с особенностями их сезонной активности // Зоологический журнал. Т. 87. № 6. С. 748–753.
- Марочкина Е.А., 2004. Трофические и пространственные отношения воробьиных птиц в лесных биотопах Мещерской низменности. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Рязань. 22 с.
- Межжерин В.А., 1979. Динамика численности животных и построение прогнозов // Экология. № 3. С. 5–12.
- Пианка Э., 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
- Розенфельд С.Б., 2011. Атлас микрофотографий кутикулярной структуры эпидермиса кормовых растений позвоночных фитофагов тундровой и степной зоны Евразии. М.: Товарищество научных изданий КМК. 32 с.
- Россолимо О.Л., Потапова Е.Г., Павлинов И.Я., Крускоп С.В., Волцит О.В., 2001. Сони (Муоxidae) мировой фауны. М.: Изд-во МГУ. 229 с.
- Северцов А.С., 2012. Соотношение фундаментальной и реализованной экологических ниш // Журнал общей биологии. Т. 73. № 5. С. 323–333.
- Шереметьев И.С., Розенфельд С.Б., Дмитриев И.А., Жаргалсайхан Л., Энх-Амгалан С., 2014. Распределение трофических ресурсов среди крупных травоядных восточной Монголии в летний период // Сибирский экологический журнал. № 5. С. 765–775.
- Clark J.S., 2009. Beyond neutral science // Trends Ecology and Evolution. V. 24. P. 8–15.
- Connell J.H., 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past // Oikos. № 35. P. 131–138.
- Hubbell S.P., 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence // Functional Ecology. V. 19. № 1. P. 166–172.
- Hurlbert S.H., 1978. The Measurement of Niche Overlap and Some Relatives // Ecology. V. 59. № 1. P. 67–77.
- Lack D., 1971. Ecological Isolation in Birds. Oxford: Blackwell Scientific Publ. 192 p.
- MacArthur R.H., Levins R., 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species // American Naturalist. V. 101. № 921. P. 377–385.
- Owen M., 1975. An Assessment of Fecal Analyses Technique in Waterfowl feeding Studies. WWT, Slimbrige // Journal Wildlife Management. № 39(2). P. 271–279.
- Pianka E.R., 1973. The structure of lizard communities // Annual Review of Ecology and Systematics. № 4. P. 53–74.
- Ryzkowski L., 1975. The ecosystem role of small mammals // Ecological Bulletins. № 19. P. 139–145.
- Stevens E.J., Stevens S.J., Gates R.N., Eskridge K.M., Waller S.S., 1987. Procedure for Fecal Cuticle Analysis of Herbivore Diets // Journal of Range Management. № 40. P. 187–189.
- Wei L., Wenxuan X., Weikang Y., Cong G., David B., et al., 2012. Food habits of Great gerbil (*Rhombomys opimus*) in the Southern Gurbantunggut Desert, China // Pakistan Journal Zoology. V. 44(4). P. 931–936.

AN ANALYSIS OF RODENT FEEDING IN THE FOOTHILL ZONE OF THE REPUBLIC OF DAGHESTAN: A MICROHISTOLOGICAL CUTICULAR-COPROLOGICAL METHOD

M. Sh. Magomedov

*Caspian Institute of Biological Resources, Daghestan Scientific Center,
Russian Academy of Sciences, Makhachkala 368025, Russia
Daghestan State University, Makhachkala 367001, Russia
e-mail: mmsh78@mail.ru*

Quantitative and qualitative characteristics of the feeding of rodent species coexisting in woodland associations in the foothill zone of the Republic of Daghestan were studied. The food species composition, the shares of food items and the index of diet similarity in the model rodent community were revealed per season. Various rodent species consumed different plant species. The diet of *Sylvaemus fulvipectus*, *Apodemus agrarius*, *Cricetulus migratorius*, *Microtus socialis* and *Dryomys nitedula* consisted of 22, 18, 19, 21 and 17 plant species, respectively. The number and percentage of exclusively consumed plant species, the total share of which in the diet did not exceed 30%, were estimated. The index of interspecies diet similarity varied within a wide range. This index in different rodent species was shown to correlate with the structure of herbaceous vegetation in the environment. Thus, a growth in overground phytomass and in the share of grasses in a plant community determined a significant increase in diet similarities.

Keywords: diet diversity, index of diet similarity, rodent community