

УДК 574.32:574.42

ВЛИЯНИЕ ВЫПАСА СКОТА НА СТРУКТУРУ И ДИНАМИКУ ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

К. З. Омаров

Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН

Изучены реакции популяций и сообществ мелких млекопитающих при различных режимах выпаса скота. Показано, что в Ногайской степи (Северо-Западный Прикаспий) и степях Восточной Монголии, в отличие от горных степей Восточного Кавказа, перевыпас и режим изоляции от выпаса оказывают существенное влияние на состояние и демографическую структуру популяций, а также на видовую структуру населения мелких млекопитающих.

The reactions of populations and communities of small mammals in different modes grazing. It is shown that in the Nogai Steppe (North Daghestan) and the steppes of Eastern Mongolia, in contrast to the mountain steppes of the Eastern Caucasus, overgrazing and isolation mode of grazing had a significant impact on the demographic structure of populations, and the species composition of the population of small mammals.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие; пастбищные экосистемы; структура популяций; демография; организация сообществ; видовое разнообразие.

Keywords: small mammals; pasture ecosystems; population structure; demography; the organisation of communities; species diversity.

Современные экосистемы Земли испытывают тотальное воздействие антропогенного пресса, одним из самых негативных и опасных последствий которого является фрагментация местообитаний. Данная работа является продолжением цикла статей, посвященных влиянию антропогенной фрагментации местообитаний на Восточном Кавказе на структурную организацию популяций и сообществ мелких млекопитающих [1–7]. В предыдущих наших работах мы остановились на горном земледелии и рубки лесов, а данная работа посвящена влиянию различных режимов выпаса скота на популяции и сообщества мелких млекопитающих.

Пастьба копытных млекопитающих является исторически сложившейся и постоянно действующей формой взаимодействия растительноядных животных и растительности пастбищ. В зависимости от вида выпасаемого животного, типа пастбища, характера использования, природно-климатической зоны и т.д. выпас копытных носит различный характер, направленный как в сторону ухудшения, так и в сторону улучшения или стабилизации состояния экосистем, ограничивая тем самым естественные сукцессионные процессы, приводящие к преобразованиям биологических сообществ [8–21]. Последствия выпаса домашнего скота хорошо изучены для крупных диких копытных [22]. В то же время недостаточно изученной остается проблема влияния выпаса скота на популяции и сообщества мелких млекопитающих. Научный интерес к этой проблеме обусловлен еще и тем, что в результате пастбищного освоения территорий, с одной стороны, и возникновения заповедных территорий со строгим режимом ограничения пастьбы домашних копытных – с другой, возникли территории, отличающиеся различным режимом выпаса скота, что соответственно неизбежно приводит к изменению видового разнообразия и продуктивности растительного покрова. Такая мозаика территорий с различным режимом выпаса скота, формирующаяся в пределах одной географической зоны, представляет собой идеальную экспериментальную площадку для выявления реакций популяций и сообществ мелких млекопитающих, основу которых составляют грызуны и зайцеобразные, являющиеся одними из основных после копытных потребителями растительной продукции.

Таким образом, целью работы является установление общих закономерностей и экологических механизмов трансформации структуры популяций и сообществ мелких млекопитающих в условиях различного режима выпаса скота.

Объекты и методы исследований

Исследования проводились в трех географических зонах – в 1998–2002 гг. в горных степях Восточного Кавказа (юго-восточный макросклон Богосского хребта) и полупустынных эфемерово-полынных пастбищах Северо-Западного Прикаспия (Ногайская степь), в 2002–2005 гг. в ковыльно-карагановых степных ценозах Восточной Монголии.

Модельными объектами для популяционных исследований служили малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis*), домовая мышь (*Mus musculus*), серый хомячок (*Cricetulus migratorius*), обыкновенная полевка (*Microtus arvalis*), полуденная песчанка (*Meriones meridianus*), даурская пищуха (*Ochotona daurica*), даурский суслик (*Citellus dauricus*), хомячок Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*). При анализе видовой структуры сообществ учитывались также данные по уловистости землероек – бурозубки Волнухина (*Sorex volnuchini*), малой белозубки (*Crocidura suaveolens*), белобрюхой белозубки (*Crocidura leucodon*) и грызунов – общественной полевки (*Microtus socialis*), гребеншиковой песчанки (*Meriones tamariscinus*), мыши малютки (*Micromys minutus*), забайкальского хомячка (*Cricetullus pseudogriseus*), узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*), полевки Брандта (*Lasiopodomus brandti*), тушканчика прыгуна (*Allactaga sibirica*).

Общий методологический подход состоял том, что во всех случаях учеты велись параллельно на трех опытных участках – контрольный участок с отсутствием выпаса скота; участок с умеренным выпасом скота и участок с интенсивным выпасом скота. В горах контролем служил труднодоступный по рельефу участок, а на низменности – заповедный или загороженный участок.

Относительные учеты численности проводились методом ловушко-линий с использованием стандартных зоологических плашек типа Геро [23]. Для характеристики сообществ использовали индексы видового разнообразия и доли редких видов [24].

Результаты и обсуждение

1. Горные степи Восточного Кавказа. Как показали исследования, выпас скота в горных степях Восточного Кавказа практически не отразился как на численности и популяционных показателях фоновых видов грызунов (малая лесная мышь, серый хомячок, обыкновенная полевка), так и на их видовом составе и структуре доминирования (табл. 1, 2).

Таблица 1. Популяционные показатели грызунов в условиях выпаса скота в горных степях

Восточного Кавказа (юго-восточный макросклон Богосского хребта, 2100 м н.у.м.)

Виды	Популяционные показатели									
	Численность, ос. на 100 л/с		Масса тела (adultus)		Плодовитость*		ad / juv		ad ♂/ ad ♀	
	К	ИВ	К	ИВ	К	ИВ	К	ИВ	К	ИВ
<i>Sylvaemus uralensis</i>	3.0 ±0.1 6	2.3 ±0.2 4	29.1 ±1.1 7	28.7 ±1.03	5.7 ±0.2 4	5.9 ±0.34	1 : 2.3	1 : 2.5	1 : 1.2	1 : 0.9
<i>Cricetulus migratorius</i>	2.9 ±0.0 7	30 ±0.2 2	37.3 ±1.6 9	37.8 ±1.98	5.4 ±0.3 8	5.8 ±0.40	1 : :2.9	1 : 2.3	1 : 1.2	1 : 1.1
<i>Microtus arvalis</i>	4.3 ±0.3 7	4.8 ±0.1 9	39.4 ±2.2 0	399 ±1.87	5.7 ±0.1 7	6.2 ±0.29	1 : :3.2	1 : 2.7	1 : 1.1	1 : 1.2

Примечания: К – контрольный участок; ИВ – участок интенсивного выпаса.

* Среднее число эмбрионов или плацентарных пятен на 1 размножающуюся самку.

Таблица 2. Характеристика видового разнообразия населения мелких млекопитающих в условиях выпаса скота в горных степях Восточного Кавказа (юго-восточный склон Богосского хребта)

Виды	Относительная численность (ос. на 100 л/с)	
	К	ИВ
<i>Apodemus uralensis</i>	3.0±0.16	2.3±0.24
<i>Cricetulus migratorius</i>	2.9±0.17	3.0±0.22
<i>Microtus arvalis</i>	4.3±0.37	4.8±0.19
<i>Sorex volnuchini</i>	0.7±0.04	0.4±0.03
<i>Crocidura suaveolens</i>	0.3±0.05	0.3±0.07
Показатели		
Обилие на 100 л/с	11.2±0.54	10.8±0.41
Число ловушко-суток	2300	1600
Число особей (n)	257	173
Число видов (m)	5	5
Видовое разнообразие (μ)	4.25±0.11	4.06±0.15
Доля редких видов (h)	0.15±0.02	0.19±0.03

Незначительное снижение численности отмечено только для малой лесной мыши с 3.0 особи до 2.3 особи на 100 л/с. Другие виды в условиях выпаса либо не изменили свою численность (серый хомячок), либо отмечен незначительный рост (обыкновенная полевка). Показатели массы тела и уровня плодовитости, а также половая и возрастная структура популяций отличались стабильностью и также практически не изменились под влиянием выпаса скота (табл. 1).

Очевидно, что при данных нагрузках выпас домашнего скота является аналогом выпаса диких животных и не приводит к существенным изменениям в структуре растительного покрова и его продуктивности. По данным [21], в течение всего периода вегетации разница между продукцией участков была недостоверна и колебалась от 3 до 6 ц/га, а основная доля продукции на пастбище приходилась на разнотравье – 85%. Динамика накопления продукции разнотравья по участкам сходна с динамикой накопления общей продукции, и их максимумы на обоих участках приходились на начало июня.

II. Полупустынные эфемерово-полынные пастбища Северо-Западного Прикаспия. В отличие от высокогорных пастбищных экосистем в полупустынных эфемерово-полынных пастбищах Северо-Западного Прикаспия (Ногайская степь) выпас скота существенно отразился как на популяционных показателях, так и на видовой структуре мелких млекопитающих.

Как видно из табл. 3, очень близкими оказались реакции агрофилов – домовой мыши и серого хомячка, для которых характерны рост численности в условиях изоляции от выпаса скота (2.7–3.5 ос. на 100 л/с) и резкое падение численности в условиях интенсивного выпаса 0.7–1.4 ос. на 100 л/с.

Таблица 3. Популяционные показатели мелких млекопитающих в условиях с различным режимом выпаса скота в Ногайской степи (биосферная станция ПИБР ДНЦ РАН)

Виды	Популяционные показатели														
	Численность, ос. на 100 л/с			Масса тела (adultus)			Плодовитость			ad / juv			ad ♂ / ad ♀		
	ИЗ	УВ	ИВ	ИЗ	УВ	ИВ	ИЗ	УВ	ИВ	ИЗ	УВ	ИВ	ИЗ	УВ	ИВ
<i>Mus musculus</i>	3.5 ±0.19	2.5 ±0.24	1.4 ±0.11	22.6 ±0.93	21.2 ±1.08	19.3 ±1.03	7.3 ±0.27	6.1 ±0.51	5.4 ±0.37	1:1.5	1:1.7	1:3.8	1:1.2	1:2:1	1.3 :1
<i>Cricetulus migratorius</i>	2.7 ±0.22	1.6 ±0.14	0.7 ±0.08	35.8 ±1.76	31.6 ±1.81	28.8 ±1.59	7.7 ±0.35	6.9 ±0.33	5.7 ±0.25	1:1.4	1:2.5	1:5.1	1.3:1	1:1.2	1.1:1
<i>Meriones* meridianus</i>	–	14.6 ±0.50	6.7 ±0.29	–	43.3 ±1.98	42.1 ±1.78	–	5.6 ±0.38	5.9 ±0.39	–	1:1.7	1.2:1	–	1:1.1	1.2:1

Примечание: ИЗ – участок изоляции;

* Для *Meriones meridianus* приведена абсолютная численность (ос. на 1 га);

Данные, полученные на участке изоляции, оказались совершенно неожиданными, т.к. известно, что режим изоляции приводит, как правило, к ухудшению качества растительной продукции. Очевидно, что в данном конкретном случае, вопреки

ожиданиям, кормовые условия в режиме изоляции оказались более благоприятными. Это связано не столько с повышением общей продуктивности, сколько с ростом семенной продукции за счет густо разросшейся на участке изоляции рудеральной растительности. Анализ содержимого желудков домашней мыши и серого хомячка показал, что доля семян в пищевом комке составляла 80–85%. Лучшие кормовые условия на участке изоляции соответственно сказались на росте уровня плодовитости обоих видов (табл. 3). В то же время вопреки этой тенденции рост доли сеголеток в популяциях серого хомячка и домашней мыши отмечается, наоборот, на выпасаемых участках, где плодовитость ниже, чем на изоляции. Это кажущееся несоответствие объясняется постоянными активными миграциями в первую очередь взрослых особей на более благоприятные (менее выпасаемые участки) в кормовом отношении участки, что и приводит к перестройке возрастной структуры популяции на участках. Показательно, что на изолированном участке в условиях стабильной кормобеспеченности возрастная и половая структура популяций серого хомячка и домашней мыши стабильна (табл. 3).

В рассмотренную схему реакций не вписывается популяция фоновая для данной территории вида грызунов – полуденной песчанки. На фоне двукратных различий численности на участках интенсивного и умеренного выпаса скота практически все популяционные показатели остались без изменений. Можно лишь отметить небольшие изменения в возрастной структуре популяции, что, очевидно, связано с повышенной смертностью молодых особей в условиях снижения кормобеспеченности на участке интенсивного выпаса скота (табл. 3). Такая стабильность популяционной структуры объясняется, с одной стороны, особенностями колониального образа жизни полуденной песчанки, а с другой – локальностью благоприятных для них участков обитания. Отсутствие полуденной песчанки на более кормном изолированном участке связано со спецификой межвидовых отношений гребенщиковой и полуденной песчанок, приведшей к разделению по микроместообитаниям [25].

Выпас скота в Ногайской степи оказал существенное влияние и на видовую структуру сообщества мелких млекопитающих. Максимальное видовое разнообразие отмечено на участке умеренного выпаса скота – 8 видов, а на двух других существенно ниже в режиме изоляции – 5 видов и в режиме интенсивного выпаса – 4 вида. Снижение видового разнообразия мелких млекопитающих на изолированном участке, где уровень кормобеспеченности оказался наиболее высоким, мы связываем с резким повышением уровня межвидовой конкуренции. Неудивительно, что численность всех отмеченных видов на участке изоляции оказалась самой высокой. В то же время на участке интенсивного выпаса скота, на фоне сокращения видового разнообразия, в отличие от изолированного участка отмечаются самые низкие показатели численности всех видов (табл. 4).

Таблица 4. Характеристика видового разнообразия населения мелких млекопитающих в условиях выпаса скота в Ногайской степи (биосферная станция ПИБР)

Виды	Относительная численность (на 100 л/с)		
	ИЗ	УВ	ИВ
<i>Mus musculus</i>	3.5±0.19	2.5±0.24	1.4±0.11
<i>Microtus socialis</i>	–	1.4±0.17	–
<i>Cricetulus migratorius</i>	2.7±0.22	1.6±0.14	0.67±0.08
<i>Crocidura leucodon</i>	0.83	0.72	0.35
<i>Crocidura suaveolens</i>	0.50	0.39	–
<i>Micromys minutus</i>	–	0.05	–
<i>Meriones meridianus</i>	–	1.0±0.31	0.50
<i>Meriones tamariscinus</i>	0.25	0.22	–
Показатели Обилие на 100 л/с	7.78±0.24	7.88±0.21	2.92±0.10
Число ловушко-суток	2400	3600	2400
Число особей (n)	177	294	68
Число видов (m)	5	8	4

Видовое разнообразие (μ)	4.08±0.14	6.57±0.18	3.73±0.12
Доля редких видов (h)	0.18±0.03	0.18±0.02	0.07±0.03

Анализ структуры доминирования показывает, что в условиях интенсивного выпаса самая низкая доля редких видов в сообществе (показатель выровненности) ($h = 0.07$) и соответственно формируется типичная полидоминантная структура. Все виды в сообществе являются либо доминантами (*Mus musculus*, 47%), либо содоминантами (*Cricetulus migratorius*, *Meriones meridianus*, *Crocidura leucodon* – 12-23%). На двух других участках доля редких видов в сообществе в 2.6 раза выше, чем на участке интенсивного выпаса. На участке умеренного выпаса распределение видов неравномерное за счет появления второстепенных видов. В результате на этом участке существенно возрастают видовое разнообразие и общая численность мелких млекопитающих, а сообщество более дифференцировано по группам доминирования, и, как следствие, формируется олигодоминантная ($h = 0.18$) структура доминирования. Так, на участке умеренного выпаса можно выделить в качестве доминанта *Mus musculus* – 31%, содоминантов *Microtus socialis*, *Cricetulus migratorius*, *Meriones meridianus* – 13-20% и второстепенные виды – *Crocidura leucodon*, *Crocidura suaveolens*, *Meriones tamariscinus*, *Microtus minutes* – 1-9%). Аналогичная картина на участке изоляции (табл. 4).

Таким образом, в горных степях Восточного Кавказа выпас скота практически не отразился на организации популяций и сообществ, а в полупустынных эфемерово-полынных пастбищах Ногайской степи привел к резкой перестройке структуры популяций и видового разнообразия микромаммалия. В этой связи представляет особый интерес отслеживание вектора изменений в популяциях и населении микромаммалия в типичных степных ценозах, где можно найти все варианты пастбищной нагрузки. В качестве такого исследовательского полигона идеально подходят классические ковыльно-карагановые степи Восточной Монголии (1000-1200 м н.у.м.).

III. Ковыльно-карагановые степи Восточной Монголии. Все опытные участки располагались в районе Туменцогтского восточно-степного стационара Института ботаники Монгольской Академии наук (Сухбаатар аймаг, Туменцогт сомон), расположенного в зоне типичных степей Восточной Монголии. Территория характеризуется пастбищным хозяйственным использованием, часть ее имеет природоохранный статус с исключением пастбы домашних животных [26].

Как показали учеты из семи видов, населяющих данную территорию, у четырех видов – полевки Брандта (*Lasiopodomus brandti*), даурского суслика (*Citellus dauricus*), хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*), даурской пищухи (*Ochotona daurica*) произошли существенные изменения в структуре популяций. Даурский суслик, хомячок Кэмпбелла и даурская пищуха на заповедном режиме, где имел место только естественный выпас дзерена, и в режиме умеренного выпаса скота повышали свою численность, и, наоборот, в условиях полной изоляции (режим изоляции 7 лет) и в режиме интенсивного выпаса снижали. В отличие от рассмотренных выше реакций домового мыши и серого хомячка изменения демографической структуры хомячка Кэмпбелла и даурского суслика оказались более направленными, что привело к существенному преобладанию самцов в пессимальных для этих видов условиях (интенсивный выпас, режим изоляции) (табл. 5, 6).

Таблица 5. Популяционные показатели модельных видов мелких млекопитающих в условиях с различным режимом выпаса скота в степных ценозах Восточной Монголии.

Виды грызунов	Популяционные показатели											
	Численность, ос. на 100 л/с				Масса тела (adultus)				Плодовитость*			
	З	УВ	ИВ	ИЗ	З	УВ	ИВ	ИЗ	З	УВ	ИВ	ИЗ
<i>Citellus dauricus</i>	2.1±0.3 8	1.5±0.1 8	1.1±0.2 4	1.2±0.25	212.4 ±5.15	209.7 ±7.87	197.6 ±8.92	192.2 ±6.07	7.1±0.52	6.7±0.31	5.2±0.2 4	6.8±0.19
<i>Phodopus campbelli</i>	5.1±0.2 5	5.2±0.1 3	2.1±0.3 5	1.0±0.11	26.9 ±1.26	27.3 ±0.85	23.2 ±1.10	21.8 ±0.97	8.1±0.32	8.8±0.55	6.4±0.2 9	8.0±0.42
<i>Ochotona daurica</i>	1.3±0.3 4	0.31	0.72	0.54	126.2 ±5.19	123.9 ±5.75	125.4 ±3.16	124.7 ±7.56	5.3±0.29	5.5±0.19	5.8±0.3 5	5.6±0.47

Примечание: $\underline{3}$ – заповедная территория для охраны дзерена (выпас домашнего скота отсутствует).

Таблица 6. Демографическая структура популяций модельных видов мелких млекопитающих

в условиях с различным режимом выпаса скота в степных ценозах Восточной Монголии

Виды	ad / juv				ad ♂ / ad ♀			
	З	УВ	ИВ	ИЗ	З	УВ	ИВ	ИЗ
Citellus dauricus	1: 1.2	1 : 1.2	1 : 2.9	1 : 2.6	1 : 1	1.1 : 1	2.7 : 1	3.1 : 1
Phodopus campbelli	1: 1.2	1 : 1.3	1 : 3.4	1 : 35	1 : 1.1	1 : 1.1	2.2 : 1	3.4 : 1
Ochotona daurica	1:1.8	1.1: 1	1.9 : 1	1.3 : 1	1.1 : 1	1 : 1.2	1 : 1.1	1 : 1

Таблица 7. Характеристика видового разнообразия населения мелких млекопитающих в условиях с различным режимом выпаса скота в степных ценозах Восточной Монголии.

Виды	Относительная численность (ос. на 100 л/с)			
	З	УВ	ИВ	ИЗ
Citellus dauricus	2.1±0.38	1.5±0.18	1.12±0.24	0.23±0.25
Phodopus campbelli	5.1±0.25	5.2±0.13	2.1±0.35	1.08±0.11
Cricetullus pseudogriseus	0.41	0.28	0.60	–
Ochotona daurica	1.3±0.34	0.31	0.72	1.54
Microtus gregalis	0.37	0.19	–	–
Lasiopodomus brandti	4.8±0.31	8.5±0.47	–	–
Allactaga sibirica	0.30	0.81	–	–
Показатели Обилие на 100 л/с	14.38±0.26	16.79±1.57	4.54±0.71	2.85±0.42
Число ловушко-суток	2700	3200	2500	1300
Число особей	388	537	113	37
Число видов	7	7	4	3
Видовое разнообразие (μ)	5.43±0.15	4.66±0.14	3.76±0.09	2.92±0.08
Доля редких видов (h)	0.23±0.02	0.34±0.02	0.06±0.02	0.03±0.03

Популяционные реакции даурской пищухи практически полностью совпадают с реакциями рассмотренной выше полуденной песчанки. Примечательно, что для обоих видов характерен колониальный тип поселений. Наши данные показывают, что песчимазация среды

(в частности, перевыпас) приводит у колониальных животных к повышенной смертности сеголеток и соответственно увеличению доли взрослых особей.

Изучение структуры населения мелких млекопитающих Восточной Монголии показало, что, так же как и в Ногайской степи, видовое разнообразие и численность мелких млекопитающих повышаются в условиях умеренного выпаса, в то время как в условиях интенсивного выпаса отмечаются противоположные тенденции. В условиях изоляции, в отличие от Ногайской степи, отмечается снижение суммарной численности мелких млекопитающих (3–6 раз) и их видового разнообразия (2 раза) (табл. 7).

Существенным фактором, непосредственно повлиявшим на показатели численности в сообществе, является характер изменений, произошедших в растительном покрове. С одной стороны, полная изоляция привела к доминированию грубых злаков, малопривлекательных для питания растительноядных мелких млекопитающих, с другой – произошло обеднение видового разнообразия растительности и снижение истинной продуктивности (с учетом изъятия фитомассы).

Анализ структурных показателей показывает, что в условиях интенсивного выпаса скота формируется полидоминантное сообщество ($h = 0.06$), в то время как в режиме умеренного выпаса скота – монодоминантное ($h = 0.34$). В качестве абсолютного

доминанта выступает полевка Брандта с долей в общем обилии более 50%. Содоминанты представлены хомячком Кэмпбелла (30%), а все остальные пять видов относятся к группе второстепенных видов (1–8%).

Формирование монодоминантных сообществ мелких млекопитающих в режиме умеренного выпаса скота происходит за счет редких малочисленных видов, благодаря которым которых растет видовое разнообразие и, наоборот, в условиях интенсивного выпаса в результате выпадения из состава сообщества малочисленных видов формируется полидоминантная структура сообщества. Примечательно, что структура населения мелких млекопитающих в условиях интенсивного выпаса скота в Восточной Монголии показывает схожие закономерности с трендом изменений в Северо-Западном Прикаспии.

Таким образом, в полупустынных и степных ценозах Северо-Западного Прикаспия и Восточной Монголии, в отличие от горных степей Восточного Кавказа, выпас скота оказывает существенное влияние на популяционную и видовую структуру населения мелких млекопитающих. Это определяется в первую очередь тем влиянием, которое оказывает выпас домашнего скота на структуру и продуктивность растительного покрова. В горных степях Восточного Кавказа выпас домашнего скота по интенсивности является аналогом выпаса диких животных и не приводит к существенным изменениям в характере растительного покрова, в то время как в пастбищных экосистемах Северо-Западного Прикаспия (1998–2002 гг.) и Восточной Монголии интенсивность выпаса домашнего скота на отдельных участках превышает значения, характерные для диких копытных. В то же время в настоящее время в Северо-Западном Прикаспии выпас скота существенно снизился, что приводит к олуговению пастбищ. Нет сомнений, что эти явления отразятся на популяциях и сообществах мелких млекопитающих, что станет предметом новых исследований. В целом можно констатировать, что в каждом конкретном случае ответные реакции популяций и сообществ мелких млекопитающих на выпас скота определяются как интенсивностью нагрузок, так и видоспецифическими особенностями популяционных и видовых систем.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ проект № 02-04-50024, научной программы Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции (2002–2005 гг.), а также в рамках научной школы № НШ-2225.2012.4.

ЛИТЕРАТУРА

1. Антропогенная трансформация горных ландшафтов Восточного Кавказа / М.-Р.Д. Магомедов, Э.Г. Ахмедов, К.З. Омаров, Ю.А. Яровенко, Н.И. Насруллаев, Р.А. Муртазалиев // Вест. Дагест. науч. центра. 2001. № 10. С. 55–66.
2. Омаров К.З., Магомедов М.-Р.Д. Принципы функционирования и устойчивости популяций и сообществ гемиагрофилов в условиях горного земледелия на Восточном Кавказе. 1. Популяции // Там же. 2006. № 26. С. 30–35.
3. Омаров К.З., Магомедов М.-Р.Д. Принципы функционирования и устойчивости популяций и сообществ мелких млекопитающих в условиях горного земледелия на Восточном Кавказе. 2. Сообщества // Там же. 2007. № 27. С. 26–34.
4. Омаров К.З. Краевой эффект при формировании населения мелких млекопитающих во фрагментированных террасным земледелием агроландшафтах Восточного Кавказа // Проблемы региональной экологии. 2007. № 6. С. 166–173.
5. Влияние характера землепользования на состояние популяций хомяка Радде (*Mesocricetus raddei avaricus* Ognev et Neptner, 1927) в Дагестане / М.В. Ушакова, К.З. Омаров, А.В. Суров, П. Фритцше, М.М.-Р. Чунков // Вест. Дагест. науч. центра. 2010. № 38. С. 31–38.
6. Омаров К.З. Пространственная организация и структура популяций мелких млекопитающих в условиях фрагментации лесов // Там же. 2011. № 43. С. 44–49.
7. Омаров К.З., Омарова Д.К. Влияние фрагментации лесов на видовое разнообразие и структуру населения мелких млекопитающих // Там же. 2012. № 44. С. 22–27.
8. Высоцкий Г.Н. Ергеня: культурно-фитологический очерк // Тр. Бюро прикл. бот. 1915. Т. 8, вып. 10–11 (84). С. 1113–1436.
9. Келлер Б.А. К вопросу о классификации русских степей // Русский почвовед. Пг., 1916. Вып. 16/18. С. 16–18.
10. Пачоский И.К. Описание растительности Херсонской губернии. Херсон, 1917. Т. 2. 366 с.

11. Воронов А.Г. Влияние животных на почвы и растительность степной зоны // Животный мир СССР. М.; Л.: Наука, 1950. Т. 3. С. 527-538.
12. Воронов А.Г. Роль млекопитающих в жизни биогеоценозов суши // Бюл. МОИП. Сер. биол. 1975. Т. 80, вып. 1. С. 91-106.
13. Нечаева Т.Н. Влияние выпаса на пастбища Каракумов как основа пастбищеоборота // Пустыни СССР и их освоение. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1954. Вып. 2. С. 303-369.
14. Нечаева Н.Т. Реакция пастбищной растительности на выпас скота в пустынях Средней Азии // Фитофаги в растительных сообществах. М.: Наука, 1980. С. 5-30.
15. Абатуров Б.Д. О механизмах естественной регуляции взаимоотношений растительно-ядных млекопитающих и растительности // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 5. С. 741-750.
16. Абатуров Б.Д. Биопродукционный процесс в наземных экосистемах. М.: Наука, 1979. 128 с.
17. Абатуров Б.Д. Млекопитающие как компонент экосистем. М.: Наука, 1984. 285 с.
18. Абатуров Б.Д. Экологические последствия пастбища копытных млекопитающих для экосистем полупустыни // Экологические процессы в аридных биогеоценозах. М.: Россельхозакадемия, 2001. С. 57-84.
19. Шарашова В.С. Устойчивость пастбищных экосистем. М.: Агропромиздат, 1989. 240 с.
20. Магомедов М.-Р.Д., Муртазалиев Р.А. Влияние выпаса на продуктивность и структуру растительности пастбищных экосистем Терско-Кумской низменности // Аридные экосистемы. 2001. Т. 7, № 14-15. С. 39-47.
21. Муртазалиев Р.А. Влияние выпаса скота на продуктивность и структуру растительного покрова пастбищных экосистем Дагестана: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Махачкала: ИПЭ РД, 2002. 28 с.
22. Магомедов М.-Р.Д., Яровенко Ю.А. Трофо-энергетические связи дагестанского тура с пастбищными экосистемами высокогорий Восточного Кавказа // Зоол. журн. 1998. Т. 77, вып. 4. С. 465-474.
23. Карасева Е.В., Телицина А.Ю. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Наука, 1996. С. 227.
24. Животовский Л.А. Показатель внутривидового разнообразия // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41, № 6. С. 828-836.
25. Магомедов М.-Р.Д., Омаров К.З., Ратенкова Н.В. Особенности дифференциации трофических ниш пустынных грызунов на примере симпатричных видов песчанок *Meriones tamariscinus* и *Meriones meridianus* в Северо-Западном Прикаспии // Материалы междунар. совещ. «Териофауна России и сопредельных территорий» (VII съезд ТО РАН), М.: ИПЭЭ, 2003. С. 206.
26. Омаров К.З., Дмитриев И.А., Жаргалсайхан Л. Динамика видовой структуры сообществ микромаммалия в пастбищных экосистемах Восточной Монголии // Глобальные и региональные особенности трансформации экосистем Байкальского региона. Улан-Батор: Жинст Харгана, 2008. С. 196-198.

Поступила в редакцию 26.11.2012 г.
Принята к печати 21.03.2013 г.