

На правах рукописи

Прикаспийский институт биологических ресурсов
Дагестанский федеральный исследовательский центр
Российской академии наук

Чунков Магомед Магомедрасулович

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ХОМЯКА РАДДЕ (*MESOCRICETUS RADDEI*
AVARICUS) В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ ХАРАКТЕРА
ЗЕМЛЕПОЛЬЗОВАНИЯ В ГОРНОМ ДАГЕСТАНЕ

Специальность: 03.02.08 - экология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
Омаров Камиль Зубаирович,
доктор биологических наук

Москва - 2020

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР.....	10
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	35
2.1. Место и время проведения исследования.....	35
2.2. Методы статистической обработки данных.....	36
2.3 Учеты численности	38
2.4. Методы исследования.....	38
ГЛАВА 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	46
ГЛАВА 4. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ХОМЯКА РАДДЕ В УСЛОВИЯХ СОКРАЩЕНИЯ ПОСЕВОВ ЗЕРНОВЫХ НА ХУНЗАХСКОМ ПЛАТО.....	53
4.1. Ареал и систематический статус	53
4.2.Современное состояние и условия обитания хомяка Радде в районе исследования.....	57
4.3. Современное состояние и условия обитания хомяка Брандта (<i>Mesocricetus brandti</i>) в Дагестане.....	66
ГЛАВА 5. ОСОБЕННОСТИ ХАРАКТЕРА ПРОТЕКАНИЯ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ ХОМЯКА РАДДЕ И ДРУГИХ ВИДОВ ХОМЯКОВ	69
5.1. Особенности спячки хомяков Радде и Брандта	69
5.2. Изменения массы тела и особенности использования зимних запасов	85
5.3. Запись зимней спячки на резцах.....	90
ГЛАВА 6. СУТОЧНАЯ И СЕЗОННАЯ АКТИВНОСТЬ ХОМЯКА РАДДЕ.....	97
6.1. Суточная активность хомяка Радде в 90-х г.	97
6.2. Активность хомяка Радде с 2010-2014 гг.	100
6.3. Суточная активность хомяков в лабораторных условиях	112
ГЛАВА 7. ХАРАКТЕР ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ <i>M. RADDEI</i>	120
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	134
ВЫВОДЫ	135

СЛОВАРТ ТЕРМИНОВ	136
БЛАГОДАРНОСТИ	140
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	138
СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ	190

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Глобальное сокращение биологического разнообразия становится одной из наиболее актуальных проблем экологии XXI века (Cardinale et al., 2012; Sutherland et al., 2013). Под влиянием антропогенного фактора скорость исчезновения видов идет в тысячу раз быстрее, чем в среднем в истории планеты (Doughty et al., 2010; Diffenbaugh, Field, 2013; Pimm, Brooks, 2013;). В связи с этим важно понять, как быстро отдельные виды реагируют на изменения среды обитания и могут ли прошлые темпы изменений привести к пониманию вероятных экологических реакций видов на текущие и будущие изменения.

Для решения этой проблемы удобными модельными объектами являются грызуны, которые помимо общеизвестных функций играют важную роль в качестве «инженеров» экосистем (Jones et al., 1994; 1997; Dickman, 1999). Вследствие тех или иных изменений среды некоторые виды грызунов, которые были в изобилии и даже воспринимались как вредители, стали редкими, либо резко сократили численность (Lidicker, 1989). Причем к их числу относятся и такие распространенные виды, как европейский суслик (*Spermophilus citellus*), полевка-экономка (*Microtus oeconomus*), обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*) и даже черная крыса (*Rattus rattus*) (Pucek, 1989).

В последние годы кардинальные изменения происходят в характере использования земель в результате внедрения современных технологий и перехода на монокультурные агроценозы. К числу масштабных изменений среды, имеющих большое значение для видов-агрофилов, следует отнести и произошедшее на стыке XX и XXI веков в связи с кризисом в сельском хозяйстве практически на всей территории Горного Дагестана сокращение посевных площадей в 3 раза, сопровождавшееся замещением посевов зерно-бобовых культур на овощные (картофель, морковь, капуста), что оказалось более рентабельно для местного населения.

Хорошей моделью для изучения реакций видов-агрофилов на изменение структуры землепользования является хомяк Радде, поселения которого исторически приурочены к посевам с/х культур. Длительное обитание хомяка Радде в условиях доступности высококалорийных зерновых кормов не могло не отразиться на экологии этого вида, которая максимально соответствовала условиям местообитаний. Как известно любые изменения внешней среды отражаются на изменении ареала и экологии видов, но на начальном этапе виды сталкиваются с проблемами адаптации к новым условиям, и поэтому этот процесс растянут во времени. Интересно выяснить, как к новым условиям адаптировалась популяция хомяка Радде и насколько это отразилось на таких чертах его экологии, как зимняя спячка, суточная активность и характер использования пространства.

Изучение спячки является необходимым для понимания сезонных адаптаций зимоспящих и обеспечивает более полную картину биологии вида. Также зимняя спячка влияет на жизнедеятельность животных, включая репродукцию (Oxberry, 1979; Barnes et al., 1986; Turbill et al., 2011), долголетие (Luman et al., 1981; Turbill et al., 2011; 2012), снижает риск гибели от хищников, и уменьшает нагрузку от паразитов (Turbill et al., 2011; Nowack et al., 2017).

Отметим, что зимняя биология средних хомяков, в отличие от других видов, изучена недостаточно. До сих пор нет полной ясности, какой тип зимней спячки у хомяка Радде и хомяка Брандта (*Mesocricetus brandti*), а специальных исследований не проводилось. Это данные очень важны для получения полной картины экологии средних хомяков, которые, в отличие от обыкновенного хомяка, населяют горные территории, где многие абиотические условия и фенология растительности кардинально отличаются, что не может не вносить коррективы в специфику прохождения зимней спячки. В связи с этим в данной работе этому аспекту экологии хомяка Радде будет уделено особое внимание.

Цель и задачи работы. Цель работы – изучить некоторые особенности экологии хомяка Радде в террасных агроландшафтах Горного Дагестана в условиях современного земледелия.

Для решения данной цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить современное состояние популяции хомяка Радде в Горном Дагестане в связи с изменениями в сельском хозяйстве.
2. Изучить особенности и характер протекания зимней спячки хомяка Радде в естественных условиях.
3. Изучить характер суточной и сезонной активности хомяка Радде в современных условиях землепользования.
4. Изучить характер использования пространства у хомяка Радде в современных условиях землепользования.

Научная новизна. В работе впервые в полевых и лабораторных условиях проведены исследования активности хомяка Радде с использованием современных методов автоматической регистрации перемещений и посещения нор. Для хомяка Радде показано влияние изменения характера землепользования на численность, суточную активность и характер использования пространства. Впервые получены температурные параметры хомяков Радде и Брандта в ходе зимней спячки и установлен, что для этих видов характерна облигатная зимняя спячка с глубокими и продолжительными периодами гипотермии с короткими периодами нормотермии. Впервые получены данные о выявлении «зоны спячки» на резцах хомяка Радде в виде более узких приростов, которые соответствуют по продолжительности с периодами нормотермии во время спячки.

Теоретическая и практическая ценность работы. Проведенное исследование позволяет расширить представления о характере ответных реакций видов-агрофилов на изменения режима землепользования. Полученные результаты позволяют выявить тип суточной активности и характер использования пространства хомяком Радде при различных уровнях кормообеспеченности и плотности популяции. Разработанная методика изучения активности, пространственной структуры и зимней спячки может быть использована как схема для комплексных исследований экологии зимоспящих видов грызунов. Результаты работы могут быть использованы для разработки

новых рекомендаций по управлению численностью видов, наносящих ущерб сельскому хозяйству. В то же время, они могут быть актуальны и при разработке методик охраны и восстановления исчезающих видов семеноядных зимоспящих грызунов. Изучение механизмов гипотермии может иметь прикладное значение для биологии и медицины. Полученные результаты могут использоваться в лекционных курсах по биологии и экологии млекопитающих.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Хомяк Радде является облигатно зимоспящим видом, поэтому он особо чувствителен к изменению внешних условий и к калорийности потребляемых кормов, необходимых ему для накопления жира и создания запасов, которые он использует весной.

2. Радикальное изменение культуры земледелия в Горном Дагестане (долевого соотношения злаковых и овощных культур) вызвало перестройку ряда биологических показателей: бюджета двигательной активности и использования территории для компенсации утраченных ресурсов.

Степень достоверности и апробация работы. Достоверность результатов обеспечивается достаточным объемом данных для каждой экспериментальной группы, использованием современных методов исследования и применением необходимых методов статистического анализа. Основные результаты работы были доложены на конференциях: «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых» (Москва, 2013); «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (Черноголовка, 2014; Москва, 2017); 14th International Conference on Rodent Biology «Rodens et Spatium» (Lisbon, Portugal, 2014); «Актуальные вопросы современной зоологии и экологии» (Пенза, 2016); X Международное совещание «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 2016); «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (Черноголовка, 2019).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 статей в рецензируемых отечественных и зарубежных – журналах из списка ВАК и 12 – тезисов конференций.

Личный вклад автора. Автор принимал непосредственное личное участие в проведении экспериментальных исследований в естественной среде обитания и лаборатории, таких как: вылов и подкожное чипирование животных для изучения суточной активности и использования пространства; подготовка коробов для зимней спячки; внутрибрюшинная имплантация термонакопителей и их извлечение; статистическая обработка и анализ полученных данных. Анализ резцов проведен Г.А. Клевезаль.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на «177» страницах машинописного текста и состоит из следующих разделов: введение, обзор литературы, материалы и методы исследования, физико-географическая характеристика района исследования, результаты исследования, их обсуждение, заключение, выводы, список иллюстрированного материала и библиографический список. Работа иллюстрирована «8» таблицами и «41» рисунками. Список литературы включает «402» наименований, в том числе «280» иностранных источников.

ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

Одной из важнейших проблем современной экологии является сохранение биологического разнообразия. Эта проблема занимает одно из важнейших мест в концепции устойчивого развития биосферы. В последнее время появляется все больше свидетельств о глобальном сокращении биоразнообразия. Среди многочисленных факторов прямо или косвенно ответственных за снижение видового разнообразия и численности ряда видов наиболее важное значение на современном этапе придается антропогенному воздействию (Magomedov et al., 2000; Магомедов и др., 2001a; Mace et al., 2005; Delibes-Mateos et al., 2011). Причем, как правило виды исчезают не в результате их прямого уничтожения человеком (такие случаи носят единичный характер), а в результате потери местообитаний. Потеря местообитаний в результате хозяйственной деятельности человека – главный фактор, создающий угрозу для существования аборигенных популяций и видов, многие из которых уже полностью исчезли (Хански, 2010).

Традиционно особое место в проблеме сохранения биоразнообразия всегда придавалась крупным позвоночным и в первую очередь крупным млекопитающим, что связано с тем, что потеря этих видов наиболее заметна и имеет большой общественный резонанс. В то же время с функциональной точки зрения мелкие млекопитающие играют в экосистемах не менее значимую роль, т.к. в силу своей многочисленности являются важным звеном в пищевых цепях и соответственно имеют важное значение в трофо-энергетике экосистем (Магомедов, 1995; Омаров, 2007; и др.). Не менее важна и их роль в качестве конструкторов экосистем (Jones et al., 1994; 1997; Dickman, 1999). Показано, что многие колониальные виды грызунов, например полевка Брандта, тарбаган, даурская пищуха в Восточной Монголии оказывают прямое влияние на преобразование микрорельефа территории и создают благоприятные условия для развития кустарниковой растительности, например караганного комплекса (Dmitriev et al., 2005; Дмитриев П.П., 2006; Омаров, 2008).

Кроме того, грызуны прямо определяют видовое богатство хищников (Delibes-Mateos et al., 2007; Arthur et al., 2008; Lomolino, Smith, 2003; Palomares et al., 2001; Ceballos et al., 1999), улучшают круговорот питательных веществ в почве (Liu et al., 2010; Fahenstock et al., 2003), улучшают рассеяние семян и стабилизируют растительное сообщество (Coppock et al., 1983; Verdú et al., 2009; Gálvez et al., 2008), система нор играет важную роль в обеспечении режима влажности и аэрации почв и кроме этого норы становятся средой обитания для других видов (Dickman, 1999; Revilla et al., 2001; Arthur et al., 2008; Bangert, Slobodchikoff, 2000) и др.

До конца прошлого столетия должного внимания, с точки зрения охраны мелких млекопитающих не проявлялось и это несмотря на то, что приблизительно 42% всех видов млекопитающих в мире - грызуны, насчитывающие около 2270 видов (Wilson, Reeder, 2005). Однако первый обзор состояния грызунов показал, что некоторые виды, которые были в изобилии и даже воспринимались как вредители, либо стали редкими, либо резко сократили численность (Lidicker, 1989). Причем далеко не только экзотические редкие виды грызунов с узкими ареалами считались уязвимыми. Такие распространенные виды, как европейский суслик, корневая полевка, обыкновенный хомяк и даже черная крыса, были отмечены в первой десятке уязвимых видов грызунов Европы (Pusek, 1989). Около 40% известных видов грызунов были включены в Красную книгу на территории бывшего Советского Союза (Orlow, 1989). Сокращение популяции из-за программ по борьбе с вредителями настолько серьезное, что некоторые из ранее распространенных видов были отнесены в категорию находящиеся под угрозой исчезновения (Shilova, 2011b; Delibes-Mateos et al., 2011). Например, европейский кролик (Virgo et al., 2007) крапчатый суслик (Shilova et al., 2010; Shilova, 2011a), малый суслик (Shilova, 2011a), полуденная песчанка (Tchabovsky et al., 2019), обыкновенный хомяк (Kayser, Stubbe, 2000; Monecke, 2013; Surov et al., 2016) и др.

Не меньшие проблемы возникают и у такой, казалось бы благополучной экологической группы грызунов-агрофилов, населяющих агроландшафты и после того, как они изменились. Эти виды грызунов оказались очень чувствительными к изменению системы земледелия (Andrzejewski et al., 1978; Babinska-Werka et al., 1979; Кучерук, 1988; Babinska-Werka, Malinowska, 2008; Ушакова и др., 2010; Суров, Богомолов, 2013). Даже несмотря на интенсивные усилия по сохранению грызунов-агрофилов, ранее стабильные популяции быстро уменьшаются в численности в результате изменения технологии и структуры сельского хозяйства, приводящего к смене посевов традиционных для данной местности сельскохозяйственных культур на новые, как правило, менее калорийные, что приводит к ландшафтной фрагментации среды (Ulrich, Kayser, 2004; Meinig, Boue, 2009; Weinhold, 2009). Кроме того, есть и многие другие многочисленные угрозы, с которыми сталкиваются виды сельскохозяйственных угодий, включая воздействие пестицидов (Brühl et al., 2013; Lenhardt et al., 2014; Millot et al., 2017), механизация (Stowe et al., 1993; Müller et al., 2005) и гомогенизация ландшафта за счет посевов монокультур (Benton et al., 2003; Wilson et al., 2005). Эти монокультуры приводят к созданию массивных сельскохозяйственных районов, в которых преобладают одна или две культуры, что приводит к потере репродуктивных участков (Evans 1997; Benton et al., 2003; Wilson et al., 2005), потере защитных условий и усилению пресса хищников (Benton et al., 2003; Wilson et al., 2005), изменению сезонности в кормообеспеченности различными видами растительных кормов, что приводит в целом к изменению стратегии выживания в новых условиях (Frylestam, 1986; Benton et al., 2003; Wilson et al., 2005). Разнообразие растительных кормов в процессе их сезонного фенологического развития имеет важное значение для экологии питания фитофагов (Wilson et al. 1999; Stoate et al. 2001). Например, даже птицы, питающиеся семенами, зависят от оставшихся семян стерни и семян осенью и зимой (Evans, 1997; Geiger et al. 2014; Eraud et al. 2015). Однако большинство естественных видов растительности и сорняков исчезло из сельскохозяйственных ландшафтов из-за регулярного использования гербицидов

в сельском хозяйстве (Wilson et al. 1999; Stoate et al. 2001; Gaba et al. 2016). Таким образом, виды-агрофилы ограничиваются однообразной диетой (Evans, 1997; Robinson, 2004; Goulson et al. 2015; Klein et al. 2017), а отсутствие альтернативных кормов приводит к потреблению токсичных кормов (Desmedt et al., 2016). В целом следует отметить, что массовое необдуманное использование пестицидов и родентицидов также приводит к деградации многих видов-агрофилов (Andrzejewski et al., 1978; Babińska-Werka et al., 1979; Babińska-Werka, Malinowska, 2008 и др.).

К числу важнейших групп грызунов исторически населяющих агроландшафты относятся хомяковые. Семейство хомяковых достаточная представительная группа грызунов, насчитывающая в своем составе 60-80 родов и более 380-390 видов (Аргиропуло, 1972; Воронцов, 1982). Встречающиеся на территории бывшего СССР виды хомяков занимают неодинаковые по площади и экологии ареалы, встречаясь от пустынь до высокогорий. Среди важнейших факторов определяющих характер распространения и выбор местообитаний наиболее изученного обыкновенного хомяка выделяют структуру почвы, главным образом верхнего слоя (Lenders, 1986; Ziomek, 2011). Естественной преградой распространения хомяка являются облесенные участки и площади с выходом скального основания (Lenders, 1986). Фрагментация среды, (которая происходит из-за прогрессивного строительства и с изменениями в управлении сельским хозяйством) и пространственная изоляция популяции является еще одной преградой распространению хомяков (Van Veen et al., 2008; Ziomek, Banaszek, 2008; 2009; Banaszek et al. 2009; 2010; Banaszek, Ziomek, 2010; Matysek, 2013; Feoktistova, 2013a;b).

Излюбленной стацией хомяков являются посевы сельскохозяйственных культур: обыкновенный хомяк (Bolshakov, 1997; Nechay, 2000; Anděra, Beneš, 2001; Weinhold, 2009), хомяк Радде (Бёме, 1925; Дюков, 1927; Магомедов, Омаров, 1995; Омаров, 1995; Ушакова и др., 2010), хомяк Брандта (Бухникашвили, 2001; Омаров, Яровенко, 2010; Омаров, Чунков, 2019), сирийский хомяк (*Mesocricetus auratus*) (Gatterman, 2001; Fritzsche, 2008) хомяк

Ньютоны (*Mesocricetus newtoni*) (Hamar, Sutova, 1963; Popov et al., 2007; Murariu, 2009, 2010).

В ряде работ убедительно показано, что сельскохозяйственная деятельность человека является важнейшим фактором, влияющим на состояние популяций грызунов, в том числе и хомяков (Карасева, 1961; Кучерук, 1970, 1976). Распашка земель, выпас скота изменяют состав фауны мелких млекопитающих, макро- и микробиотопическое перераспределение видов, особенности биологии (Карасева, 1961; Тупикова и др., 2000). Поселяясь на посевах, зерноядные грызуны попадают в наиболее благоприятные для них условия. Многие виды хомяков склонны к обитанию в агроландшафтах, где их численность значительно (в разы) возрастает по сравнению с естественными местообитаниями (Карасева, 1961; Кучерук, 1988; Телицына и др., 1994; Омаров и др., 1995; Неронов и др. 2001; Рюриков и др. 2003; Хляп, Варшавский, 2010; Чтения памяти академика В.Н. Сукачева, 2011). Это было показано для обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*), хомяка Радде, хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859), серого хомячка (*Cricetulus migratorius* Pallas, 1773) (Кучерук, 1976; Карасева, 1963; Рюриков и др., 2003). В работе Карасевой Е.В. (1961) было показано увеличение интенсивности размножения хомячков Эверсмана и снижение возраста их созревания на полях по сравнению с естественными местообитаниями. Так, весной на полях у хомяков появляется возможность питаться богатыми витаминами проростками злаков, что стимулирует более раннее размножение.

Интересно проследить как изменялись распространение и динамика численности различных видов хомяков в Европе за последние 50 лет. Если до 60-70гг.. прошлого века, отмечается присущий хомякам стабильный тип динамики численности (Petzsch, 1952; Eibl-Eibesfeldt, 1953; Samosh, 1972; Gorecki, 1977), то за последние 50 лет область распространения и численность хомяков сократилась. Так снижение численности обыкновенного хомяка зафиксировано в Польше (Matysek, 2013; Andrzejewski, Kowalski, 1992; Markowski, Hajduk 1995; Ziomek, Banaszek, 2008; Neumann et al., 2005), в

Голландии (Backbier, Gubbels, 1998), в Австрии и во Франции (Monecke, 2013), в Германии (Nowak et al., 1994; Backbier et al., 1998; Weinhold, 2004; Kayser, Stubbe, 2000), и на Украине (Rusin et al., 2013). Так же зафиксировано снижение численности хомяка Ньютона в Болгарии и в Румынии (Murariu, 2009, 2010; Simeonovska-Nikolova, Dekov, 2013) и хомяка Брандта в Грузии и в России (Бухникашвили, 2006; Омаров, Яровенко, 2011). Тем не менее, с общим снижением численности в природе, численность обыкновенного хомяка начинает расти в ряде городов: в таких городах как, Вена в Австрии (Shmeltser, Milessi, 2008; Hoffmann, 2011), Брно, Оломоуц и Прага в Чехии (Pelikan et al., 1983; Losík et al., 2007; Vohralik, 2011;), Нальчик, Омск, Москва и Симферополь в России (Товпинетц, Alekseev, 1992; Товпинетц et al., 2006; Rusin et al., 2013; Feoktistova et al., 2013), Люблин и Краков в Польше, (Banaszek, Ziomek, 2010), Кошице в Словакии, (Canady, 2013), Майнц, Франкфурт и Ганновер в Германии (Niethammer, 1982; Kupfernagel, 2003). К факторам, благоприятствующим заселению городов животными, следует в первую очередь отнести большее разнообразие структуры городских ландшафтов, что увеличивает число потенциальных убежищ, а также появление дополнительных кормовых ресурсов: пищевые отходы, запасы продовольствия, фруктовые деревья, плоды и семена растений, используемых для озеленения и т.д. (Pelikan et al., 1983; Товпинетц et al., 2006; Hofmann, 2011; Surov et al., 2013; 2019). Так же, в условиях города хомяки редко подвергаются нападению естественных хищников: дневных и ночных птиц (Spitzenberger, Bauer, 2001), обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* L., 1758), различных видов куньих (*Mustela eversmanii* Lesson 1827, *M. putorius* L. 1758, *M. erminea* L. 1758, *Vormela peregusna* Gueldenstaedt, 1770, *Martes foina* Erxleben, 1777) (Niethammer, 1982). Интересно, что ряд других видов, также легко приспосабливаются к условиям жизни в антропогенно преобразованной среде, наращивая свою численность, это хорошо видно на примере полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) в г. Москве (Тихонова и др., 2012), южноамериканского грызуна *Calomys musculinus* (Thomas, 1913) в

Аргентине (Chiappero et al., 2011), белоногого хомячка (*Peromyscus leucopus* Rafinesque, 1818) в парках Нью-Йорка (Munshi-South, Nagy, 2014).

С другой стороны, хозяйственная деятельность человека приводит к практически полному исчезновению некоторых видов хомяков, фрагментации и сужению ареала, как это произошло с *C. cricetus* в Европе, где он находится под строгой охраной (Nechay, 2000; Status of hamsters *Cricetus cricetus*, 2007). В настоящее время, ученые считают, что основные факторы смертности обыкновенного хомяка были прямо или косвенно связаны с сельским хозяйством (новые технологии, монокультурные поля, использование родентицидов и др.) (Smit, van Wijngarden, 1981; Stubbe et al., 1997; Backbier et al., 1998; Kayser, Stubbe, 2000; Kayser et al., 2003), однако, не исключается также влияние климатических факторов (Neumann et al., 2005). Кроме того, установлено, что монокультурные кукурузные поля приводят сокращению обыкновенного хомяка в Западной Европе из-за не достаточности витамина В3, который необходим при репродукции (Tissier et al., 2017).

В ряде работ показан целый ряд интересных закономерностей экологии хомяков, исторически населяющих агроландшафты. Так в работе Тиссе с соавторами (2019) показано, что хомяки не только наносят вред с/х культурам, но и преимущественно питаются сорняковыми растениями (Tissier et al., 2019). В ряде работ показана зависимость численности хомяков от высоты растительного покрова и с/х культур, т.к. нападение хищников значительно увеличивалось весной, при слабой плотности растительности растительного покрова и осенью, когда начинается сбор урожая (Kayser et al., 2003; Out et al., 2011), показано увеличение численности хомяков внутри загороженной территории по сравнению с неохраняемой территорией (La Naeye, 2005). В некоторых странах Европы для сохранения обыкновенного хомяка, приняты программы, например: в Германии введены ограничения на тип урожая, использование пестицидов, сроки сборов урожая, предлагают финансовую помощь фермерам, если на их территории замечены хомяки (Nechay, 2000; Kayser, Stubbe, 2002; Matysek, 2013), но пока нет точных данных об эффективности этих методов. В Голландии

проведены сельскохозяйственные работы (выращивание пшеницы, ячменя, люцерны и т.д.) направленные на сохранение популяции хомяка (Out et al., 2011), и в этой работе доказано, что эти работы приводят к увеличению численности хомяков. Во Франции действует программа по защите и воспроизводству хомяков (Losinger, Petiteau, 2004; Medde, 2012; Villemey et al., 2013). Специальные меры защиты осенью (Stubbe et al., 1997; Backbier et al., 1998; Kayser, Stubbe, 2002) являются наиболее важными в повышении шансов выживания популяции: сохранение посевов вокруг норы.

Исследования на некоторых других видах грызунов, также показали негативное влияние слабого развития растительного покрова, как и для хомяков (Kayser et al., 2003). Например, дневная песчанка, (*Psammomys obesus*), показала, что тактика поиска кормов самок отличалась между средами обитаниями с плотными и высокими кустарниками (с высоким процентом покрытия), и средой обитания, состоящая из открытой террасы (Tchabovsky et al., 2001). С уменьшением урожая грызуны вынуждены преодолевать большие расстояния, что в свою очередь приводит к легкому обнаружению грызунов на убранных полях хищниками, в итоге, все это ведет к увеличению успеха охоты (Toland, 1987; La Haye et al., 2010). Поэтому, меры по сохранению хомяка должны начать с изменений в управлении сельским хозяйством (Nechay, 2000; Kayser et al., 2003).

Эффекты сельскохозяйственного управления особенно быстро могут изменить условия жизни, например, снижение высоты растительного покрова (или урожая) может увеличить смертность от хищников. Знание таких регуляторов является решающим для сохранения исчезающих видов (Macdonald et al., 1999). Кроме того, снижение высоты растительного покрова снижает доступность кормов, и может поставить под угрозу зимние запасы и соответственно выживание в зимний период обыкновенного хомяка (Kayser et al., 2003; La Haye et al., 2010). Кстати, аналогичные закономерности найдены и для других видов грызунов пенсильванская полевка (*Microtus pennsylvanicus*) и горная полевка (*Microtus montanus*) (Jacob, 2008). Сбор урожая с/х культур

приводит к уменьшению укрытий грызунов и соответственно увеличивает успех охоты на них хищников (Toland, 1987; La Haye et al., 2010). Хомяки часто становятся добычей хищников, таких как колонковая ласка (*Mustela sibirica*), хорек (*Mustela putorius*), горноста́й (*Mustela erminea*), лесная куница (*Martes foina*), барсук (*Meles Meles*) и лисица (*Vulpes Vulpes*) (Eibl-Eibesfeld, 1953; Grulich, 1980; Kayser, 2003; Bober-Sowa, 2005; La Haye, 2005; Nowak, 2011). Из хищных птиц, особенно канюк (*Buteo Buteo*), красный коршун (*Milvus Milvus*), кайт (*Milvus migrans*) и филин (*Bubo Bubo*), из них единственно сова охотится регулярно (Grulich, 1980; Stubbe et al., 1997; Kayser, Stubbe 2003; La Haye, 2005). В список потенциальных хищников можно также добавить собак и домашних кошек.

Высокая смертность хомяков также связана и с зимней спячкой, в течение которой выживают около 50-60% популяции (Kayser et al., 2003). Этот феномен характерен для грызунов из семейств беличьих, соневых, тушканчиковых, мышовковых и хомяковых. Зимняя спячка (гибернация) это закрепленная в ходе эволюции уникальная способность к минимизации жизненных функций организма, позволяющая ряду видов млекопитающих в течение многих месяцев переживать холод, бескормицу, сокращение светлого периода суток (Калабухов, 1985; Heldmaier et al., 2004). Подробное описание гетеротермии обеспечивает основу для сравнительного анализа и является предпосылкой для разработки эволюционных и физиологических основ спячки (Geiser, Ruf, 1995; Carey et al., 2003; Lovegrove, 2011). Более того, исходная информация о типичном поведении в состоянии гипотермии позволяет исследователям оценить изменения связанные с наличием пищи, состоянием питания и изменении климата на спячку (Humphries et al., 2002; Humphries et al., 2003; Angilletta et al., 2010).

Изучение спячки является необходимым для понимания сезонных адаптаций зимоспящих и обеспечивает более полную картину биологии вида. Также зимняя спячка влияет на жизнедеятельность животных, включая репродукцию (Oxberry, 1979; Barnes et al., 1986; Turbill et al., 2011), долголетие

(Lyman et al., 1981; Turbill et al., 2011, 2012), снижает риск гибели от хищников, и уменьшает нагрузку от паразитов (Turbill et al., 2011; Nowack et al., 2017).

Считается, что переходу в состояние оцепенения способствует ряд внешних факторов – уменьшение длины светового дня, снижение температуры окружающей среды, недостаток кормов, а в основе этой физиологической реакции лежат эндогенные циркадные изменения нейроэндокринной системы животного (Калабухов, 1956; Шмидт, Ниельсон, 1982; Rubtsov, 2001).

Для многих авторов из-за технических трудностей, связанных с исследованием этого аспекта спячки в природе, основанием для того чтобы считать вид зимоспящим, являлось то, что в течение холодного периода года зверьков не наблюдали на поверхности земли или немногочисленные лабораторные наблюдения за поведением отловленных животных (Dubois, 1896; Eisentraut, 1928; Petzsch, 1936; Grulich, 1986).

Существует два основных варианта физиологической гипотермии: торпор – это кратковременное оцепенение (менее 24 ч) с падением температуры тела до 10-25°C и спячка (гибернация) - характеризующаяся резким подавлением метаболизма, активности и снижением температуры тела (ТБ) <10°C, (продолжительностью периода гипотермии более 24 ч), которая позволяет животным выживать в периоды с небольшим количеством или отсутствием пищи.

Существование зимней спячки (с перемежающимися периодами активности) характерно для *C. cricetus* (Monecke, Wollnik, 2005; Weinhold, 2008; Malan, 2011; Siutz et al., 2017; Surov et al., 2019) и всем хомякам рода *Mesocricetus*: *raddei* (Яковлев, Калесников, 1954; Магомедов и др., 2001; Клевезаль и др., 2012; 2018), *brandti* (Lyman et al., 1981; Yigit et al., 2008; Batavia et al., 2013), *auratus* (Herter, Lauterbach, 1955; Chaffee, 1966; Chayama, 2016) и *newtoni* (Auslander, Hellwing, 1957a,b; Namar, Sutova, 1963). Интересным моментом является и то, что у золотистых хомяков в отличие от хомяков Радде и Брандта не всегда наблюдается зимняя спячка и при низкой температуре воздуха. Лабораторные эксперименты показывают, что среди хомяков можно

выделить особей которые впадают в спячку, так и не обладающих этой способностью (Chaffee, 1966; Lyman, 1977). Периодические оцепенения с впадением в глубокую и кратковременную спячку характерны и для хомячков Эверсмманна (*Allocricetulus evermanni*) и для монгольского хомячка (*Allocricetulus curtatus*) (Ушакова и др., 2010; 2012; Клевезаль и др., 2015; Кузнецова и др., 2019). Круглогодичная активность с явлением эпизодического торпора доказана для всех трех видов рода *Phodopus* (*sungorus*, *campbelli*, *roborovskii*) и двух видов *Cricetulus* (*barabensis*, *longicaudatus*) за исключением китайского хомячка (*Cricetulus griseus*) (Ушакова и др., 2010; 2012). Отсутствие зимней спячки было отмечено у серых хомячков (*Cricetulus migratorius*) (Ушакова и др., 2012).

Среди гибернирующих видов можно выделить животных с факультативной и облигатной спячкой. Для облигатных гибернаторов характерны следующие признаки: нажирование и повышение массы тела перед спячкой, продолжительные бауты сна с непродолжительными периодами нормотермии, температура тела может опускаться до минусовых значений, во время спячки животное не питается и не выводит продукты метаболизма (Магомедов и др., 2001; Williams et al., 2013; Gillis et al., 2005; Ануфриев, 2015; Клевезаль и др., 2018).

Благодаря зимней спячке, активный период зимоспящих видов приурочен к условиям относительного обилия кормов. Интересно рассмотреть, как это соотносится с характером регуляций их популяций, т.к. это предполагает, что такие популяции выводятся из под влияния фактора кормовых и они функционируют в условиях изобилия кормов. Такая постановка задачи в отношении зимоспящих животных достаточно нова и крайне редко встречается в литературе.

Известно, что животные имеющие наименьшие запасы жира в первую очередь гибнут в период спячки (Ипатьева, 1963; Murie, Voag, 1984; Barnes, York, 1990; Магомедов и др., 2001). За период зимней спячки, которая у некоторых видов достигает до 9 месяцев в году животные без особых

последствий для себя могут терять до 25-40 %, а в некоторых случаях и до 60 % веса тела (Ипатьева, 1963; Магомедов и др., 2001; Ануфриев, 2008). Потери эти в основном осуществляются за счет жировых запасов, которые максимальны перед залеганием в спячку (Абатуров, Магомедов, 1982; Barnes, York, 1990).

Накопление жира зимоспящих беличьих (например, длиннохвостых и арктических сурков в Якутии) и бурундуков, происходит в довольно сжатые сроки и к середине сентября масса тела животных возрастает на 20-40%, достигая максимума в начале октября. Окончание наживровки предшествует переходу зверьков в норы и сопровождается изменениями суточного ритма (Ануфриев, 2008). Изменение массы тела в течение года у таких зимоспящих животных как сурки, суслики и бурундуки весьма характерный процесс. После выхода из зимней спячки масса тела зверьков варьирует на уровне годового минимума. Затем происходит постепенное нарастание массы тела животных.

Одной из важных этологических адаптаций зимоспящих млекопитающих является запасание кормов. Зимние запасы бурундуков (*Eutamias sibiricus* Laxm.), состоящие из орехов кедра, лесных орехов, различных семян, почек и т.д., колеблются в пределах 1,5-5кг (Банников, 1954; Ануфриев, 2008). Зерновые запасы длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus* P.) используются весной после выхода из спячки (Афанасьев, 1953; Fisher, 1964). Значительные запасы делает и обыкновенный хомяк (Weinhold, 2004; Большаков, Бердюгин, 2005; Malan, 2011), хомяк Радде (Беме, 1925; Омаров, 1995) и хомяк Брандта (Погосян, 1951).

Особое значение имеют и сроки выхода животных из зимней спячки. Показано, что выход из спячки хомяка Радде в горном Дагестане приурочен к концу апреля до начала вегетации растительности, что обеспечивает более раннее начало размножения. Это позволяет сеголеткам в условиях короткого горного лета успеть нажироваться и сделать зимние запасы корма, что обеспечивает их выживание в зимний период (Магомедов, Омаров, 1994; Омаров, 1995; Магомедов и др., 2001). Анализ взаимосвязи между показателями размножения самок желтого суслика (*Spermophilus fulvus*) и их

индивидуальными характеристиками показал, что репродуктивные вложения и успех самок не зависят от возраста, состояния тела или предшествующей репродуктивной истории самки. Единственным фактором влияющим на репродукцию самок, являются сроки выхода из зимней спячки: чем позже появляется самка, тем меньше масса потомства и тем меньше выживает потомство (Vasilieva et al., 2018).

Изучение зимней биологии мелких млекопитающих сопряжено со множеством проблем, но с появлением оригинальных термодатчиков появилась возможность получить достоверную картину изменения температуры тела за весь период зимней спячки. Это позволило достоверно выявить тип спячки (торпор, облигатная или факультативная) у различных видов зимоспящих животных. Одними из первых с использованием термонакопителей были получены данные по изменению температуры тела в период зимней спячки для обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*) (Петровский и др., 2008). С использованием термонакопителей были получены данные по облигатным гибернаторам: тринадцатиполосному суслику (*Ictidomys tridecemlineatus*) (Boyma et al., 2010), длиннохвостому суслику (*S. undulatus*), черношапочному сурку (*M. camtschatica*), арктическому суслику (*S. parryi*), сибирскому бурундуку (*T. sibiricus jacutensis*) (Ануфриев и др., 2012; Ануфриев, 2015; Ануфриев, Ядрихинский, 2019) и белогрудого ежа (*Echinaceus roumanicus*) (Рутовская и др., 2019). Отсутствие зимней спячки было отмечено у серых хомячков (*Cricetulus migratorius*) (Ушакова и др., 2012). Круглогодичная активность прерываемая кратковременными торпорами характерна всех трех видов рода *Phodopus* (*sungorus*, *campbelli*, *roborovskii*) (Ушакова и др., 2010; Ушакова и др., 2012; Кузнецова, 2019). Спячка с короткими периодами гипотермии и нерегулярными периодами нормотермии, обнаружена у представителей рода *Allocricetulus* (*curtatus*, *eversmanni*) (Ушакова и др., 2010; Феоктистова и др., 2013; Клевезаль и др., 2015). Факультативная спячка характерна для *Cricetus cricetus* (Monecke, Wollnik, 2005; Weinhold, 2008; Malan, 2011; Siutz et. al., 2017; Surov et. al., 2019; Клевезаль и др., 2020). А.В. Суровым с соавторами (2019) было показано, что в

городских условиях хомяки проводят в гипотермии мало времени по сравнению с другими местообитаниями и они предполагают, что это связано с доступностью пищи в городе (Surov et al., 2019). В лабораторных условиях получены данные по *Mesocricetus brandti* (Yigit et al., 2008; Batavia et al., 2013) и *Mesocricetus auratus* (Chayama, 2016).

Одновременно с термолонггингом изучение хода зимней спячки можно выявить и по записи зимней спячки на поверхности резцов животных. В настоящее время подтверждается тот факт, что у сурков, сусликов и некоторых видов хомяков зимняя спячка, отражается не только на суточных слоях дентина, но и на суточных приростах на поверхности резцов, где можно выделить так называемую «зону спячки» (Goodwin et al., 2005; Goodwin, Ryckman, 2006; Клевезаль, Лобков, 2008; Клевезаль, Ануфриев, 2013, 2013а; Клевезаль, Щепоткин, 2012; Batavia et al., 2013; Клевезаль и др., 2015). Это позволяет исследовать характер спячки, привлекая музейные коллекции как современных, так и ископаемых грызунов. При этом в степени выраженности «зоны спячки» на резцах, можно выделить определенные межвидовые различия (Клевезаль, Лобков, 2008; Клевезаль, Ануфриев, 2013а; Клевезаль и др., 2015; 2018). Наименее изученными в этом плане до последнего времени оставалась группа зимоспящих хомякообразных. В лабораторных условиях у хомяка Брандта *Mesocricetus brandti* (Batavia et al., 2013) и хомячков рода *Allocricetulus* (Клевезаль и др., 2015) зимняя спячка отражалась на поверхности резцов совершенно иначе, чем у сусликов и сурков, у которых четко выражено изменение границы эмали и дентина над участком очень узких приростов (Клевезаль, Лобков, 2008; Клевезаль, Щепоткин, 2012).

После выхода животных из спячки характер суточной активности животных формируется под влиянием множества факторов. Принято считать, и на примере ряда видов подтверждено прямыми наблюдениями, что ритм суточной активности имеет видоспецифичный характер (Ердаков, 1984; Соколов и др., 1978). Ритмы суточной активности универсальны среди животных и их специфическая картина адаптирована у каждого вида к его экологической нише.

В целом создается мнение, что у многих животных, от одноклеточных до человека (Aschof, 1960; Pengelley et al., 1976), в ходе эволюции развилось чувство времени, основанное на действии эндогенных часов, захватываемых экзогенными ритмами. Концепцию об экзогенной регуляции циркадных ритмов отстаивал Ф. Браун (Браун, 1977), но ряд различных данных говорят о том, что ритмы могут быть подлинно эндогенными (Marler, Hamilton, 1966). Считается, что основные характеристики циркадных ритмов генетические (Aschof, 1960). Большинство из этих ритмов имеют примерно 24-часовую периодичность и синхронизированы с ежедневным световым циклом, в результате образуются типичные для видов модели активности например: дневная, ночная и сумеречная (Marques, Waterhouse, 2013; Saper, 2013). В зависимости от количества сменяемых друг друга периодов деятельного состояния и покоя суточную активность разделяют на несколько типов. Модальная активность, в виде одновершинной кривой, свойственна, например, барсуку (*Meles meles*), хохлатому дикобразу (*Hystrix cristata*), ласковидному лемуру (*Lepilemur mustelinus*) и шимпанзе (*Pan troglodytes*). Бимодальная активность, в виде двухвершинной кривой хорошо выражена у некоторых видов летучих мышей (*Micro chiroptera*), сусликов (*Spermophilus*), сурков (*Marmota*) и лесной мыши (*Apodemus silvaticus*) (Барабаш-Никифорова, Формозова, 1963; Глушакова и др., 2006). Полимодальная активность (в виде многовершинной кривой) характерна для землероек (*Soricidae*), кошек (*Felidae*), енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides*) и полевок (*Arvicolinae*) (Тупикова, Кулик, 1954). Неудивительно, что ритмы покоя и активности распространены в животном мире так широко. Если ночная активность невыгодна, лучше всего сидеть неподвижно в надежном месте и сохранять как можно больше энергии и наоборот.

Большинство животных сталкивается с различными условиями днем и ночью. Такие изменения действуют на них как прямо, так и косвенно. Например, под влиянием колебаний температуры, освещенности и т. п. могут меняться доступность пищи и число хищников. Приспосабливаясь к различиям условий днем и ночью, животное производит суточное распределение активности,

представленной многими типами поведения, которые в совокупности образуют распорядок, повторяющийся с небольшими отклонениями изо дня в день. Можно заметить, что каждый тип активности имеет тенденцию следовать типичному суточному ритму. «Режим дня» в целом у животных изучен сравнительно мало (Daan, 1984), но суточные ритмы привлекли к себе значительное внимание специалистов по циркадным часам (Rusak, Boulos, 1981).

В отличие от литературных данных, описывающих механизмы, лежащих в основе моделей активности, влияние внешних экологических переменных на эти модели были плохо изучены и не очень хорошо поняты (Enright, 1970; Halle, 1993), в первую очередь, из-за трудностей, связанных с определением и количественной оценкой многих факторов, которые влияют на активность животных (DeCoursey et al., 2000).

В зависимости от своей экологии, животные придерживаются такого суточного распорядка, который максимально увеличивает ценность разных видов его активности для выживания. Так, получены доказательства межвидового социального влияния на ритмику поведения. Так, кабан (*Sus scrofa*) в природных безопасных условиях является дневным животным. В непосредственной близости от жилья человека кабан имеет пик активности в темное время (Русаков, Тимофеева, 1984).

Большое влияние на активность грызунов оказывает температура воздуха, влажность, осадки и наличие еды (Gattermann, 2008; Fritzsche, 2009; Simeonovska-Nikolova, Dekov, 2013; Mrosovsky, 2003; Dunlap et al., 2004). Летом, в часы наиболее высокой температуры наблюдается резкое снижение активности большинства млекопитающих; они укрываются в норах и т. п. убежищах, что предохраняет их от перегрева.

Связь ритмики активности с типом питания отчетливей всего выражена у ночных и круглосуточно активных видов. Многофазность суточной активности ряда мышевидных грызунов, землероек и некоторых других млекопитающих обусловлена тем, что они вынуждены несколько раз наполнять желудок пищей; обеспечить себе суточную кормовую норму за один прием они не могут.

Европейская лесная (*Apodemus sylvaticus*), желтогорлая (*Apodemus flavicollis*), японская лесная (*Apodemus speciosus*) и полевая (*Apodemus agrarius*) мыши деятельны преимущественно ночью и могут в дневное время не выходить из гнезда в течение 2-8 часов. Такие продолжительные перерывы поиска и поедания корма среди мелких грызунов свойственны только видам, питающимся высококалорийной пищей — семенами, орехами, насекомыми, насыщающими зверьков на достаточно значительный срок (Тупикова, Кулик, 1954).

Большинство мелких видов млекопитающих ведут ночной образ жизни, чтобы снизить давление хищников (Halle 1993; Moreno et al. 1996; Gerkema et al., 2013; Levy et al., 2012; Van der Vinne et al., 2015; Halle 1993; Moreno et al. 1996; Gerkema et al., 2013). Некоторые исследования связывают сдвиг активности грызунов с риском нападения хищников. Фенн и Макдональд (1995) наблюдая за суточной активностью обычных ночных диких крыс (*Rattus norvegicus*) обнаружили, что крысы были активны в течение дня, чтобы избежать хищничества ночных лис (*Vulpes Vulpes*) (Fenn, Macdonald, 1995). Койоты (*Canis latrans*) подвергающиеся человеческому преследованию в течение дня, вели в значительной степени ночной образ жизни, но когда преследования прекратились, картина активности койотов была смещена на более светлое время суток (Kitchen et. al., 2000). Таким образом, выживаемость зимоспящих животных в летний активный период зависит, как от их способности избежать хищников, так и от количества времени проведенного в поле для наживки и запасаения кормов (Sih, 1980; McNamara, Houston, 1987; Lima, Dill, 1990). Животные сталкиваются с дилеммой в котором увеличение времени активности в поле приводит к повышенному риску гибели от хищничества (Lima, Dill, 1990; Brown, Kotler, 2004; Verdolin, 2006). Для выживания животные должны сбалансировать этот компромисс так, чтобы суточная активность была максимальной в периоды, когда наименьший риск гибели от хищников и это позволило бы решить с наименьшими потерями энергетические проблемы животных. Так, для большинства мелких млекопитающих активность дневная с тем, чтобы избежать прессы хищников (Halle, 1993; Moreno et al. 1996; Gerkema

et al. 2013). При возникновении необходимости, например, в ответ на дефицит кормов или изменения других факторов, возможны и временные изменения суточной активности (Roll et al. 2006; Van der Vinne et al., 2014; Bennie et al., 2014). Степень растительного покрова имеет влияние на суточную активность обыкновенных хомяков (Wendt, 1989; Kaiser, Stübbe, 2003). В целом, многим млекопитающим свойственна большая пластичность и лабильность ритма активности, что позволяет им приспосабливаться к меняющимся условиям среды.

В 90-х годах прошлого столетия на сельскохозяйственных полях Хунзахского плато, активность хомяка Радде значительно сокращалась, как только начинались осенние работы, связанные с уборкой урожая (Омаров, 1995). Эти данные указывают на то, что контроль ритмов активности у хомяков намного сложнее и чувствительнее к факторам окружающей среды, чем ранее предполагалось (Fritzsche, 2008; Gatterman et. al., 2008).

Такая стратегия (переключение активности) способствует максимальному выживанию в меняющейся среде. В целом эти и другие результаты показывают, что суточные ритмы активности не являются жесткими, а их гибкость позволяет быстро приспосабливаться к изменению характера кормообеспеченности и суточной активности хищников в конкретный момент времени. Такая стратегия способствует максимальному выживанию мелких млекопитающих животных в меняющейся среде.

Суточная активность многих животных изучалась и в лабораторных условиях, что позволяет сравнить их с данными полученными в естественных условиях и попытаться найти объяснение различий, если таковые имеются. В лабораторных условиях были проведены наблюдения за ритмами активности различных грызунов (Wendt, 1989a; Wollnik et al., 1991; Wassmer, 1997). В основном лабораторные исследования показали, что все примерно 20 известных видов хомячков, ведут ночной образ жизни (Палль, 1941; Aschoff, 1973; Веревкин, Миронов, 1984; Gattermann, 1984; Mrosovsky, 1998; Refinetti, 1992; Eibl-Eibesfeldt, 1953; Nehay et. al., 1977; Wollnik, Schmidt, 1995; Wynne-Edwards,

1999; Smale et al., 2003; Weinert, 2009). По крайней мере, для сирийских хомяков различия этого предположения приведены с регистрацией на полях (Gattermann, 2008; Fritzsche, 2009; RE Johnston 2005, 2006, неопубликованные данные; Weinert et al., 2001).

Один из классических видов млекопитающих, используемых для исследования ритмов активности, является сирийский хомяк (*Mesocricetus auratus*). В то время как, в лабораторных условиях сирийским хомякам характерна ночная форма активности (Gattermann, 1983; Refinetti, 1992; Mrosovsky, 1998; Gatterman et al., 2008), в дикой природе обнаружили, что самки были активны исключительно в дневное время, а самцам характерна активность в течении 24 - часового периода (Johnston, 2005, 2006; Weinert et al., 2001). Предполагают, что активность в светлое время суток, наблюдающаяся у самок хомяков может быть вызвана несколькими факторами: избегание ночных хищников, избегание низкой ночной температуры (Gatterman et al., 2008). С другой стороны, в некоторых случаях хомяки ограничивают свою активность во избежание высоких полуденных температур (Fritzsche et al., 2008; Simeonovska-Nikolova, Dekov, 2013). Непродолжительная суточная активность показывает, что самки сбалансировали кормовые потребности, опасности нападения хищников и потенциальный тепловой стресс.

Объясняя различия между активностью животных в природе и в неволе Леви с соавторами (2007), обнаружили, что лабораторные золотые колючие мыши (*Acomys russatus*) ведут ночной образ жизни, в то время как, в природе активны днем (Levy et al., 2007). Они предположили, что природные сигналы в поле маскируют внутренние ритмы, в результате мы получаем картину активности, которая отличается в поле и в лаборатории.

Тем не менее, мы не знаем, какой активности придерживаются хомяки внутри своей норы. Попытки получить эти данные были неудачными из-за технических проблем. Таким образом, эти результаты поднимают многие вопросы об экологических переменных, которые формируют картину активности и различия между лабораторными и полевыми результатами. В

большинстве лабораторных исследований в ритмах активности использовали различные автоматические методы записи, такие как беговые колеса и наклоняемые клетки (Ashby, 1972; Decoursey, 1964; Gattermann, 2004). Недостатком такой формы записи является то, что он выбирает только один критерий активности.

Многие исследования по изучению ритмов активности были проведены в лабораторных условиях, а данных по активности в поле очень мало (Calisi, Bentley, 2009; Morgan, 2004; Smale et al., 2003). Для того чтобы получить полное представление о биологических ритмах и их пластичности необходимо расширить диапазон экспериментов, проводимых в неволе и в природных условиях (Smale et al., 2003), т.к. некоторые результаты исследований показали различия в характере активности хомяков в лаборатории и в природе (Calisi, Bentley, 2009).

Для различных видов хомяков характерны различные картины активности. Для обыкновенного хомяка проведены исследования по ритмам активности как в естественных условиях (Karaseva, Shalaeva, 1965; Бердюгин, Большаков, 1998; Ziomek et al., 2011), так и в лабораторных (Wollnik et al., 1991) и в полуприродных условиях (Monecke, Wollnik, 2005). Хомяки приспосабливаются к сезонным изменениям в окружающей среде, также как, к ежегодным ритмам репродукции и массы тела, которые находятся под контролем эндогенных циркадных часов (Stumpf, Weinert, 2011). Периодические изменения фотопериода регулируются циркадными часами в течение 365 дней (Monecke, Wollnik, 2003). Для хомяка год начинается в спящем режиме глубоко в норе, где он не имеет никакой информации о времени. Тем не менее, в начале весны начинается возобновляться вся его репродуктивная система, которая была неактивной в течение всей зимы. Если же все в порядке, хомяк покидает нору и начинает поиск партнера (Pévet et al., 1989; Monecke, 2001).

Суточная активность у хомяков между половыми и возрастными группами различается в зависимости от местообитания и по данным одних авторов составляет для молодых и лактирующих самок от 4 до 22 часов с полимодальной

кривой, а взрослым самцам характерно два пика активности, первый с 4 до 8, а второй от 18 до 22 часов (Телицина и др., 1998; Monecke, Wollnik, 2004a; Ziomek et al., 2011). А по данным других авторов обыкновенным хомякам в большей степени характерна ночная форма активности (Górecki, 1977; Бердюгин, Большаков, 1998).

Как и для многих других видов грызунов, активность самцов выше, чем у самок связано это с тем, что самцы в поисках самок преодолевают большие расстояния и тратят больше времени (Карасева, Шалаева, 1965; Wendt, 1989a). Так же самки более привязаны к своей норе, чем самцы особенно во время выхода сеголеток.

Сирийские хомяки показывают бимодальную кривую с пиками активности утром и вечером (Gatterman, 2008). Время активности за сутки, проведенное сирийским хомяком, на поверхности составила 87 мин; в основном все это время хомяк провел в поиске пищи. С изменением температуры общая картина активности не изменилась (Gatterman, 2008). Не полностью ясны аспекты активности хомяка Ньютона в Болгарии и в Румынии, по некоторым данным хомяк Ньютона придерживается ночной активности (Peshev, 2004), а по другим, ему характерна активность в течение всего дня (Попов и др., 2007), с двумя пиками активности утром и вечером (Simeonovska-Nikolova, Dekov, 2013).

Также малоизученным видом на сегодняшний день является хомяк Брандта. По данным Бухникашвили (2001), хомяку Брандта не характерна определенная картина активности, они встречаются в течение всего дня.

Хомяк Раде по данным ученых С.И. Огнева (1924), Л.Б. Беме (1925), Н.Н. Дюкова (1927) и М.Г. Яковлева и др. (1954), наблюдавших за ним считается сумеречным животным, а по данным Омарова (1995), хомякам в августе характерна бимодальная картина активности с пиком активности в утренние и вечерние часы. В то же время отметим, что все эти данные разрозненные и до сих пор нет общей картины суточной активности хомяка Раде во все месяцы активности начиная с мая до сентября. С учетом того, что в сжатые сроки хомяки должны успеть размножиться, нажироваться и сделать зимние запасы

можно ожидать, что суточная активность в разные месяцы у хомяков будет функционально отличаться и соответственно будут отличаться и кривые активности. В связи с этим сохраняется необходимость в проведении целенаправленные исследования по суточной активности хомяка Радде начиная от выхода из спячки (май) и до залегания в спячку (сентябрь).

Суточная активность животных во многом зависит от специфики распределения особей в пространстве. Важнейшим аспектом структуры популяций является пространственная организация, закономерно изменяющаяся в зависимости от условий года, сезона и динамики численности и определяющая характер связи животных со средой (Шварц, 1967; Флинт, 1983; Gilpin, Soule, 1986; Гилпин, 1987; Горшков, 2006; Мухачева, 2007). В этой связи очень важной задачей для экологов является количественно оценить, в какой степени особи того или иного вида разобщены в пространстве, либо, напротив, объединены.

Хотя грызуны живут преимущественно оседло (за исключением периодических миграций), тем не менее, особи одного вида не располагаются неизменно в одних и тех же координатах. В природе каждая особь занимает определенный участок обитания, в пределах которого, как отмечено У. Бартом (Burt, 1943), она осуществляет деятельность, связанную с использованием убежищ, питанием, отдыхом и размножением. В зависимости от вида, индивидуальный или групповой участок обитания занимает площадь от нескольких десятков до сотен и даже тысяч квадратных метров (Громов, 2008). Исследование участков обитания исключительно важно в изучении экологии млекопитающих (Metzgar, 1972). Конкретные формы пространственной структуры популяций зависят от биологической специфики вида и предопределены многими факторами, среди которых важнейшую роль играет плотность популяций (Шилов, 1991). В этой связи значительный интерес представляет проследить как меняются особенности использования территории животными при резком сокращении их численности.

Грызуны ведут оседлый образ жизни, поэтому им свойствен интенсивный тип использования пространства, при котором особи или отдельные группировки

в течение длительного времени эксплуатируют ресурсы относительно ограниченных индивидуальных или групповых участков обитания (Громов, 2008). Попытки классификации пространственной структуры и социальной организации грызунов ранее были единичными и ограничивались отдельными систематическими группами, например, наземными беличьими (Crook et al., 1976; Armitage, 1981) и песчанками (Бурделов, 1974; Пасхина, 1981; Громов, 2000).

Размеры индивидуальных участков зависят от видовой принадлежности, биологических особенностей, возраста, пола животного и, конечно, от кормовых условий. Богатые кормами участки имеют обычно меньшую площадь по сравнению с малокормными, участки самцов, как правило, бывают крупнее участков самок и молодых животных. Виды, питающиеся грубыми растительными кормами, имеющимися в изобилии, занимают меньшие участки, чем потребители семян, луковиц и т. п., вынужденные при поисках корма обследовать большие площади (Уленбрук, 2009).

Большинство зимоспящих грызунов активны в период максимальной кормообеспеченности, что часто определяет их относительно высокие плотности, превышающие пороговый уровень. В этих условиях внутривидовая борьба за территорию часто служит важнейшим фактором ограничивающим численность этих видов (Musachia, 1954; Hawbecker, 1958; Packard, 1958; Bendell, 1959; Солдатова, 1962; David, Stokes, 1963; Drabek, 1970, 1973; Quanstrom, 1971; Michener, 1972; Steiner, 1972; Michener, 1973, 1979; Wistrad, 1974; Dunfold, 1975, 1977; Середнева, 1978; Sherman, Morton, 1979; Магомедов, 1980). Так, к примеру у сурков охраняется территория семейного участка. При этом популяция в целом - даже при высокой плотности населения - использует для сбора корма не более 12% территории (Середнева, 1978). В таких случаях в популяциях в зависимости от величины семейной группы, включается внутрипопуляционный фактор, который активно регулирует плотность через ингибирование размножения и увеличения смертности. В работе Д. Визе (1985), показан механизм регуляции численности обыкновенного хомяка основанный на

социальном стрессе самок в переуплотненных популяциях в период беременности, что приводит к резкому снижению интенсивности размножения и увеличению смертности детенышей (Wise, 1985). Противоречащие этим заключениям, данные получены Суровым с соавторами (2016), в переуплотненных городских популяциях агрессивность обыкновенных хомяков снижается (Суоров и др., 2016).

Для многих видов семейства хомяковых характерен агрессивный стереотип поведения, проявляющийся в жесткой индивидуализации территории (Дюков, 1927; Зверев, 1931; Cameron et al, 1985; Eibl-Eibesfeldt, 1953; Wise et al., 1986; Gergory et al., 1988; Громов, 2008 и др.), следствием чего, как правило, является формирование хорошо развитых внутривидовых механизмов регуляций. Показано, например, что для рода *Cricetulus* оптимальная плотность и стабильный тип динамики численности в большей степени определяется непосредственными агрессивными взаимодействиями между особями (Суоров и др., 1988).

По данным Кулик (1962) и Телицына и др., (1998) площадь индивидуальных участков обитания у самцов обыкновенного хомяка может достигать до 6100м², а у самок 1000м². При этом самцы отличаются более высокой подвижностью, чем самки и они по размерам перекрывают участки нескольких самок. Так же для самок характерна большая привязанность к своей норе, чем у самцов (Карасева, 1962).

Дальность перемещений животных связана с типом питания и поиском половых партнеров животными. Семеноядные зверьки, как правило, гораздо подвижней, чем зеленоядные, что связано со спорадической рассеянностью семян по территории (Наумов, 1948). Радиус перемещения полевых мышей - 150-250м (Никитина, Меркова, 1963), тогда как у зеленоядных серых полевок он всего 50 м (Карасева, Ильенко, 1957). В питании хомячков преобладают семена, поэтому по подвижности они ближе к мышам, чем к полевкам (Никитина, 1971). Самая дальняя точка от норы, на которую отходили забайкальские хомячки по данным (Соколова и др., 1989) - 140 м, а у серого (Тупикова и др., 1956) - 100 м.

Взаимное расположение участков тоже различно у животных разных видов, и степень перекрывания участков обитания отражает интенсивность контакта между зверьками (Солдатова, 1962). Расположение индивидуальных участков самок обыкновенного хомяка больше напоминает таковое мышей (Blair, 1942; Меркова, 1954; Mineau, Madison, 1977; Панченко, 1983), чем полевок, у последних индивидуальные участки самок никогда не перекрываются (Blair, 1943; Наумов, 1951; Карасева, Ильенко, 1957; Reichtein et al., 1960).

Объект нашего исследования хомяк Радде (*Mesocricetus raddei avaricus* Ognev et Heptner, 1927), относящийся к роду средние хомяки. В работе К.З. Омарова (1995) показано, что хотя хомяку Радде не характерны четко очерченные в пространстве охраняемые индивидуальные участки, зверьки активно охраняют территорию только в зоне прямой видимости, ограниченную на межевых склонах ближайшими окрестностями временных и постоянных нор, а также территорию непосредственно примыкающую к системе троп и местам кормежки. Все данные по использованию территории и суточной активности хомяка Радде получены в 90-х годах условиях высокой кормообеспеченности зерновыми и высокой численности хомяков (Омаров, 1995, 1997; Магомедов, Омаров, 1995, 2000; Магомедов и др., 2001). После 2005 года в горном Дагестане резко сократились посевы зерновых, которые стали замещаться овощными (картофель, морковь). Длительная связь хомяка Радде с агроландшафтами потенциально могла привести к утрате адаптаций вида к обитанию в естественных биотопах. Одним из наиболее негативных последствий этого процесса является нарушение пространственной организации популяций, ускорение процесса дробления ареала и усиление экологической контрастности среды, что проявляется в чередовании пригодных, мало пригодных и совершенно непригодных участков, пространственной разобщенности местообитаний. Одной из задач нашей работы как раз является выяснить как хомяк Радде сотни лет назад адаптировавшийся к существованию в агроценозах и достигавший здесь предельно высоких плотностей сохранил способность функционировать в отсутствии этих условий.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Районы проведения исследований

Полевые и лабораторные исследования проводили с особями, добытыми из природной популяции хомяка Радде:

- 2009-2018 гг. сс. Хунзах и Мочох, Хунзахского района (1680 м н.у.м.).
- 2016-2017 гг. с. Хосрех, Кулинского р-на (2100 м н.у.м.).
- 2009-2012 гг. НЭБ «Черноголовка» Института проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН в Московской области.

Для уточнения современного состояния хомяка Радде, а также близкого ему вида хомяка Брандта в пределах их ареала во Внутреннегорном и Горном Дагестане в 2010-2018 гг. были проведенные маршрутные учеты, которые были сопоставлены с литературными данными по распространению и численности хомяка Радде (Беме, 1925; Дюков, 1927; Лавровский, Колесников 1956; Омаров, 1995) и хомяка Брандта (отчеты ДПЧС 1988-1995; Омаров, Яровенко, 2010). Кроме того, были проведены специальные сравнительные исследования состояния популяции хомяка Радде в Хунзахском и Кулинском районах Дагестана, существенно отличающихся в настоящее время долей посевов зерновых в агроландшафтах. В результате было установлено, что в Хунзахском районе популяция хомяка Радде сохранилась в агроландшафтах с. Мочох 42° 40' 30"N, 46° 37'55"E, высота 1670 м н.у.м. где были заложены модельные учетные площадки (рис. 1).

Для изучения суточной активности и использования территории в естественной среде (ЕУ) обитания использовали методы: «Field animal identification system» - система идентификации животных в поле), именуемое в дальнейшем как «FAIS», радиотелеметрии и повторных отловов, а в лаборатории (ЛУ) для изучения суточной активности применяли метод «Passive infrared» - пассивных инфракрасных датчиков движения, далее указанный как

«PIR». Для изучения характера протекания зимней спячки в ЛУ и приближенных к естественным условиям обитания использовали метод термолонггинга, совмещенный с методом выявления «зоны спячки» на резцах. Для наглядности возможных социальных контактов между хомяками вне норы и вычисления возможных хищников, которые охотятся на хомяков использовались фотоловушки.



Рис. 1. Агроландшафты с.Мочох, с площадками исследования. Красными точками обозначены норы, в которых были пойманы хомяки для работы.

2.2. Методы исследования

Учеты численности. Учеты численности хомяка Радде проводились в агроландшафтах с. Хунзах, Хунзахского района, с. Хосрех, Кулинского района, а хомяка Брандта в агроландшафтах с. Урма, Левашинского района. Учеты проводились во всех биотопах, где в 90-е годы встречались хомяки: естественные луга, с/х поля и межевые склоны.

Плотность популяции хомяка Радде оценивалась по результатам абсолютных учетов после полного выхода хомяков из спячки и перед их залеганием в спячку. Размер учетной площадки составлял 0,25 га. В дальнейшем результаты учетов пересчитывались на 1,0га.

На естественных лугах было заложено десять опытных участков. Ширина опытных участков составляла 30-35м, а длина 450-500м.

На с/х полях были заложены опытные участки как на полях, которые находились под паром (n=3), так и на полях с посевами (n=10). Размер опытных участков составлял 30м на 350м.

На межевых склонах было заложено десять опытных участков. Размеры варьировали от 3-10 метров в высоту и до 200-300 метров в длину с дальнейшим пересчетом данных на 1 га.

Радиотелеметрия. Методическая часть работы включала несколько этапов. На первом этапе мы нашли жилые норы и выбрали модельный участок для проведения наблюдений. Мы пронумеровали норы и установили около нор флажки. Затем с помощью живоловок мы отловили 4-х особей и вживили в их полости датчики. Через день мы выпустили их в свои норы и визуальное отслеживали затем в течение нескольких суток все их передвижения с помощью антенн настроенных на частоты датчиков. В конце работы все хомяки с датчиками были выловлены обратно.

В 90-е годы совместно с визуальными наблюдениями для изучения активности и использования территории использовалась радиотелеметрия (Омаров, 1995). Исследования по изучению активности в ЕУ с одновременным использованием электронных колец и визуального наблюдения были проведены на сирийском хомяке (*Mesocricetus auratus*) и результаты полученные этими методами практически совпадали (Larimer et al., 2010). Мы предполагаем, что даже разные методы в 90-е г. и сейчас показывают различия, и это не связано с самими методами.

Метод повторных отловов. При мечении животных применяли жестяные ловушки с двумя падающими дверями, которые настораживаются на подвижном коромысле, соединенном с подвижным дном ловушки, а также обычные железные пружинные живоловки (вьетнамки), а также путем выливания животных из нор. В качестве приманки использовали семечки, морковь и корки хлеба с подсолнечным маслом. Хомяки ловились на все приманки одинаково.

Обычно ловушки проверялись 3-4 раза за сутки. В журнале учетов для всех отловленных хомяков регистрировали массу тела, возраст и их половую принадлежность. Всех отловленных животных метили классическим методом путем ампутацией пальцев с дальнейшим их выпуском в свою нору.

Метод электронных колец «FAIS». В 2012-2014 гг. для изучения суточной активности, социальной активности и использования территории хомяков параллельно с визуальными наблюдениями была использована система полевой идентификации животных в поле «FAIS» (Чунков и др., 2014), которая также использовалась в ЕУ обитания и в ЛУ для изучения активности *M. auratus* (Fritzsche, 2008; Larimer et al., 2010).

Это метод подробно изложено в нашей методической статье, посвященной полевым методам изучения активности хомяков (Чунков и др., 2013). «Метод основывается на использовании специальных подкожных электронных чипов и считывающих колец. Эта так называемая «полевая система идентификации животных» (FAIS) состоит из пластиковых колец диаметром 60 мм и высотой 40 мм (специально адаптированных под размер изучаемого вида животных), вставляющихся вплотную в отверстие норы (рис. 2). Кольца оборудованы датчиками в два фотоэлектрических барьера друг над другом. Миниатюрный электронный чип с индивидуальным кодом был внедрен под кожу исследуемых животных. При прохождении чипированных особей через кольцо автоматически фиксируется их индивидуальный номер, время и направление прохода. Данные сохраняются на прилагаемом к каждому кольцу регистрирующем устройстве. Каждый день данные передаются на ноутбук.

Таким образом, система позволяла одновременно и дистанционно наблюдать за перемещением, вненоровой активностью и социальными взаимодействиями всех меченных чипами особей в поселении. В то случае, если в нору заходила/выходила немеченая чипом особь, датчики регистрировали просто факт прохождения через кольцо. Следует отметить, что недостатком этой методики является то, что продолжительность вненоровой активности зверьков могла быть завышена, поскольку часть времени они могли проводить в другой

(не оснащенной кольцом) норе» (Чунков и др., 2013). Для исключения ошибки мы постоянно мониторили исследуемый участок и исключали из анализа активности отсутствие хомяка в норе больше 30 минут.

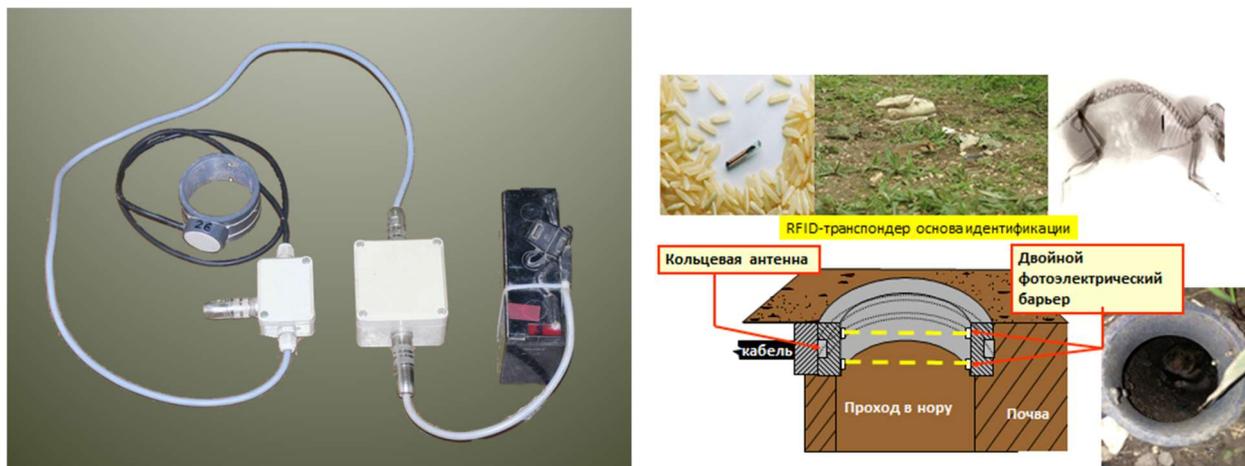


Рис. 2. Схема работы метода идентификации животных в поле.

За площадь участка обитания особи принимали минимальный выпуклый многоугольник - MBM (Schoener, Schoener, 1981), в углах которого расположены норы, хоть раз использованные данной особью (табл. 1).

Фотоловушки. Для сбора информации были использованы фотоловушки модели Stelth Cam (рис. 3). Фотоловушки были установлены на расстоянии 2-3 метров от норы и проработали с июля до сентября 2014 года. Фотоловушки проверяли с интервалом в 5-6 дней, при этом отмечалось количество отснятых кадров.



Рис. 3. Запасающая деятельность хомяка Радде.

Термологгинг. «Метод основан на фиксировании различий температуры тела животного при активности и в покое при помощи термонакопителей. Термологгеры, спроектированные Д.В. Петровским, позволяют с заданной частотой регистрировать температуру тела с точностью не ниже 0.2°C (Петровский, 2008). Масса имплантируемого датчика вместе с оболочкой из биологически нейтрального материала не превышает 1,5г. Разрешающая способность накопителя составляет 0.06°C, время работы зависит от частоты регистрации данных и емкости батареи (12–24 месяца при ежечасной регистрации). Термонакопители имплантируют в брюшную полость экспериментальных животных под наркозом» (Чунков и др., 2013). После реабилитационного периода прооперированные особи с датчиками в течение нескольких дней восстанавливались в отдельной клетке. Случаев гибели зверьков с имплантированными датчиками в течение нескольких дней после операции не зафиксировано. После выхода животных из спячки датчики извлекают, показания считывают (программа Ecologger 2.3) и обрабатывают статистически.

Этот метод мы использовали для изучения зимней биологии хомяка Радде и Брандта. «В первых экспериментах по исследованию спячки в лабораторных условиях (6 хомяков разных поло-возрастных структур содержались в ванночках при естественном фотопериоде и температуре) зверьки не смогли выйти из спячки и погибли, когда температура окружающей среды снизилась ниже –6°C. Поэтому для всех последующих экспериментов мы адаптировали методику содержания животных» (Чунков и др., 2013). В первом случае мы соорудили жестяной короб площадью 100 × 100 см и высотой 130 см, в котором последующем выпускались хомяки перед залеганием в спячку. Короб был вкопан в землю так, что 30 см его высоты оставались на поверхности. Внутри короба был поставлен домик с запасом корма. Таким образом, хомяк не мог покинуть пределы клетки и был вынужден уйти в спячку в клетке. Такой вариант эксперимента мы провели четыре раза и во всех случаях хомяки

выходили из спячки, на двух самцах и на двух самках, но в случае хомяк смог убежать из клетки, но в последующем один был пойман обратно живым. Только в одном случае термонакопитель дал сбой и мы смогли прочитать только начальный этап спячки. В другом случае, в июле 2010 года на НЭБ Черноголовка, мы выпустили четырех хомяков в вольер 400м², в двух из которых были имплантированы термонакопители, но мы смогли поймать только одного самца, который погиб в конце марта. В естественной среде обитания мы провели этот эксперимент четыре раза, но не смогли весной поймать обратно хомяков с термодатчиками. У 4 особей был проанализирован 78 период гипотермии на длительность пребывания животных при температуре тела в диапазоне от 1 до 28°. Началом остывания считали с момента, когда t тела начинала устойчиво понижаться не менее чем на 0.05°C за 20 мин, а началом разогрева, когда t тела начинала подниматься со скоростью не менее 0.05°C за 20 мин. В аналогичных условиях были проведены исследования и для двух других видов *M. brandti* и *C. cricetus*.

Запись спячки на резцах. Мы исследовали нижние резцы 9 хомяков, обитавших в агроландшафтах близ с. Хунзах (42°33'17" с.ш., 46°42" в.д., высота 1695 м над ур.м.) и 2 хомяков с агроландшафтов с. Мочох (42°40'3" с.ш., 46°37'55" в.д., высота 1670 м над ур. м.) Хунзахского р-на Республики Дагестан, которые у нас ушли в спячку в жестяном коробе с термонакопителями. Один хомяк (№ 147) был пойман в с. Мочох 20 августа 2016 г., и 5 октября 2016 г. ему был имплантирован термонакопитель, рассчитанный на регистрацию температуры тела с интервалом 30 мин. Седьмого октября 2016 г. хомяка поместили в короб. Когда 14 апреля 2017 г. короб откопали, в нем не было ни хомяка, ни корма в домике. Хомяк был пойман 26 мая 2017 г. около норы, которую он вырыл в двух метрах от короба, 28 мая 2017 г. термонакопитель был удален, и 5 июня 2017 г. хомяка умертвили. «Второго самца с термонакопителем с июля 2010г. содержали при ЕУ в огороженном полигоне размером 400 м² на научной экспериментальной базе ИПЭЭ РАН “Черноголовка” Московской обл. Зерносмесь и овощи предоставляли в избытке. Зверек самостоятельно вырыл

нору в песчаном грунте, прожил в полигоне 9 месяцев и погиб в зимовочной норе в период очередной гипотермии в конце марта 2011г. Резцы еще 9 хомяков были взяты из коллекции К.З. Омарова, они были отловлены на Хунзахском плато в июне-июле 1990 и 1991 г.г. Все резцы осторожно очищали от пленок и исследовали под биноклем Leica StereoZoom 6 Photo, подбирая такой угол падения света, при котором рельеф поверхности резца выявлялся наиболее полно, после чего фотографировали цифровым аппаратом на фоне линейки с ценой деления 0.5 мм. Кроме того, несколько зубов разных особей были исследованы на цифровом микроскопе Keyence VHX-1000. Приросты измеряли и подсчитывали на медиальной поверхности резцов. Промеры делали в программе Фотошоп по снимкам цифровым аппаратом, а также (№ 147) и программой VHX-1000» (Клевезаль, Чунков и др., 2018).

Мониторинг активности при помощи датчиков движения (PIR).
«Принцип работы PIR (Passive Infra Red) -датчиков заключается в том, что любой объект, обладающий какой-то температурой, становится источником электромагнитного (теплового) излучения. Длина волны этого излучения зависит от температуры и находится в инфракрасной части спектра. Это излучение невидимо для глаза и улавливается только PIR-датчиками. Датчики сами не излучают, а только воспринимают излучение с длиной волны от 7 до 14 μm . PIR-датчик содержит чувствительный элемент, который реагирует на изменение теплового излучения. Если оно остается постоянным, электрический сигнал не генерируется. Для того чтобы датчик среагировал на движение, применяют специальные линзы с несколькими фокусирующими участками, которые разбивают общую тепловую картину на активные и пассивные зоны, расположенные в шахматном порядке. Животное, находясь в сфере работы датчика, занимает несколько активных зон полностью или частично. Поэтому даже при минимальном движении происходит перемещение из одних активных зон в другие, что вызывает срабатывание датчика. Данный метод применяется только в ЛУ» (Чунков и др., 2013).

Методом PIR в лаборатории НЭБ «Черноголовка» получены паттерны активности хомяка Радде в июле. Исследования проводились на самцах и самках разного возраста пойманных 2010 году в с. Мочох, Хунзахского района, РД, которые были перевезены на НЭБ «Черноголовка» в том же году. Хомяков держали по отдельности в жестяных клетках с шириной и высотой 60см и длиной 1м. Опилки и сено, которые использовались в виде подстилки, менялись каждые две недели. В качестве корма хомякам предлагали свежие овощи, семечки, овес и вода, которые были доступны без ограничений. Для имитации норы был сооружен маленький деревянный домик с одним входом. Дополнительно, территория, где находились клетки, была огорожена металлической сеткой, чтобы кошки и собаки не тревожили хомяков своим присутствием. Клетки поставили под крышу с естественными температурными условиями и с природным световым режимом. Пассивные инфракрасные датчики (PIR) были установлены над крышей клетки, таким образом, что они фиксировали движение хомяков во всех секторах клетки, кроме спальной камеры. Наблюдения велись круглосуточно. Обработку полученных данных проводили с использованием программы Microsoft Excel 2010. Как и полевые данные, эти данные были использованы для расчета, какое количества минут в час животное было активным.

2.3. Методы статистической обработки данных

Для статистической обработки данных использовались программы (Statistica 10.0), а для обработки данных термонакопителей Петровского - программы (Ecolgger 2.3 и Excel 2003).

При отсутствии нормального распределения переменных (критерий Колмогорова-Смирнова) для сравнения независимых выборок использовали тест Манна-Уитни. Статистическую достоверность различий при нормальном распределении оценивали с помощью t-критерия для независимых групп и зависисых групп. Коэффициент ранговой корреляции Спирмена использовали

для оценки сопряженности рядов данных. Корреляцию между температурой тела и длительностью периодов гипотермии вычислили с использованием линейной корреляции с нормализованными данными. Используя обобщенные линейные модели со смешанными эффектами (GLMM: generalized linear mixed models) были получены различия и соответствия длительности периодов гипотермии и нормотермии между каждой парой видов. Месяц в анализе был случайным фактором.

Влияние периода наблюдений на изменение зависимых переменных (фактор на долю зерновых и численность хомяка) мы проанализировали с использованием дисперсионного анализа (ANOVA и ANCOVA).

Данные на графиках и диаграммах представлены в виде средних значений и стандартной ошибки среднего ($\bar{X} \pm SE$). Результаты тестов во всех случаях мы считали достоверными, если уровень значимости был строго меньше 0.05.

Методы исследования и объем проведенных исследований приведены в таблице 1.

Таблица 1. Объем проведенных исследований и примененные методики

Методы	Число особей	Число наблюдений
система идентификации животных в поле «FAIS»	n = 32 (17♂ /15♀)	3360 часов, при одновременной работе 4-6 колец
термологгинг	n = 12, в ЛУ(4♂ и 2♀) и ЕУ (2♂ и 2♀)	около 1000 дней наблюдений или 20 160 часов в ЕУ
суточные приросты на поверхности резцов	n = 11, (7♂ и 4♀)	п1-9 хомяки, пойманные в 1990-91 гг. т1-4 хомяки, пойманные в 2011-17 гг.
повторные отловы	n=64 (34♂/30♀)	до 30 отдельных учетов на площадках от 0.25 га до 1.0 га
визуальные наблюдения и радиотелеметрия	n = 4 (2♂ и 2♀)	312 часов
	n=17	9-15 суток
датчики движения «PIR»	n = 9 (8♂ и 1♀)	240 часов для каждой особи в ЛУ

Фотоловушки	n = 3, (1♂ и 2♀)	364 фото; 56 видео в ЕУ
-------------	------------------	-------------------------

ГЛАВА 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Наши экологические исследования популяции хомяка Радде в основном проводились в агроландшафтах с. Мочох, Хунзахского района, которые представляют собой с/х поля, размежеванные между собой террасами. Здесь обитает более – менее стабильная популяция хомяка Радде в Хунзахском районе, Дагестана. Исследования проводились на межевых склонах террас, которые предпочитают хомяки для обитания связи с составом кормов и более выгодным расположением нор по сравнению с с/х полями. Дополнительные исследования были выполнены в аналогичных ландшафтах других зон (Кулинский район, с.Хосрех и Левашинский район, с.Урма), а также на ряде сенокосных угодий.

Как мы отметили выше основные исследования проводились в Хунзахском районе Дагестана (1 700 м н.у.м.), расположенного в центральной части горного Дагестана (Гюль и др., 1959). На севере и на юге территория района занята плоскогорьями, на востоке Гочатлинской, на западе Харахинской котловиной. В Хунзахском районе среди основных климатообразующих факторов особенно важная роль принадлежит рельефу. Рельеф существенно влияет на циркуляцию воздуха.

Среднегодовая температура здесь не превышает 6,6 С. Средняя температура за четыре зимних месяцев составила -0,7°С, а самый холодный месяц – январь(-2,8°С), В марте и в апреле температура держится на уровне 2,4 – 6,3°С, в мае среднемесячная температура составляет 12,5°С. К этому времени, приурочен выход хомяков из спячки. Средняя температура в июне и июле, когда проводились основные наши полевые наблюдения составила 16,1°С, с минимумом 5,5°С и максимум 28,0°С. Постепенно снижаясь среднемесячная температура в октябре составила 5,8°С, (данные с метеостанции «Хунзахская» за 2014 год). Большое значение в распределении температур играет экспозиция

склонов. Так, южные и восточные склоны более теплые и сухие, чем западные и северные (Баламирзоев, 1987).

Атмосферные осадки распределяются очень неравномерно. Среднегодовые осадки составляют 532 мм в год, из них максимальные осадки в июле – 125 мм и минимальные 7 мм – в январе (Эльдаров, 1980).

«Почвы, представляющие собой сочетание обширных террасовых уровней, условно могут быть отнесены к выщелоченным горным чернозёмам (горно-луговые черноземовидные). Генезис этих почв обусловлен двумя типами явлений: естественными процессами денудации, включающими перемещения и накопление материала в результате обваливания, осыпания, смыва и антропогенными, включающие искусственное направление человеком движения материала по склонам таким образом, чтобы образовывались террасы, подходящие для сельскохозяйственного использования (цит. по Ромашкевич и др., 1993). В подавляющем большинстве случаев почвы террасовых территорий, в отличие от распространенного мнения об их естественном происхождении, имеют антропогенную природу (цит. по Агларов, 2016)» (Ушакова и др., 2011).

«Террасирование полей – характерный признак культурного ландшафта Дагестана, не повторяющегося в таких размерах в других частях Кавказа (Агларов, 1986), возникший в 4 – 3 тысячелетии до н.э. на Восточном Средиземноморье (Йемен, Ливан) и далее распространившийся в Закавказье и Дагестан, а затем – по миру (Spenser, Hale, 1961)» (Агалоров, 2016). Академик Н.И. Вавилов отмечал: «В Дагестане можно видеть изумительные земледельческие террасы, расположенные применительно к рельефу огромными многоэтажными амфитеатрами. Вряд ли можно лучше использовать землю, чем это делают в горном Дагестане. В условиях горного Дагестана благодаря длительному отбору выработались особые эндемичные сорта пшеницы и ячменя, отличающиеся скороспелостью и укладывающиеся в своем цикле развития в короткое лето» (цит. по Вавилову, 1936). В результате площади террасированных полей, где сновными культурами были посадки зерновых,

бобовых и бахчевых составили в Горном Дагестане более 100 тысяч гектаров созданной руками человека земли (Вавилов, 1957).

Важной особенностью горного Дагестана является то, что с поднятием в горы вегетационный период постепенно уменьшается: на высоте 985 метров он равен 296 дням, а на высоте 1700 метров - 203 дням. Еще более сокращается с подъемом в горы безморозный период: В Хунзахском районе он составляет 195 дней; последние морозы бывают в 20-х числах апреля, первые – в середине октября. Эти особенности во многом определяют сроки залегания и выхода хомяков из спячки (Омаров, 1995).

Характерной особенностью террас горного Дагестана, имеющего большое значение для хомяка Радде является наличие двух совершенно различных по рельефу, структуре почвенного покрова и характеру растительности биотопов, т.к. на склоне произрастает субальпийская растительность, а на с/х полях до 2005 года по всему горному Дагестану сажали посеы зерновых, бобовых и других культур (рис. 4).



Рис. 4. Террасные поля в Хунзахском районе.

Межевые склоны по характеру растительности представлены типичной субальпийской луговой растительностью (манжетка шелковистая, скабиоза кавказская, володушка, герань Рупрехта, головчатка гигантская и др.) и лугово-степным разнотравьем (парезник, скабиоза дваждыперистая, тимьян, румянка, осока низкая). Особо отметим, что большую роль в разнотравье на межевых склонах играют различные виды бобовых таких как, эспарцет Рупрехта, различные виды клеверов и люцерн, горошек обрубленный.

Эти условия были оптимальны для устойчивого функционирования популяции хомяка Радде, т.к. позволяли ему в июне-июле питаться разнотравьем на склонах, а в августе нажировать и делать зимние запасы высококалорийных зерновых.

В настоящее время ситуация в агроландшафтах Хунзахского района существенно изменилась и на сельскохозяйственных полях в основном засеваются овощные культуры такие как морковь, картофель, капуста, свекла, а доля зерновых (овес, пшеница) в посевах существенно сократилась. Интересно проследить, как эти изменения в агроландшафтах отразилось на состоянии популяции хомяка Радде.

ГЛАВА 4. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ХОМЯКА РАДДЕ В УСЛОВИЯХ СОКРАЩЕНИЯ ПОСЕВОВ ЗЕРНОВЫХ НА ХУНЗАХСКОМ ПЛАТО

4.1. Ареал и систематический статус

Палеарктические хомяки делятся на три отдельные филогенетические группы: *Phodopus*, *Mesocricetus* и *Cricetus*, это родственные виды, появившиеся в позднем миоцене около 7–12 млн. лет назад. (Neumann et al., 2006).

Род средних хомяков *Mesocricetus* включает один вымерший вид *Mesocricetus planicola* Arguropulo, 1941, который был распространен от Апшеронского полуострова до Южной Осетии и четыре современных вида. К числу современных видов относятся *Mesocricetus raddei* (Nehring, 1894), *Mesocricetus newtoni* (Nehring, 1898), *Mesocricetus brandti* (Nehring, 1898) и *Mesocricetus auratus* (Waterhouse, 1839) которые распространены в Юго-Восточной Европе (Балканы), на Кавказе и на Ближнем Востоке (Namar, Shutova, 1966; Yigit et al., 2006; Neumann et al., 2017) (рис. 5). Все эти виды в большей или меньшей степени привязаны к сельскохозяйственным полям (Namar, Schutowa, 1966; Омаров, 1995; Gattermann, et al., 2001; Yigit et al., 2006; Neumann et al., 2017; Омаров, Чунков, 2019).

Наибольший географический ареал распространения характерен для *Mesocricetus brandti*, который встречается в Турции, Армении, Грузии, Азербайджане, России и в Иране (Yigit et al., 2006; Neumann et al., 2017). О состоянии природной популяции *M. auratus* и *M. newtoni* очень мало данных. Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о том, что численность популяций этих видов в настоящее время сокращается (Бухникашвили, Кандауров, 1996; Simeonovska-Nikolova, Dekov, 2013). Особенно тревожная ситуация с природной популяцией *M. auratus*, т.к. после военных действий на

территории распространения этого вида в Сирии учеты не проводились и есть высокая вероятность того, что они могли исчезнуть.

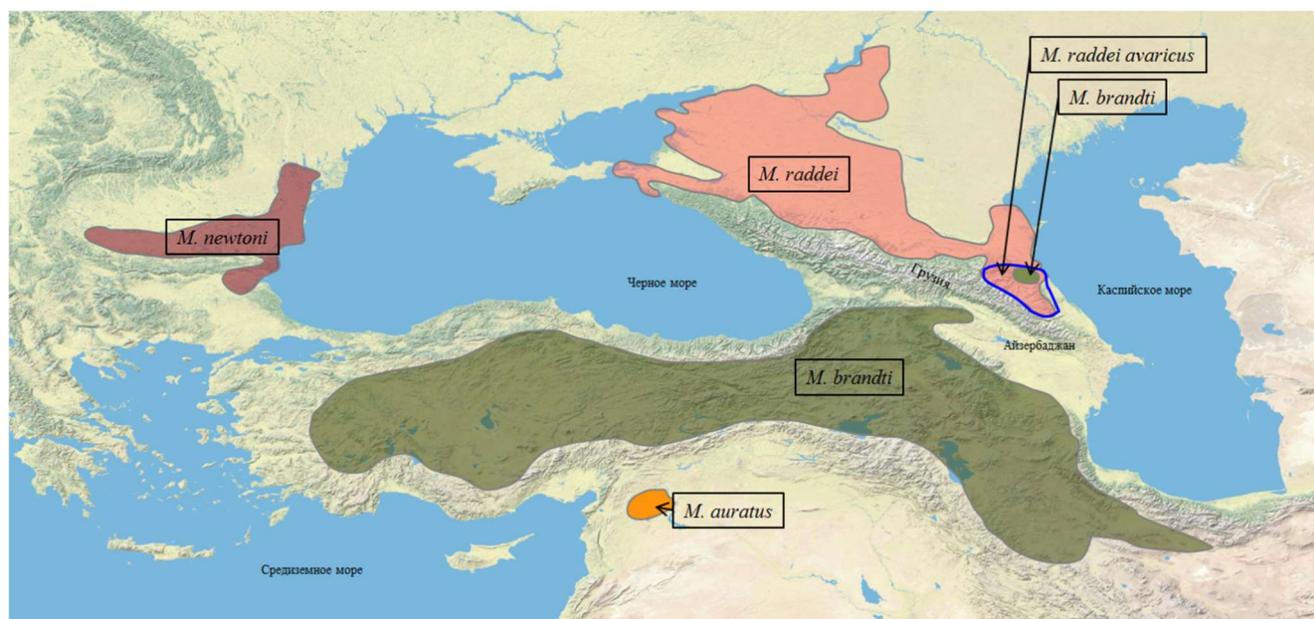


Рис. 5. Ареал распространения хомяков рода *Mesocricetus* в палеарктическом регионе (по Neumann et al., 2017).

На основе данных анализа ДНК род *Mesocricetus* делится на две основные группы. К одной из них относятся *M. raddei* и *M. auratus*, а к второй относятся *M. brandti* и *M. newtoni*. Расчеты показывают их разделение около 2,5-2,7 млрд. лет назад (Neumann et al., 2006). Ключевым критерием для различия *M. auratus* и *M. brandti* было их число диплоидных хромосом ($2n = 44$ у *M. auratus*; $2n = 42$ у *M. brandti*) (Radjabli, 1975; Dogramac et al., 1994). Наиболее дифференцированный кариотип ($2n = 38$) был обнаружен у *M. newtoni* (Raicu, Bratosin, 1966). К подвидам *M. raddei* относятся две более крупные формы *M. r. raddei* и *M. r. avaricus*, которые населяют Кавказские горы (Ognev, Neptner, 1927; Громов, Ербаева, 1995) и третий подвид поменьше, *M. r. nigriculus*, который занимает степные ареалы по всему северокавказскому региону (Омаров, 1995). *M. r. raddei* был отделен от *M. r. avaricus* по вариациям черного цвета на животе и различиям на лице, но в настоящее время предполагают, что это один вид, без разделения на подвиды (Neumann et al., 2017). *M. r. nigriculus* генетически очень тесно связан с *M. r. avaricus*. Не значительные морфологические различия

между двумя «подвидами», вероятно, являются результатом экологических адаптаций. Меньший по размерам *M. r. nigriculus* встречается на низменности, тогда как *M. raddei avaricus* преурочен к горным районам в центральной части Дагестана (Yigit et al., 2006).

На территории Дагестана род *Mesocricetus* представлен двумя видами - *Mesocricetus raddei* Nehring, 1894 и *M. brandti* Nehring, 1898 (Ognev, Neptner, 1927; Виноградов, Громов, 1952; Павлинов, Россолимо, 1987). Эти два вида хомяков распространены аллопатрично и высотно замещают друг друга (Огнеv, 1924; Громов, Ербаева, 1995; Омаров, 1995; Павлинов, 2006; Омаров, Омаров, Чунков, 2019) (рис. 3.). В 2017 году в результате активной экспансии в Северный Дагестан проник еще один вид хомяков – обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*). Таким образом, в настоящее время в Дагестане встречается уже четыре вида хомяков, не считая того, что для одного из подвидов хомяка Радде *Mesocricetus nigriculus* предполагается видовой статус (Омаров, 1999 – териологический съезд; Yigit et al., 2006; Neumann et al., 2017).

Хомяк Радде встречается по всему Внутреннегорному Дагестану, как в северном известняковом, так и в южном сланцевом, от поймы Самура в районе Ахтов (900 м н.у.м.) до оз. Казеной – Ам на Андийском хребте (2000 м н.у.м.) (Лавровский, Калесников, 1956). Ареал тянется широкой полосой с юга на север вдоль отрогов Главного Кавказского хребта (рис. 6).

В настоящее время мы отмечаем повсеместное сокращение ареала, как хомяка Радде, так и хомяка Брандта. В Дагестане хомяк Радде является типичным агрофилом и населяет террасные агроландшафты в горах.

Террасные агроландшафты представляют собой наиболее оптимальные местообитания для средних хомяков с точки зрения сезонного обеспечения кормовыми ресурсами, т.к. в июне-июле они обеспечены разнотравьем с большой долей бобовых видов на межевых склонах, а в августе после созревания зерновых успевают нажироваться и сделать запасы зерновых перед

залеганием в зимнюю спячку(Мещерский и др., 1992; Омаров, 1995; Магомедов, Омаров, 1995, 2000; Магомедов и др., 2001).

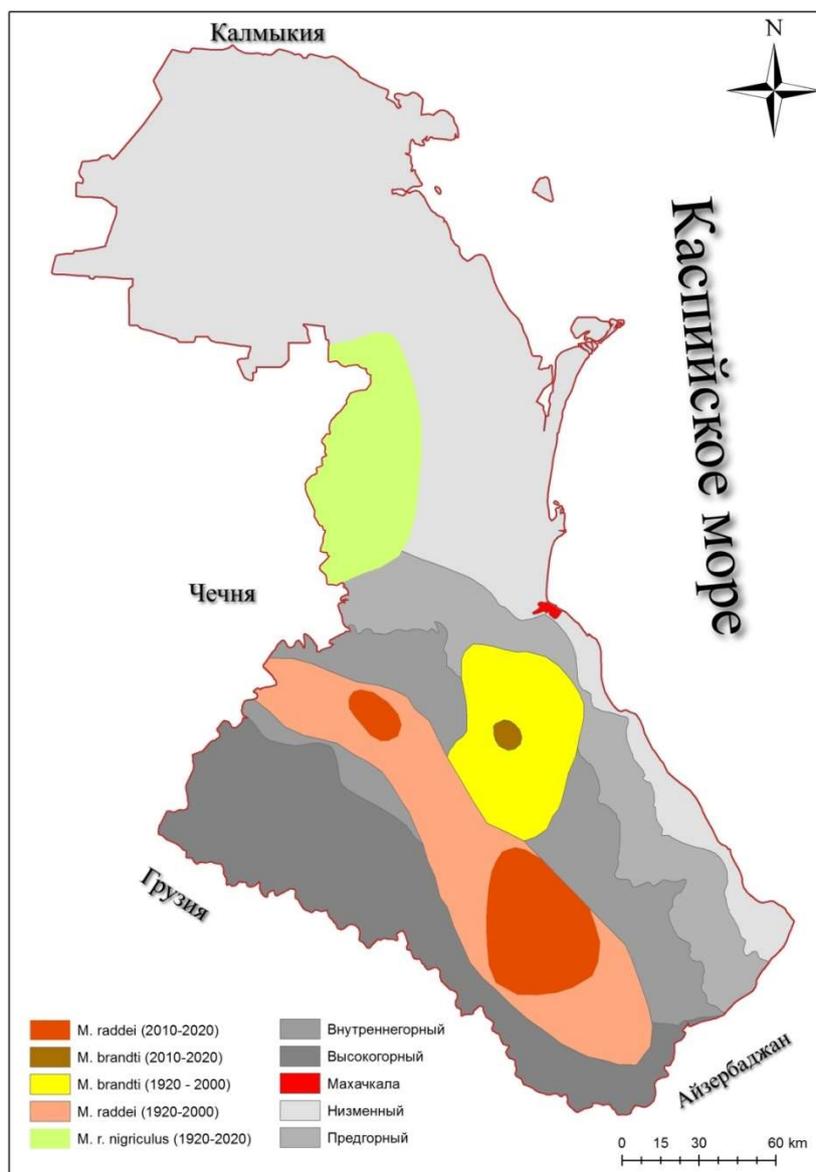


Рис. 6. Распространение хомяков рода Mesocricetus в Дагестане, (по данным Л.Б. Беме, 1925; Н.Н. Дюков, 1927; Лавровский, Колесников, 1956; К.З. Омаров, 1995; наши данные).

4.2. Современное состояние и условия обитания хомяка Радде в районе исследования

Ранее нами было показано, что «в 90-е годы на селе еще сохранялась колхозная система землепользования и площадь посевов зерновых (пшеница,

ячмень, овес, рожь) и бобовых (горох, конские бобы и др.) на полях в окрестностях сел. Хунзах составляла 120-130 га сплошных террасных полей, а доля зерновых в посевах 77-85% (табл. 3)» (Ушакова и др., 2011). Как мы отметили выше для хомяков критически важно успеть в условиях короткого вегетационного периода нажироваться и запастись кормами перед спячкой и поэтому их поселения привязаны к зерновым с/х полям (Магомедов, Омаров, 1994; 1995). Интересным фактом является и то, что такая жесткая связь с зерновыми, характерная только для горных подвидов хомяка Радде (*Mesocricetus raddei raddei* – Кулинский район и *Mesocricetus raddei avaricus* – Хунзахский район). Равнинный подвид хомяка Радде (*Mesocricetus raddei nigriculus*), распространенный в Предкавказье (в Дагестане – Хасавюртовский район) и не сталкивающийся, в отличие от горных подвидов, со столь коротким вегетационным периодом, распространен в гораздо более широком спектре биотопов (залежи, лесополосы, посевы люцерны, стерня злаков и др.) и более того он не делает зимних запасов (Яковлев, Колесников, 1954). Такая же особенность характерна и для другого равнинного вида – обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*). Следовательно, равнинные виды и подвиды хомяков менее привязаны к зерновым нежели хомяк Радде в Горном Дагестане. Более того, на Украине и во Франции выявлено негативное влияние некоторых сельскохозяйственных культур на популяции обыкновенного хомяка (Rusin et al., 2013; O'Brien, 2015), где снижение их численности связывают с сокращением полей люцерны и увеличением посевных площадей сельскохозяйственных культур: кукурузы, подсолнечника, рапса и сои, которые являются неудобными для проживания. Таким образом, жесткая приуроченность хомяков к зерновым полям, это скорее стратегия горных видов и подвидов хомяков, позволяющая им выживать в условиях короткого вегетационного периода (Омаров, 1995; Магомедов, Омаров, 1995; Омаров, Магомедов, 2006).

После развала колхозной системы в конце XX – начале XXI века и ввиду нерентабельности для местного населения выращивания зернобобовых культур их площадь на с/х полях в окрестностях с. Хунзах сократилась до 5-6 га, что

составляет 5-7 % от доли всех посевов (по данным Министерства сельского хозяйства РД за 1995, 2015 гг.).

Важно и то, что сплошные поля зерновых сменились на небольшие наделы посевов зерновых, которые не связанные между собой. Причем, в отличие от 90-х годов эти поля зерновых уже не сплошные, а представляют собой пространственно разобщенные частные наделы земли. Из всех сел Хунзахского района, только в с. Мочох сохранились посевы зерновых, хотя и здесь они значительно сократились (рис. 7). Таким образом, в целом в горном Дагестане, в том числе и в Хунзахском районе кардинально изменилась и структура земледелия – площади посевов зерновых и бобовых сменились посевами овощных (картофель, морковь).



Рис. 7. Вид на агроландшафты с . Мочох.в Хунзахском районе.

В 90-х годах прошлого века в условиях изобилия зерновых кормов ареал хомяка Радде был сплошным и они встречались в агроландшафтах практически всех сел Хунзахского района Дагестана, а численность на большей части ареала

достигала 25-58 ос/га (Омаров, 1995). Причем, сравнительно низкие показатели численности хомяков 5-6 ос/га в 90-х годах отмечались в агроландшафтах с долей межевых склонов ниже 3%, т.е. практически сплошные поля почти без террас (Магомедов, Омаров, 1995, 2000; Омаров, 1995, 2005; Магомедов и др., 2001; Омаров, Магомедов, 2006). Этот феномен объясняется слабой устойчивостью почек хомяков к дегидратации. Следовательно, заселение хомяками территории Восточного Кавказа с аридным климатом произошло во многом благодаря террасному земледелию с наличием на межевых склонах сочной субальпийской растительности (Мещерский и др., 1992). Интересно, что годы наших исследований (2009–2018 гг.), когда численность хомяков повсеместно в горном Дагестане сократилась, локальные группировки сохранились на сравнительно больших по площади межевых склонах, приуроченных к зерновым полям, но не к овощным. В то же время хомяки полностью исчезли на всех полях со сравнительно низкой долей межевых склонов.

В годы наших исследований (2009–2018 г.) стабильная популяция хомяка Радде в Хунзахском районе обнаружена только в с. Мочох. Где межевые склоны имеют большую протяженность и соответственно сравнительно высокую долю в системе агроландшафта (20–25 %) и при этом в отличие от других сел здесь продолжают сажать овес, но его доля в посевах значительно сократилась по сравнению с 90-ми годами. Единичные особи или жилые норы отмечены только в двух селах Хунзахского района – сс. Харахи и Гонох (табл. 2). Все это привело к тому, что некогда сплошной ареал хомяка Радде в Хунзахском районе стал фрагментированным, а численность резко сократилась (рис. 8). Причем по времени это практически точно совпало с начавшимся в 2003-2005 годах изменением в характере землепользования в Хунзахском районе (по данным Министерства сельского хозяйства РД за 1995, 2015 гг.).

Таблица 2. Изменение встречаемости и численность хомяка Радде в агроландшафтах Хунзахского района в период 1924-2018 гг.

Села	Численность (ос/га; * высокая численность (выше 5 ос/га); ++ 3-5 ос/га; + единичные особи; ЖН – есть единичные жилые норы; ОД – по опросным данным зверьки регистрировались; – норы отсутствуют; НД - нет данных)					
	1924 ¹	1988-95 ²	2005 ³	2009 ⁴	2015 ⁴	2018 ⁴
Хунзах	*	46,8±1,12	20,7±1,78	ЖН	–	–
Мочох	*	НД	НД	++	++	++
Харахи	*	НД	НД	ЖН	ЖН	ЖН
Гонох	*	58,1±2,19	24,9±1,95	ЖН	+	+
Итля	НД	53,8±1,84	ОД	–	–	–
Цада	НД	5,1±0,16	ОД	–	–	–
Батлаич	НД	5,9±0,19	ОД	–	–	–
Обода	*	26,5±2,71	ОД	–	–	–
Тануси	*	38,2±1,14	ОД	–	–	–
Эбута	*	39,4±4,87	ОД	–	–	–
Гацалух	*	32,5 ±4,17	ОД	–	–	–
Ахалчи	*	25,2±1,92	ОД	–	–	–

Примечания. ¹ Дано по Н.Н. Дюкову (1927); ² Дано по К.З. Омарову (1995);

³ Для сс. Хунзах и Гонох дано по К.З. Омарову (2006); ⁴ Наши данные.

Одновременно сократился и спектр населенных хомяками биотопов (табл. 3). В 1988-1995 годах хомяк Радде встречался не только на террасных полях, но и на естественных субальпийских лугах (Магомедов и Омаров, 2000; Омаров, 1999), а в 2009-2018 годах - только на межевых склонах (табл. 3), а на с/х полях, как правило, они не селились, а могли со склонов выходить на них в августе после созревания зерновых, чтобы нажираться и сделать зимние запасы. Поэтому на с/х полях норы единичны, а обследование естественных биотопов,

где раньше встречались хомяки показали, что они здесь полностью исчезли. В то же время в 90-е годы при высокой численности хомяков, излишки популяции могли выселяться на естественные биотопы, но численность их была здесь низкая и они, как правило, не выживали зимой (Омаров, 1995).

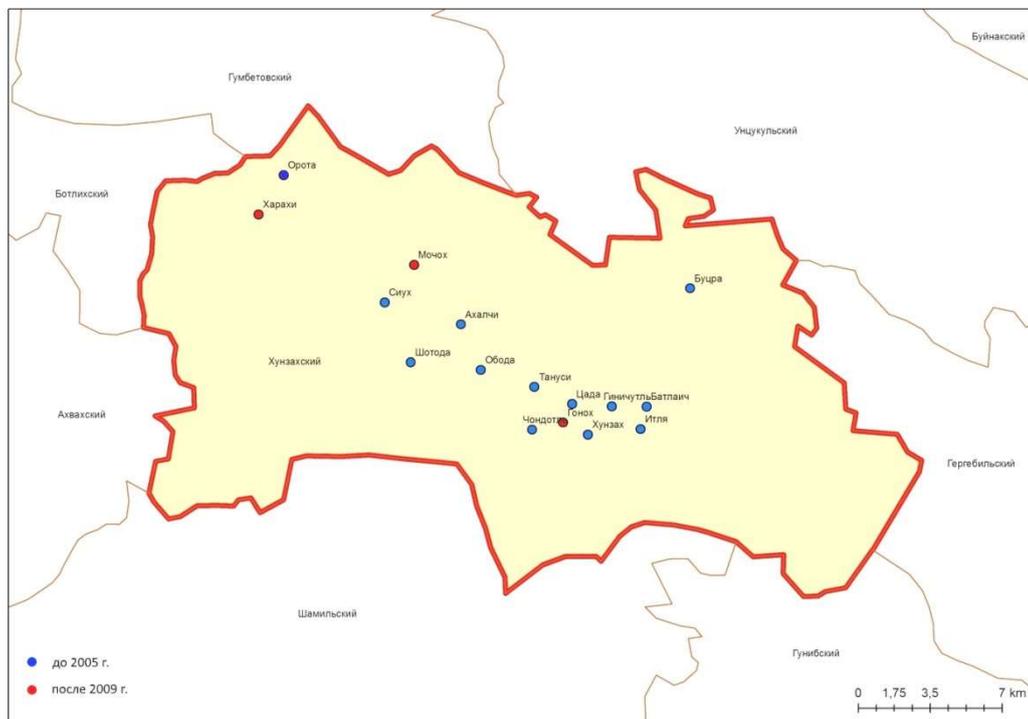


Рис. 8. Карта-схема расположения населенных пунктов Хунзахского района, где хомяк Радде был обычен до 2005 года и где встречается в 2009-2018 годы.

«Это объясняется тем, что в годы их высокой численности (90-е годы) в естественные биотопы постоянно выселялись излишки популяции с агроландшафтов (Омаров, 1995, 2005; Омаров, Магомедов, 2006) и этот миграционный поток практически сведен к нулю после резкого падения численности хомяков, начавшегося приблизительно с 2005 года. Очевидно, что произошедшие изменения в структуре горного земледелия привели к столь резкому спаду численности хомяка Радде. Подтверждением этого предположения являются наши данные, полученные в ходе экспедиции в Кулинский район Дагестана в 2016-2017 годах, где в отличие от Хунзахского района в агроландшафтах сохранилась высокая доля посевов зерновых (40%) и

соответственно плотность популяции хомяков сохранилась на относительно высоком уровне 12,5 ос/га (табл. 3)» (Ушакова и др., 2011).

Таблица 3. Плотность поселений хомяка Радде в агроландшафтах и естественных ландшафтах за последние 20 лет.

Биотоп	Хунзахский район				Кулинский район	
	с. Хунзах		с. Мочох		С. Хосрех	
	1988 – 1995 гг. (n=1500) ¹	2010- 2015гг. (n=0)	1990-е годы ²	2009 - 2015гг. ³ (n=84)	1990-е года (n=74) ²	2016-2017гг. ³ (n=36)
	Площадь					
Зерновые поля, га (%)	120-130 (77-85)	5-6 (5-7)	32-34 (64-68)	7-9 (15-20)	100-107 (75-81)	50-55 (38- 42)
Овощные поля, га	25-30	23-27	15-17	37-42	20-23	30-35
	Численность ос/га					
Поля зерновых и бобовых	21,1 ± 1,64	0	----	0,7 ± 0,08	16,4± 1,6	2,3 ± 0,18
Поля картофеля	11,8 ± 0,71	0	---	0,8 ± 0,10	6,4± 0,8	1,3 ± 0,11
Межевые склоны террас	46,8 ±2,96	0	---	5,0 ± 0,38	38,8±1,7	10,5 ±1,08
Сенокосные луга	1,4 ± 0,24	0	---	0	4,7 ± 2,0	0
Естественн	1,7 ± 0,41	0	---	0	2,3 ± 1,7	0

ые луга						
---------	--	--	--	--	--	--

¹ дано по Омарову К.З (1995). ² Дано по архивным данным СПК Мочохская и Хосрехская, с. Мочох и с.Хосрех; ³ По данным полученным с использованием программы «Google Earth Pro» и (по данным Министерства с/х РД за 1995, 2015 гг.).

В отличие от Хунзахского района и большинства других горных районов Дагестана здесь не столь существенно изменилась структура земледелия и соответственно в посевах сохранилась высокая доля зерновых. Сохранение значительной площади и доли посевов зерновых в Кулинском районе связано, очевидно, с труднодоступностью данного района (2200 м н.у.м.) и плохими дорогами. Так, доля зерновых в посевах террасных агроландшафтов в окрестностях сс. Кули и Хосрех в настоящее время составляет около 40 % , а в целом площадь зерновых сократилась по сравнению с 90-ми годами приблизительно в два раза (табл. 3), в то время как по всему горному Дагестану площадь зерновых сократилась в 5-7 раз (по данным Министерства сельского хозяйства РД за 1995, 2015 гг.).

В целом, учеты хомяка Радде в разных районах Дагестана показали, что в 2000-е годы его численность сократилась в 6 раз по сравнению с 1990-ми годами (различия высоко значимы, табл. 4). При этом значительно сократилась и доля зерновых посевов среди сельско-хозяйственных культур – более чем в 3 раза. Ковариационный анализ (АНКОВА) показал, что доля зерновых сильно и положительно влияет на численность хомяка (рис. 9; $F_{1,10} = 15.5.$, $p = 0.003$).

Таблица. 4. Результаты сравнения доли зерновых посевов и численности хомяка Радде (дисперсионный анализ АНОВА) в 1990-е и 2000-е годы. Значимые различия выделены жирным шрифтом.

Период (<i>N</i>)	Доля зерновых, %	Численность, ос/га
	Среднее±Ош.Ср.	Среднее±Ош.Ср.
1990-е (6)	83.0±4.3	42.5±2.1

2000-е (7)	27.6±4.0	7.3±1.9
$F_{1,11}$	87.8, $p < 0.00001$	157.7, $p < 0.00001$

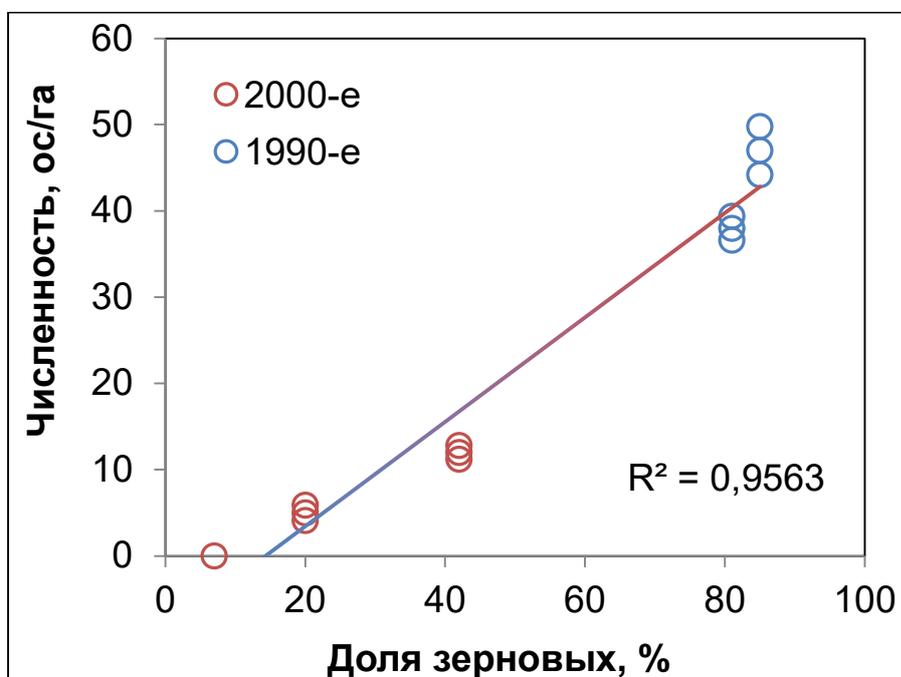


Рис. 9. Численность хомяка Радде в разные периоды (1990-е и 2000-е годы) и в зависимости от доли посевов зерновых.

4.3. Современное состояние и условия обитания хомяка Брандта (*Mesocricetus brandti*) в Дагестане

Интересно, что аналогичные тенденции резкого снижения численности вследствие замещения посевов зерновых на овощные культуры (капуста) на Левашинском плато (Дагестан) отмечены нами и для другого родственного вида – хомяка Брандта (Омаров, Яровенко, 2011; Омаров, Чунков, 2019). Типичные местообитания хомяка Брандта в Дагестане – посевы зерновых и горные степи с преобладанием злаков. В 1980-90-х годах хомяк Брандта достаточно широко заселял внутреннегорную часть Дагестана и встречался в Буйнакском, Левашинском и Карабудахкентском районах. При этом наибольшей плотности популяция хомяк Брандта достигала на посевах зерновых в окрестностях с. Урма

(1200 м н.у.м.) Левашинского района 10-15 ос/га (устное сообщение В.П. Казакова, 2006). В настоящее время в результате изменения структуры земледелия на посевах зерновых в этих районах приходится менее 10% от всех посевов, а вся остальная часть приходится на плантации капусты (по данным Министерства сельского хозяйства РД за 1995, 2015 гг.).

В 2013-2017 годах были проведены полевые исследования во всех трех районах, где прежде встречался хомяк Брандта и установлено, что он сохранился только в Левашинском районе. Сравнительно стабильная популяция хомяка Брандта обнаружена только в окрестностях сс. Урма и Кулецма Левашинского района с численностью $3,2 \pm 0,59$ ос/га (Омаров, Чунков, 2019) (рис. 6).

«В условиях изменения характера землепользования изменилась и сезонная динамика рациона хомяка Брандта. Весной (май) хомяки активно потребляют молодую рассаду капусты, которая к лету теряет для них свою привлекательность. Июльские учеты показали, что в это время хомяки концентрируются на окраинах (межах) полей капусты, где произрастают в большом количестве дикие злаки (в основном пырей) местами образующие сплошные монодоминантные ассоциации с высокой продуктивностью (рис. 10), которые стациями переживания хомяка Брандта. Колосья пырея были найдены у входа в норы и в защечных мешках добытых хомяков. Разбор содержимого желудков 4-х павших особей хомяка Брандта показал, что до 70% пищевого комка хомяков в июле составляют семена пырея» (Омаров, Чунков, 2019).



Рис. 10. Агроландшафты с. Урма, Левашинского района.

Причем даже в этих оптимальных станциях с ассоциациями пырея численность хомяка Брандта в июле не превышает 4-5 ос/га, а на остальной территории, где продуктивность диких злаков невысока хомяки встречаются фрагментарно.

Таким образом, по аналогии с хомяком Радде сокращение посевов зерновых и замещение их плантациями капусты привело к снижению численности хомяка Брандта и в настоящее время он сохраняется только в местообитаниях богатых дикими злаками.

«В настоящее время современная тенденция развития аграрного сектора России такова, что уже более 15 лет одновременно сокращаются площади сенокосов, пастбищ и сельскохозяйственных земель. Только с 1990 по 2003 г. площадь аграрных земель уменьшилась почти на 38 млн. га (Российский стат. Ежегодник, 2004). В целом по Северному Кавказу площадь сельскохозяйственных угодий сократилась более чем на 2 млн. 300 тыс. га» (Устойчивое развитие ... , 2005). Уменьшение площади земель сопровождается

их деградацией. Вследствие этого прекращается использование сенокосов, пастбищ и других территорий и идет их передача гражданам для индивидуального строительства и хозяйствования, отведение для других нужд. Все эти тенденции в развитии сельского хозяйства Северного Кавказа негативно отражаются на зимоспящих видах-агрофилах.

Таким образом, виды-агрофилы, в течение многих сотен лет населяя агроландшафты при резком изменении характера землепользования сокращают свою численность, а сплошной ареал может дробиться. Как показывают наши результаты к числу таких уязвимых видов относятся хомяк Радде и хомяк Брандта.

Одной из важнейших черт биологии горных видов средних хомяков, от которой напрямую зависит их выживание является зимняя спячка. До сих пор достоверно неизвестно какой тип спячки (облигатный, факультативный) у средних хомяков, насколько продолжительны их пробуждения и какое соотношение нормотермии и гипотермии и другие вопросы, связанные с этой проблемой. Выяснение этого вопроса позволит понять за счет чего хомяки выживают в условиях продолжительной спячки и короткого лета в горах. В последние годы появились новые инструментальные методы (термологгинг), позволяющие с большой точностью проследить за изменением температуры тела и связанной с ней другими параметров (продолжительность нормы и гипотермии) зимней спячки животных (Петровский и др., 2008). Насколько произошедшие изменения в характере землепользования и соответственно в кормообеспеченности могли отразиться или же может не отразились на прохождении этого процесса мы остановимся в следующей главе.

ГЛАВА 5. ОСОБЕННОСТИ ХАРАКТЕРА ПРОТЕКАНИЯ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ ХОМЯКА РАДДЕ И ДРУГИХ ВИДОВ ХОМЯКОВ

5.1. Особенности спячки хомяков Радде и Брандта

Зимняя биология хомяка Радде, как и многих других видов хомяков, изучена недостаточно. Хомяк Радде ведет одиночный образ жизни (Магомедов и др., 1995; Омаров, 2005; Громов, 2008), сведения о совместном использовании зимних нор отсутствуют. Спят зверьки в энергетически выгодной позе – свернувшись «клубочком» (рис.11).



Рис. 11. Хомяк Радде во время спячки.

Мы исследовали наличие зимней спячки у животных, пойманных в Хунзахском районе РД. Первые эксперименты по изучению спячки мы проводили на 5 особях в лаборатории (более детально в гл. 2 «материал и методика исследования»). Однако рыть себе норы хомяки не могли. Первые результаты наблюдений показали наличие у хомяка Радде зимней спячки с падением температуры тела до $+5^{\circ}\text{C}$ (рис. 12). За время наблюдения у самца с вживленным термонакопителем зафиксировано 6 эпизодов гипотермии. К сожалению, в 2009 г. практически все животные погибли, когда температура окружающей среды снизилась до -6°C .

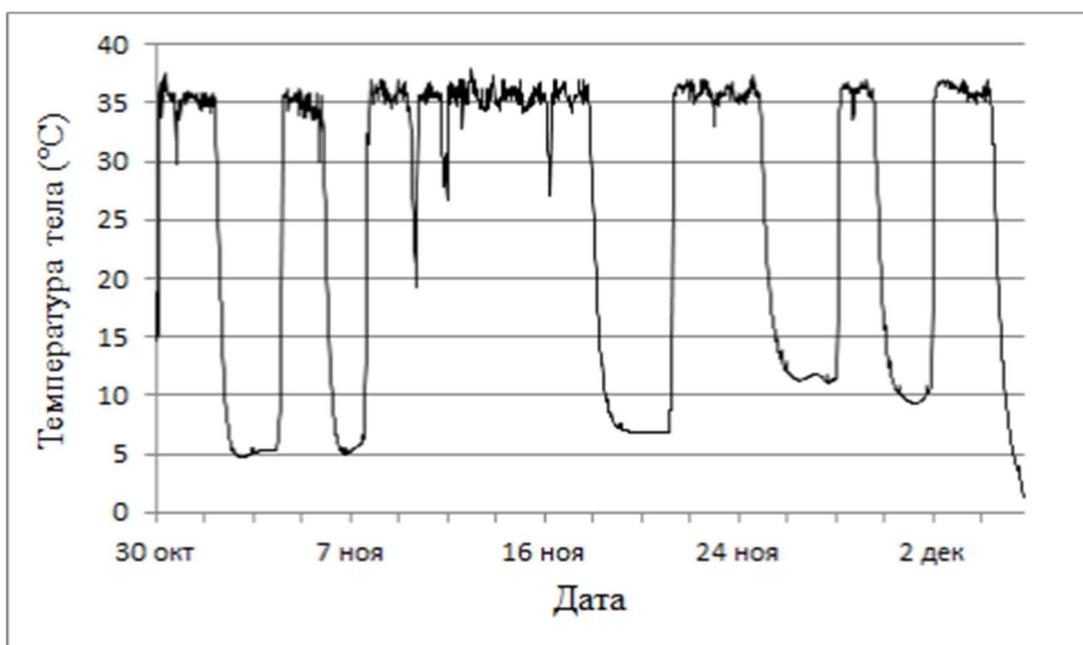


Рис. 12. Динамика температуры тела самца хомяка Радде № 14 в течение периода спячки в лаборатории.

К сожалению, аналогичная ситуация в 2019 г. произошла с 5 особями хомяка Брандта, которые находились в клетках в гараже и когда в ноябре температура окружающей среды снизилась до -10°C , они погибли. Это ясно показывает, что, подобно другим гибернаторам (Buck, Barnes, 2000; Heldmaier et al., 2004), хомяки знают о внешних стимулах во время спячки и способны реагировать. В период зимней спячки температура тела снижается до уровня температуры внешней среды, лишь на доли градуса превышая ее. Животные, уйдя в спячку, не смогли разогреться, так как в природе животные не сталкиваются со столь низкими температурами. В средней и южной областях России, температура почвы на глубине около метра не опускается ниже 0°C .

В последующих годах нами были проведены наблюдения в условиях, максимально приближенных к естественным условиям (ЕУ). Первые данные по самцу хомяка Радде №1 показали, что с середины августа у него начались периоды гипотермии, которые повторялись вплоть до гибели особи (рис. 13).

До начала периодов гипотермии температура тела у хомяка колебалась в пределах от $35.4\text{--}35.5^{\circ}\text{C}$ до $36.8\text{--}37.1^{\circ}\text{C}$. Как показано на графике кривая изменения температуры тела хомяков не имеет строгой закономерности. Так, первые случаи гипотермии были очень короткими, а температуры тела опускалась до 18°C (рис. 13). После выхода из состояния гипотермии, хомяк достигал исходного уровня активности, а температура тела достигала 37°C . В течение августа было зарегистрировано в общей сложности пять периодов гипотермии. Отметим, что при этом каждый следующий раз продолжительность гипотермии нарастала. Как видно на графике дальнейший ход спячки характеризовался увеличением продолжительности периодов гипотермии и достаточно долго держался на пике в течение декабря, января, февраля и марта с одновременным снижением минимальной температуры тела до 2°C в декабре и держалась на этом уровне до смерти хомяка (рис. 13). После каждого периода

гипотермии температура тела поднималась до нормальной. Максимальная продолжительность периода нормотермии в августе достигала 51 часа и постепенно снизилась к октябрю до 6-14 часов и сохранялась в этих пределах до середины марта. Дальше запись прекращается, так как хомяк умер. За период записи с августа до марта всего зарегистрирован 31 баут спячки (рис. 13).

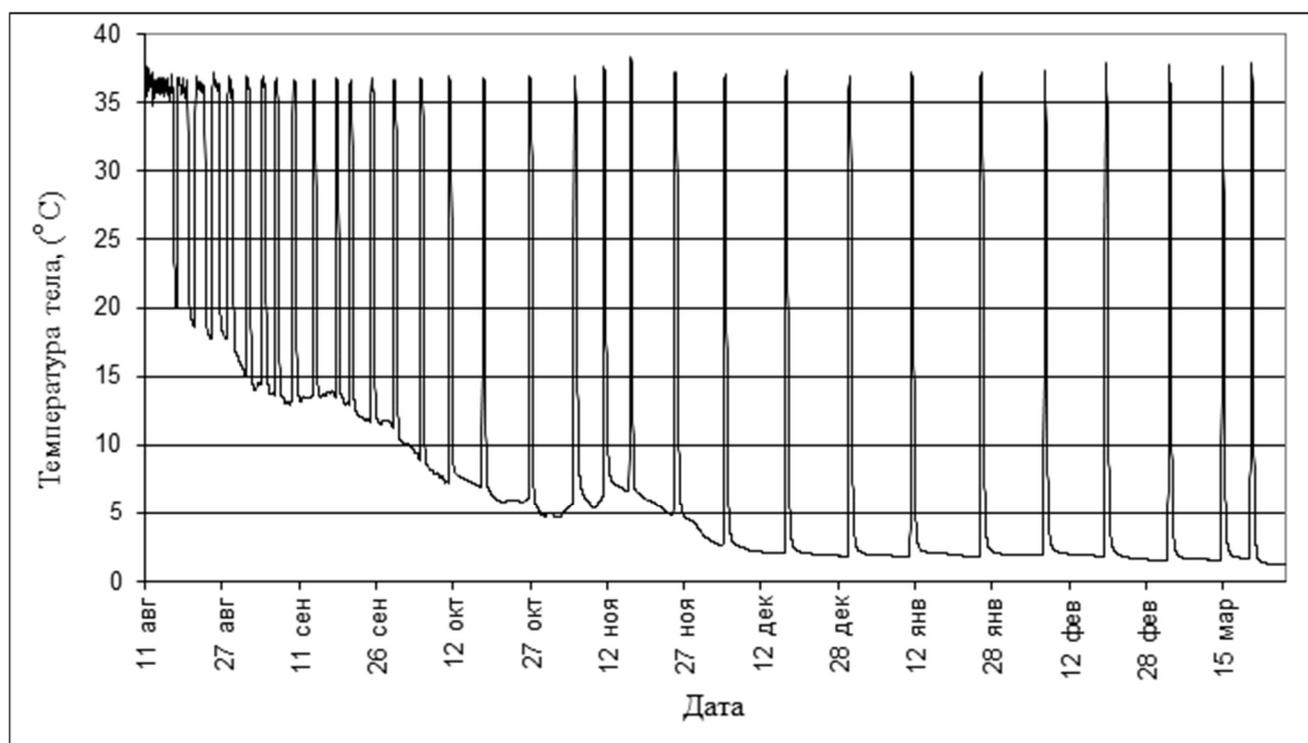


Рис. 13. Динамика температуры тела самца хомяка Радде №1.

Как мы уже отметили выше, хомяк № 147 был помещен в короб 7 октября 2016 г., судя по показаниям термонакопителя он ушел в спячку в начале ноября и проснулся 21 мая. С 10 октября по 18 октября у хомяка отмечается 3 торпора с падением температуры до 30°C, а в последующем постепенное снижение температуры тела с 36,7°C до 35,3°C вплоть до 5 ноября, когда у хомяка наблюдается первый период гипотермии. С ноября по май у него было 25 периодов гипотермии с понижением температуры до + 9°C – +1°C. (рис. 14, №147).

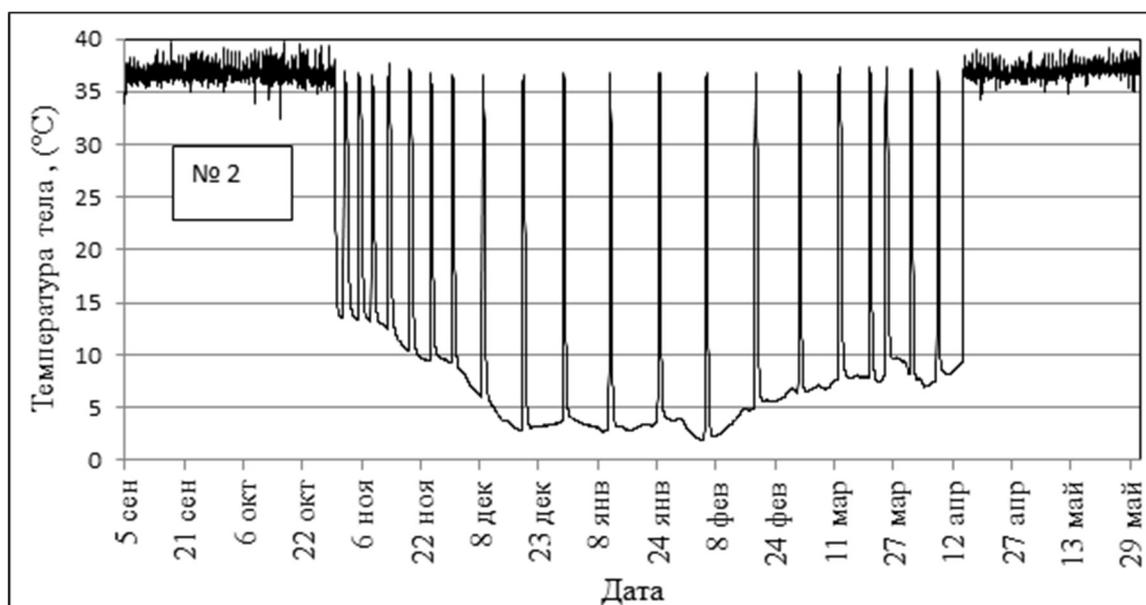
Хомяка №2 выпустили в короб 10 сентября. Как и у хомяка №147 в октябре, у хомяка №2 отмечается 3 кратковременных падения температуры до

33°C. Число периодов гипотермии самца №2 доходит до 21, с минимальной температурой в гипотермии 1,2°C (рис. 14, №2).

Хомяк №4, которого также выпустили в короб середине сентября, начал постепенное снижение температуры тела в середине октября, а в середине ноября отмечается первый период гипотермии с последующим увеличением продолжительности периода гипотермии со снижением температуры тела до 2°C. Хотя хомяк и вышел из спячки 27 апреля, но с расшифровкой термонакапителя возникли проблемы и мы не смогли расшифровать данные с середины января (рис. 14, №4).

Диапазон температур окружающей среды, при котором животные были в гипотермии достаточно высок, от -20°C до +18°C, со средней $-0,5 \pm 0,6^\circ\text{C}$, в то время как в норе температура среды колебалась от 16°C до 3°C.

Начальный период спячки продолжался первые 2-3 месяца и характеризовался короткими периодами гипотермии, с продолжительными периодами в нормотермии. Приблизительно одинаковое время в состоянии гипотермии хомяки проводят с ноября по март. Самые длинные периоды гипотермии наблюдались между концом декабря и серединой марта (рис. 15). Окончание спячки характеризуется уменьшением длительности периодов гипотермии и увеличением длительности периодов нормотермии.



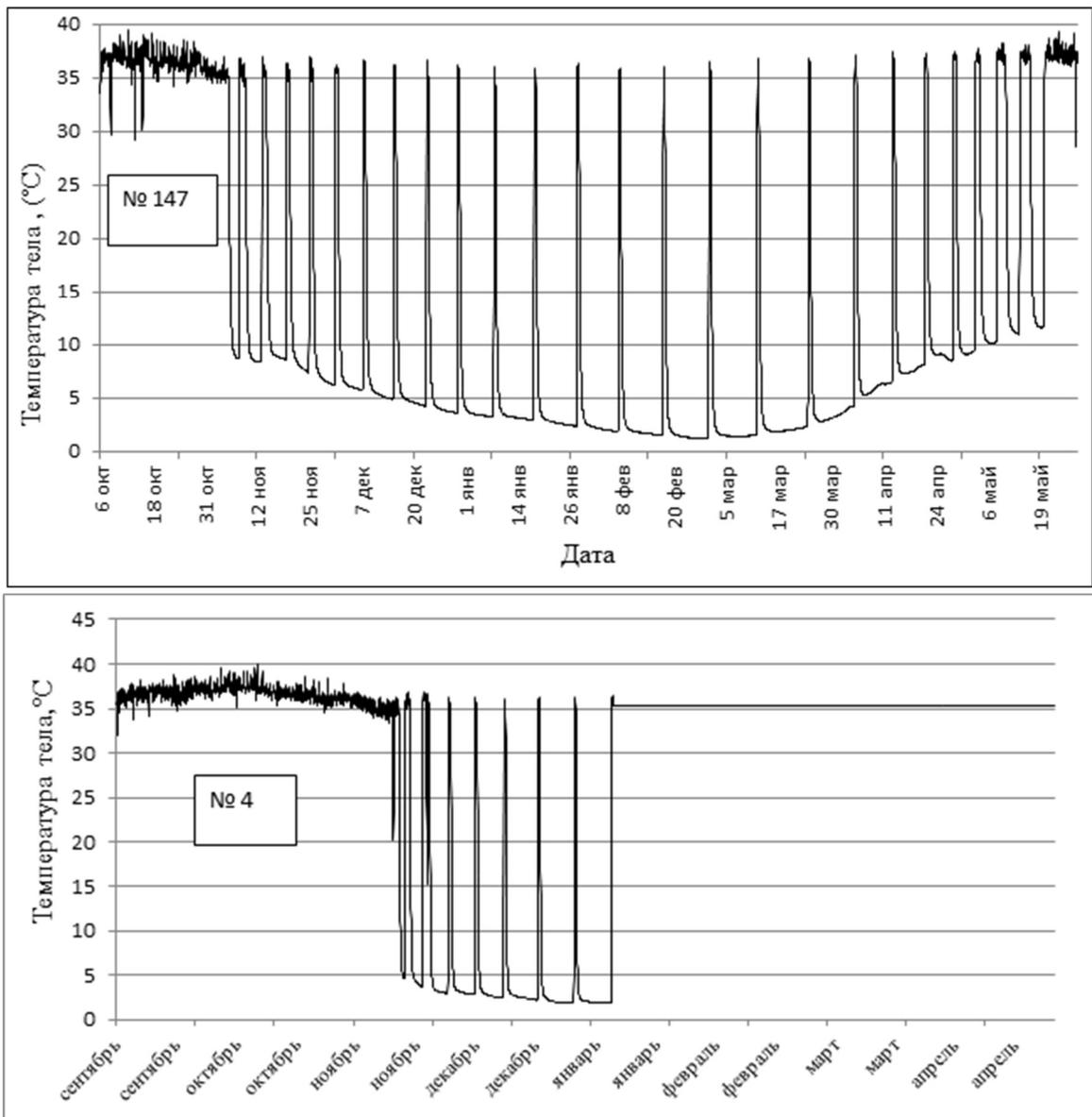


Рис. 15. Динамика температуры тела хомяков Радде №2, №147 и №4 в ЕУ.

Отметим, что с постепенным увеличением времени проведенным в гипотермии у хомяка Радде наблюдается постепенное снижение времени в нормотермии (рис. 16). Так если, на начальном этапе время в нормотермии доходила от 18 до 40 часов, то с постепенным увеличением времени гипотермии уменьшалась время в нормотермии и минимума достигла в середине февраля 8 – 12 часов, когда у хомяков наблюдаются самые продолжительные периоды гипотермии со средней продолжительностью 275 ± 14 часов, на протяжении периода спячки. С марта месяца начинается постепенное увеличение времени в нормотермии, которое в конце мая может достигать до 70 часов. Средняя

продолжительность одного периода гипотермии у хомяка Радде была 166 ± 9 (для 4 особей; $n=86$) часов, а средняя продолжительность периода нормотермии составила 14 ± 1.3 часов. Средняя продолжительность времени, которое одна особь провела в состоянии гетеротермии составила 186.2 ± 12.9 (для 4 особей) дней.

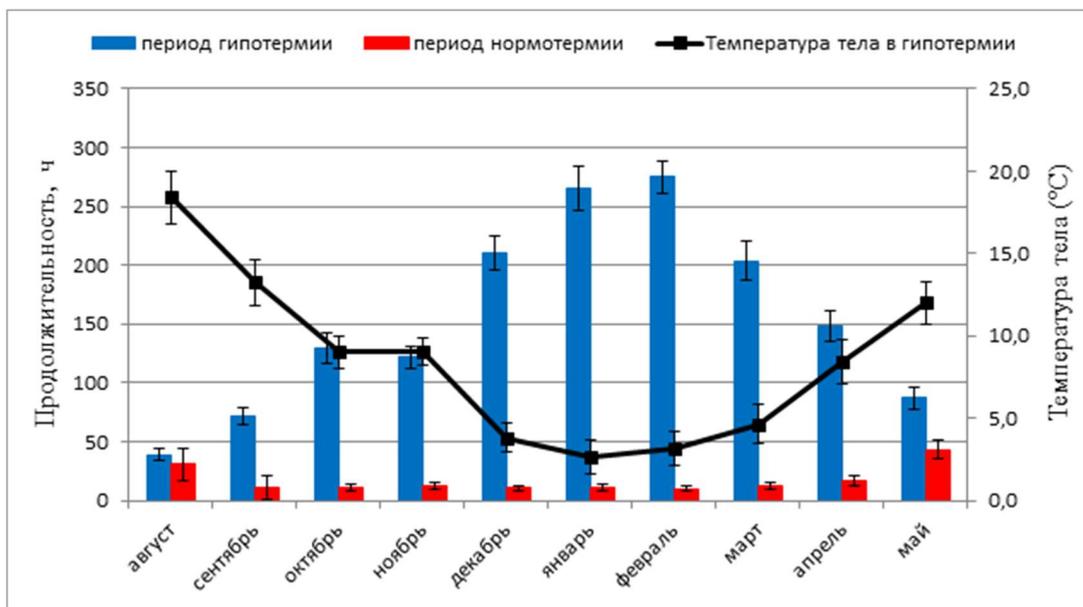


Рис. 16. Длительность периода гипотермии и нормотермии хомяка Радде (усредненные данные по 4 особям, $n=156$).

При этом у двух особей из четырех понижения температуры тела начались только в ноябре, что не значительно отличается от данных для взрослых особей в природе и скорее связано это с поздним выпуском хомяков в короба. Как видно на рис. 17, длительность периодов гипотермии прямо отрицательно коррелирует с температурой тела подопытных животных.

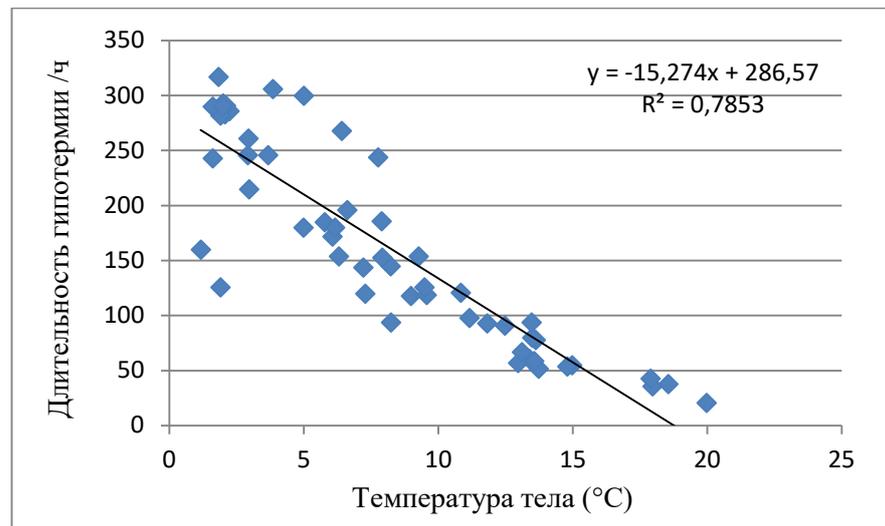


Рис. 17. Положительная корреляция между длительностью периодов гипотермии и температуры тела у хомяка Радде в период зимней спячки (усредненные данные по 4 особям).

Глубина падений температуры составляла от $+32^{\circ}\text{C}$ до $+1,2^{\circ}\text{C}$, число периодов гипотермии зимой также различалось между животными и доходило до 31. При всех эпизодах гипотермии снижение температуры тела (18 ± 0.7 ч.) происходило значительно медленнее, чем ее повышение до состояния нормотермии (5 ± 0.3 ч.) ($t=15.7$; $n=156$; $p<0.001$) ($35-37^{\circ}\text{C}$) (рис. 18). Саморазогревание проходит в две фазы: 1) медленный разогрев (3–4) ч., 2) – быстрый разогрев 2 ч. Чем ниже опускается температура тела хомяка в спячке, тем больше времени тратится хомяком на начальном этапе саморазогревания. Скорость разогрева достигает максимума при температуре животного $17 - 20^{\circ}\text{C}$. На заключительных этапах саморазогревания основную роль играет мышечный термогенез, который сопровождается сильной дрожью животного, особенно заметной при температуре выше $+20^{\circ}\text{C}$ (Якименко, Попова, 1979). После пробуждения и поднятия температуры хомяк проводит в нормотермии в среднем 15 ± 1 ч ($n=4$), с максимальной продолжительностью 70 ч, после чего вновь может погрузиться в состояние спячки. Процесс остывания при погружении в оцепенение характеризуется монотонным снижением метаболизма, и плавным снижением температуры в течение 16–18 ч. ($t=15,7$; $n=75$; $p<0,001$).

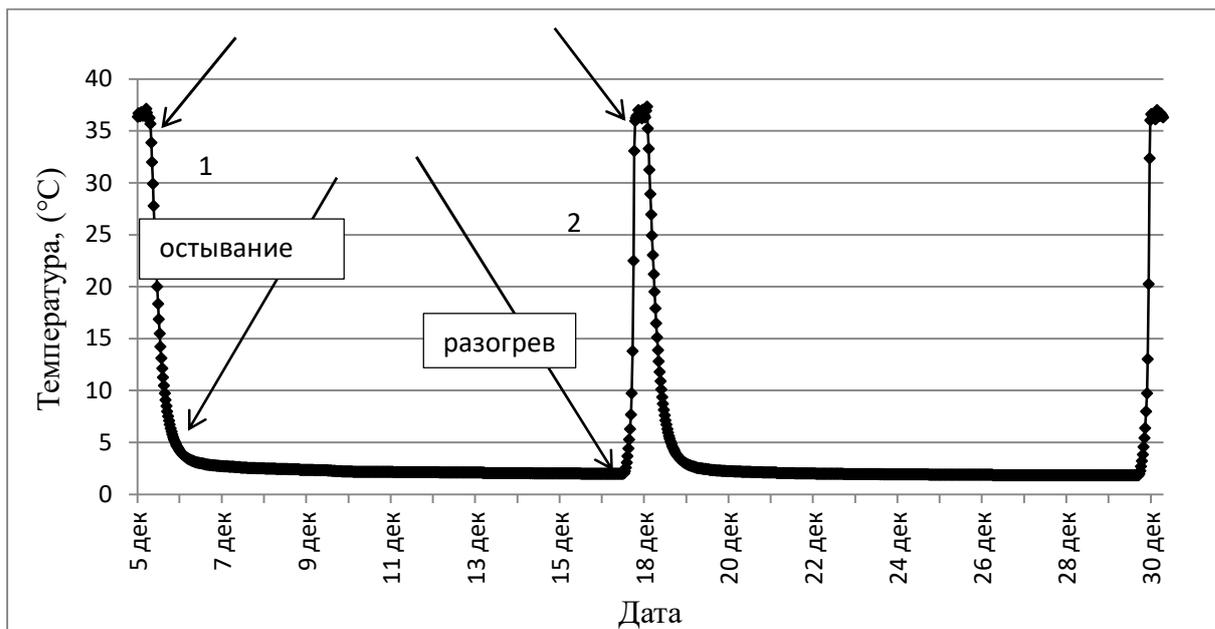


Рис. 18. Периоды гипотермии хомяка Радде. Интервалы с продолжительностью 30 минут отмечены черными точками.

С постепенным снижением температуры тела в баутах у хомяка №147 наблюдается и постепенное снижение температуры в нормотермии (рис. 19). Так если, на начальном этапе температура в нормотермии доходила до 36,5°C, то с постепенным увеличением времени гипотермии уменьшалась температура тела хомяка в нормотермии и минимума достигла в середине февраля 35,9°C, когда у хомяка наблюдается самая низкая температура тела за весь зимний период 1,2°C. С февраля по май температура в гипотермии начинала увеличиваться, и соответственно с ним повышение температуры происходило и в нормотермии. Переломным явлением в физиологии состояния организма и в поведении спящих хомяков становятся заметными в конце марта – начале апреля. Они заключаются в учащении спонтанных пробуждений, уменьшении продолжительности баутов сна и увеличении двигательной активности (рис.16).

Выход хомяков из состояния гипотермии, как и переход в состояние оцепенения, связано подготовительным периодом, которое занимает около двух недель. В течение 7-14 дней предшествующих спячке средняя температура тела животных составляла 36.4 ± 0.48 °C (с разбросом от 35°C до 37,5°C), а в течение

двух недель после окончания спячки - 37.4 ± 0.59 °C (с разбросом от 36°C до 39,5°C) (рис. 15). Практически у всех видов зимоспящих хомяков, температура тела во время нормотермии поднимается до 35-38°C (Ушакова и др. 2010), в отличие от зимоспящих беличьих, у которых температура тела во время пробуждения между периодами гипотермии не поднимается выше 32-35°C (Ануфриев, 2008).

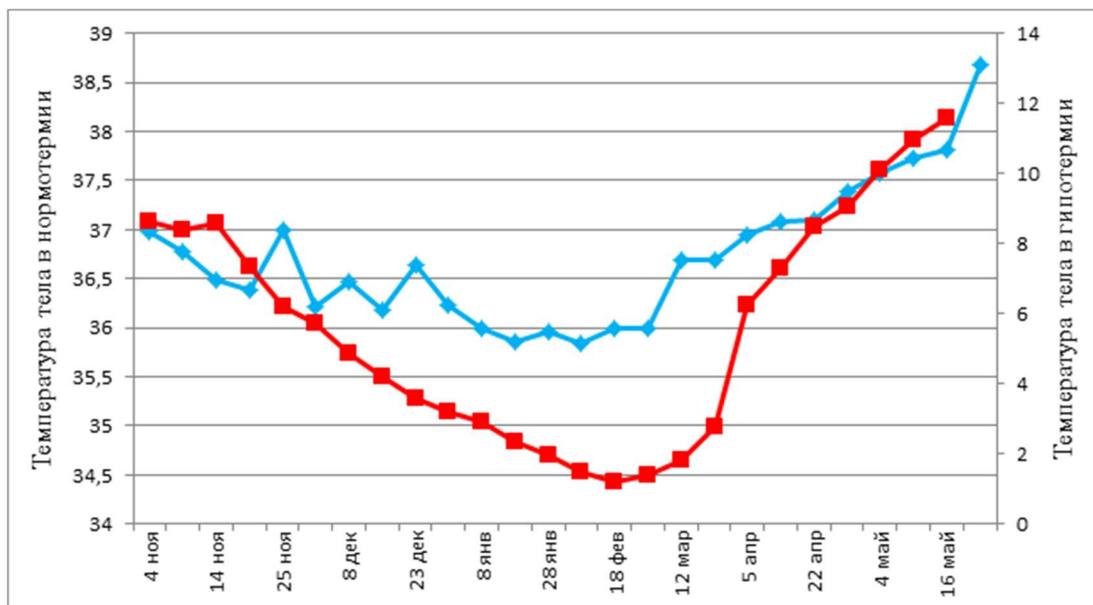


Рис. 19. График температуры тела хомяка №147 в нормотермии (слева) и в гипотермии (справа).

Аналогичные сравнительные данные по изменению температуры тела во время спячки в сходных климатических условиях были проведены с близкородственными видом хомяком Брандта (рис. 20, б) и обыкновенным (рис. 20, а). Анализ изменения температуры тела в период спячки показал сходство протекания спячки у хомяка Радде и хомяка Брандта и отличие в сравнении с обыкновенным хомяком. Анализ GLMM показывает сходство продолжительности периодов нормо- и гипотермии между парами видов *M. raddei* и *M. brandti*, и отличие этих видов от *C. cricetus* (табл. 5).

Таблица 5. Результаты сравнения продолжительности периодов гипо- и нормотермии между видами (обобщенные линейные модели со смешанными эффектами GLMM).

	hypothermy		normothermy	
	t-value	p-value	t-value	p-value
raddei VS brandti	1,93	0,057	0,29	0,776
raddei VS cricetus	14,04	<<0.001	-8,13	<<0.001
brandti VS cricetus	-14,30	<<0.001	5,91	<<0.001

Примечания. Достоверные различия выделены жирным шрифтом.

У 2-х обыкновенных хомяков перезимовавших в Дагестане длительность периодов гипотермии постепенно увеличивались, но не превышали 6 суток и менялись незначительно (как пример, самец 1550 рис. 20, а и рис. 21). Как и у хомяка Радде с увеличением периода гипотермии периоды нормотермии сокращались к середине спячки и в последующем увеличивались перед выходом из спячки до трех суток. Но в отличие от хомяка Радде время периодов нормотермии было у обыкновенного хомяка значительно больше и варьировало в пределах 24-30 часов.

Еще один не маловажный фактор самец обыкновенного хомяка ушел в спячку только в конце декабря, по сравнению с самкой, которая ушла в спячку в конце ноября. Хомяк Радде в это время уже находится в глубокой спячке. Таким образом, относительно короткие периоды гипотермии, продолжительные периоды нормотермии, поздний уход в спячку и ранний выход из спячки у обыкновенного хомяка существенно отличается от характера зимней спячки хомяка Радде. Кроме того, зимняя спячка обыкновенного хомяка, в отличие от хомяка Радде зависит от наличия кормов, которыми они питаются во время пробуждений.

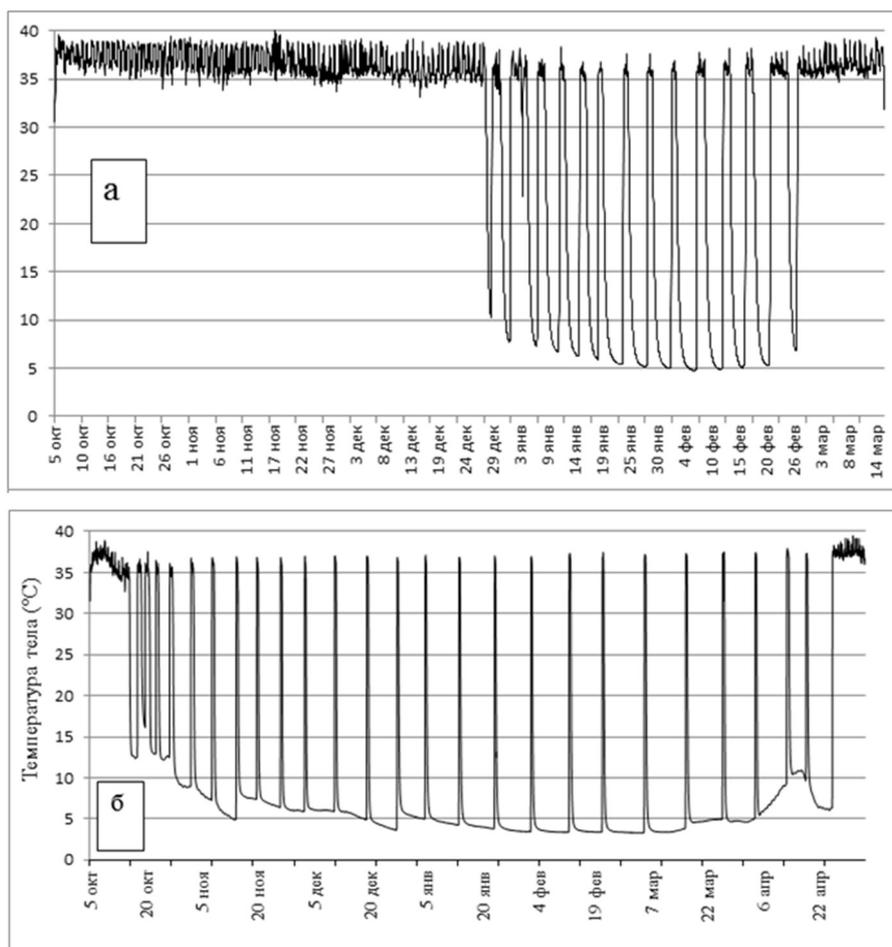


Рис. 20. Динамика температуры тела: а – Обыкновенного хомяка, б – хомяка Брандта по данным термонакопителя во время спячки.

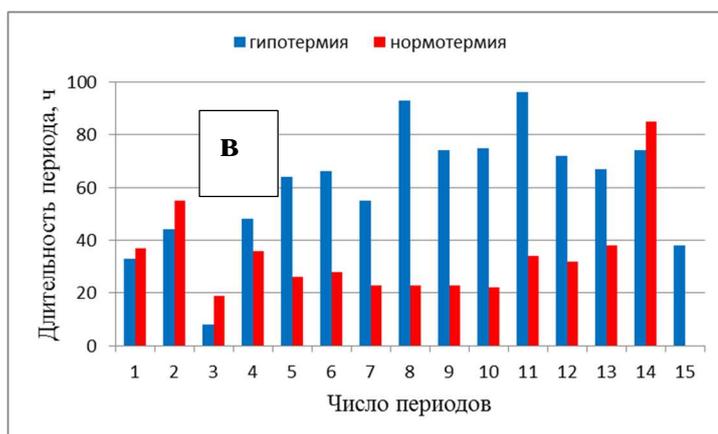


Рис. 21. Длительность периодов нормотермии и гипотермии у самца №1550 обыкновенного хомяка.

У хомяка Радде в Дагестане, перезимовавшего с термодатчиком в ЕУ, межбугутные промежутки нормотермии и гипотермии чередовались. Длительность нормотермии в течение 6–7 периодов уменьшалась от 34 до 15

часов. Затем в течение последующих 12 периодов менялась незначительно в пределах 10–13 часов, а в течение последних 5 периодов повышалась с 16 до 62 часов. Периоды гипотермии плавно увеличивались от 2 до 13 суток ко второй половине спячки и потом снижались, а из 25 периодов гипотермии 20 длились более 4 суток (рис. 22, а). Интересно, что характер протекания спячки хомяка Брандта в е.у. очень похож на картину спячки хомяка Радде и отличается от опубликованных данных ранее для этого вида (Batavia et al., 2013) (рис. 22, б). У хомяка Брандта с постепенным снижением температуры тела до 3,7°C, постепенно увеличивается продолжительность периодов гипотермии с 51 до 264 часов и постепенно сокращается к выходу из спячки до 160 часов. Длительность периодов нормотермии в течение 6-7 периодов сокращаются с 24 до 12. Затем в течение последующих 14 периодов менялась в пределах 9 – 12 часов, а течение последних четырех периодов менялась как в большую сторону, так и в меньшую в пределах 10 – 15 часов. Средняя продолжительность периода гипотермии составляет $162,4 \pm 12,9$ ч., а период нормотермии $13,4 \pm 0,8$ ч. В среднем хомяк Брандта проводит в гетеротермии больше 185 суток.

Сходным образом менялась длительность периодов гипо- и нормотермии у других особей хомяка Радде, как перезимовавших в Дагестане, так и перезимовавшего со вшитым термодатчиком в условиях, близких к естественным на НЭБ «Черноголовка». В то же время у самца обыкновенного хомяка из 5 периодов гипотермии только два длились 4 суток, остальные меньше (рис. 21).

У хомяка Радде периоды нормотермии только в 5 случаях, в начале и в конце спячки, были больше суток (рис. 22,а), а у обыкновенного хомяка только в одном случае периоды нормотермии длились чуть меньше суток, в остальных больше (рис. 21). У хомяка Брандта периоды нормотермии больше суток отмечен только один раз в начале спячки и время между периодами гипотермий в плоть до выхода из спячки держится примерно на одном уровне (рис. 22, б).

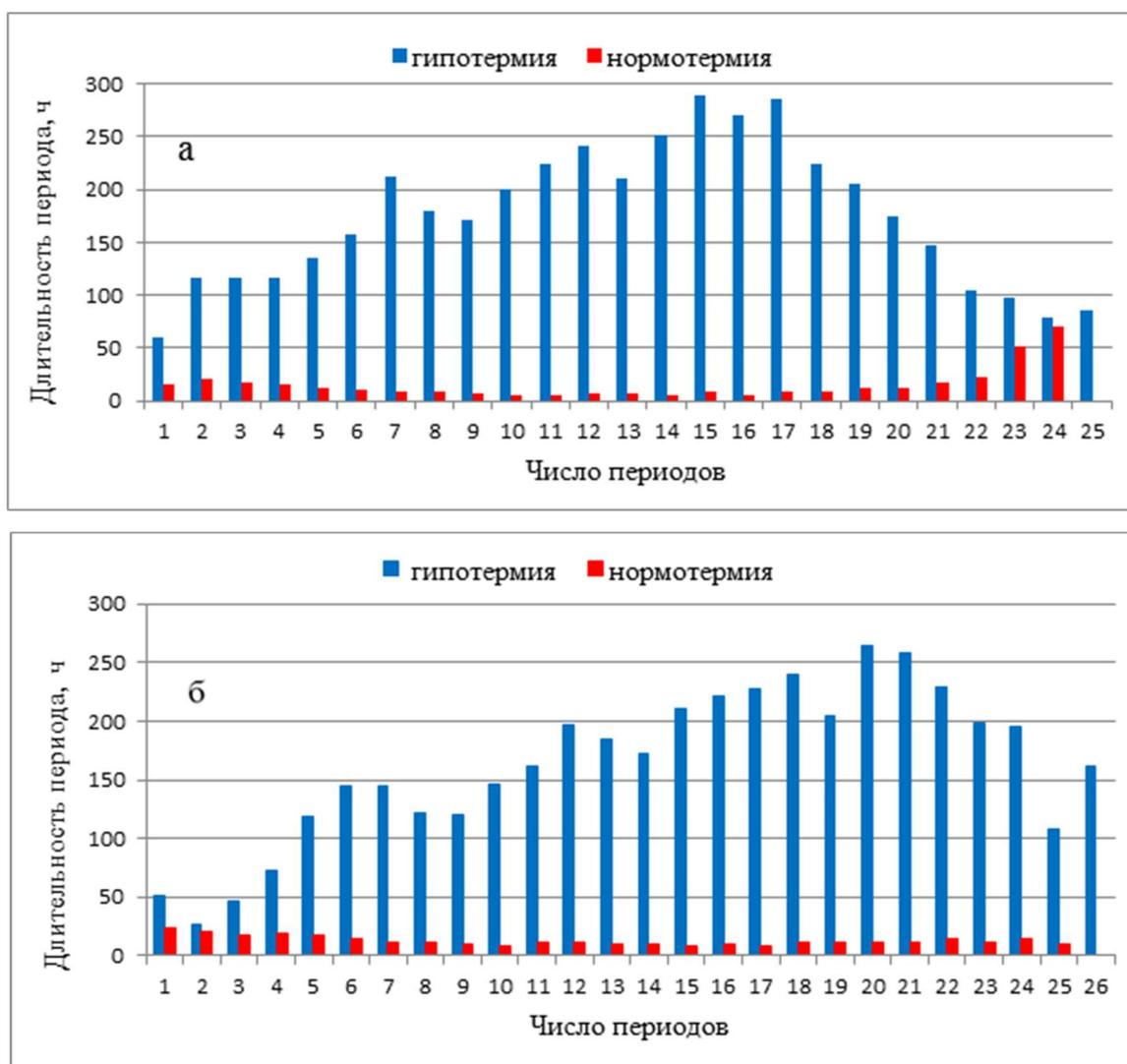


Рис. 22. Длительность периодов гипотермий и нормотермий: а – хомяка Радде, б – хомяка Брандта.

Средняя продолжительность периода гипотермии хомяка Радде достигает 166 ± 9 ($n=86$) часов, а у хомяка Брандта $162,4 \pm 12,9$ часов ($n=26$), хотя период гипотермии у хомяков Радде и Брандта значительно меньше по сравнению с ежами (*Erinaceus europaeus*) 120-648 часов (Dmi'et, Schwarz, 1984), (*E. roumanicus*) до 400 часов (Рутовская и др., 2019); Колумбийскими сусликами (*Citellus columbianus*) 80-600 часов (Twente et. al., 1977), длиннохвостыми сусликами 200-400 часов, черношапочными сурками 250-450 ч., арктическими сусликами (*Spermophilus parryi*) 300 – 450 ч. (Ануфриев, 2019), но больше сирийского хомяка 40-90 часов (Chaуama et. al., 2016), хомячка Эверсманна 12-54 часа (Ушакова и др., 2010) и обыкновенного хомяка 40-160 часов

(Wollnik, Schmidt, 1995; Wassmer, 2004, Кузнецова, 2019; Клевезаль и др., 2020). В естественных условиях с использованием термодатчика были получены данные по сурку Аляски (*Marmota broweri*) у которого средняя продолжительность периода гипотермии составила 14 дней, а продолжительность периода нормотермии – 18 ч (Lee et al., 2009), также были получены данные по берингийскому суслику (*Urocitellus parryii*) (Williams et al., 2013).

В первые полученные данные по спячке в ЕУ по хомяку Брандта показывают, примерное сходство с хомяком Радде. Ранее было показано, что периоды гипотермии не превышали 5-6 суток и между периодами гипотермии происходили короткие оцепенения (Yigit et al., 2008; Batavia et al., 2013), а по нашим наблюдениям продолжительность периодов гипотермий варьировало от 25 часов до 11 суток, со средним периодом гипотермии $162,4 \pm 12,9$ часов. Процесс смены периодов гипо- и нормотермии носил регулярный характер. Так, время между периодами гипотермий для хомяка Радде может занимать от 4 часов до 72 часов, для хомяка Брандта 8-24 часов. Во время периода нормотермии хомяк Радде и как мы предполагаем хомяк Брандта не питаются, что их отличает от обыкновенных хомяков и от монгольских хомячков, которые принимают пищу и выводят из организма продукты метаболизма (Ушакова и др., 2010). Хотя есть ряд публикаций, в которых ставят под сомнение питание обыкновенных хомяков между периодами гипотермий (Wollnik, Schmidt, 1995; Siutz, Millesi, 2017). Более длительные периоды гипотермий хомяка Радде и Брандта среди близкородственных видов объясняется суровыми природными условиями проживания, где им приходится проводить в гетеротермии достаточно много времени.

Параметры спячки хомяка Радде, полученные в настоящем исследовании, согласуются с характеристиками других зимоспящих видов (Gubbels et al., 1989; Canguilhem et al., 1994). Продолжительность периодов гипотермии и нормотермии у арктического суслика, длиннохвостого суслика и черношапочного сурка практически идентичны периодам гипотермии и

нормотермии хомяка Радде с той лишь разницей, что у всех трех видов периоды гипотермии в самый продолжительный период доходят до 400 – 450 часов, в то время как у хомяка Радде и Брандта не превышают 300–320 часов. А продолжительность периодов нормотермий у этих видов в большинстве случаев совпадают и делятся от 8–60 часов. Следует заметить что для этих видов зафиксировано снижение температуры тела во время спячки до (-1) – (-3)°С, в то время как для хомяков Радде и Брандта такое снижение не характерно.

Средняя продолжительность пробуждения хомяка Радде (4-6 ч.) и обыкновенного хомяка практически сходятся 4–6 ч., (Gubbels et al., 1989; Wollnik, Schmidt, 1995), и различаются от других зимоспящих видов. На пример: различных видов ежей 3–4 ч. (Fowler, Racey, 1990; Dmi'el, Schwarz, 1984), суслика Ричардсона 2-6 ч. (Wang, 1979), и Золотого суслика 3.6 ч. (Barnes et al., 1986). Средняя продолжительность остывания во время спячки, также практически совпадали у хомяка Радде 18 ± 3 ч. и у обыкновенного хомяка 23.8 ± 4.4 часа (Wollnik, Schmidt, 1995), тогда как у других видов данные значительно различались, на пример: 8-12 часов у двух видов ежей (Fowler, Racey, 1990; Dmi'el, Schwarz, 1984), 15-17 ч. у Золотистого суслика (Barnes et. al., 1986), 24-36 ч. у суслика Ричардсона (Wang, 1979) и 121 час для сурка (Arnold, 1988). Эта большая межвидовая изменчивость, может быть разъяснена различной средой обитания, различием в размере тела, что безусловно влияет на потерю тепла во время перехода в спячку.

Наши результаты показывают, что температура тела во время гипотермии у хомяка Радде колеблется в пределах 1,2–9°С и это самая низкая температура тела в гипотермии среди всех исследованных видов хомяков, так как температура тела хомяка Брандта 3,5 – 7°С, с обыкновенным 3.4 – 7.9°С (Wollnik, Schmidt, 1995; Клевезаль и др., 2020), находятся чуть выше. У хомяков Брандта и Радде периоды гипо- и нормотермии и время в гетеротермии совпадают, с той лишь разницей, что температура тела во время гипотермии ниже у хомяка Радде. Интересно, что протекание зимней спячки у хомяка Радде, очень сходен с таковым у арктического суслика, у которого температура тела также в

гипотермии колеблется в пределах $+1 - (-3)^{\circ}\text{C}$ (Соломонов и др., 2012), и черношапочного сурка $+3 - (-1)^{\circ}\text{C}$ в то время как, сильно различается от обыкновенного хомяка, который и питается между периодами гипотермии, проводит достаточно много времени в периодах нормотермии, не теряет массу тела в период спячки и в редких случаях появляется на поверхности во время спячки (Wassmer, 2004; Surov et al., 2019; Клевезаль и др., 2020). Хотя нужно отметить, что возможны редкие исключения и для хомяка Радде, когда в конце спячки хомяки выходят из нор (в нашем случае в конце апреля хомяк № 147 выходил из норы, но потом ушел обратно в спячку вплоть до 24 мая), в то время как остальные выходили из нор только после завершения спячки и мы предполагаем, что связано это с теплой температурой среды. Для некоторых видов, выход из нор в период зимней спячки не является проблемой, например: для Горного кукуца (Kortner, Geiser, 1998) и некоторых видов *Gliridae* (Vogel, Frey, 1995; Vogel, 1997), которые проводят достаточно много времени в активности между пробуждениями. В отличие от этих, такие виды как суслики и сурки, не прерывают спячку таким образом (Young, 1990; Michener, 1992; Arnold, 1993), а если прерывают, то ненадолго. Твенте и др., (1965), которые изучали бюджет времени, потраченный на различные виды деятельности во время зимней спячки Золотистым сусликом (*Spermophilus lateralis*) в лаборатории выяснили, что средняя продолжительность нормотермии составляет 10 часов, из которых 92,3% суслики провели не подвижно в своей типичной позе спячки внутри спальной камеры (Twente, Twente, 1965). Исследовательское поведение и прием пищи, в том числе уход за спальной камерой, составляли менее 1,5% времени. Выходы на поверхность зимой обыкновенного хомяка, связывают с не достаточными зимними запасами, с не достаточными жировыми отложениями и теплыми погодными условиями (Wassmer et al. 1997; 2004). Относительно всех хомяков, о спячке которых судили по визуальным параметрам, можно сказать следующее. Все 9 хомяков с термонакапителями уходили в спячку, только хомяки в лаборатории уходили в спячку не нармированно и считанное количество раз за зиму, а все 4 хомяка,

которые содержались в приближенной к естественным условиям уходили в спячку регулярно.

Очень интересным и дискуссионным моментов во время зимней спячки являются периодические спонтанные пробуждения. И хотя существует ряд предположений, объясняющих этот удивительный феномен (Strumwasser et al., 1967; Galster, Morrison, 1970; Zimmerman, 1982; Buck, Barnes, 2000; Ануфриев, 2008), но окончательного ответа на вопрос, зачем это нужно животному, все-таки нет. Основные гипотезы сводятся к двум категориям: метаболические и температурные. Метаболические гипотезы предполагают, что пробуждение животных с периодическим подъем температуры тела вызвано с тем, что при низких температурах тела невозможно нормальное протекание ряда обменных процессов (French, 1990; Geiser, 1993; 2013). Температурные гипотезы возникновения спонтанных пробуждений подразумевают, что при низких температурах тела не может протекать ряд процессов, непосредственно связанных с общим обменом веществ целого организма (Daan et al., 1984; Larkin, Heller, 1999).

Особенной корреляции между входом в спячку и выходом из спячки в светлое время суток или в темное время суток не обнаружено. Хомяки начинали входить в состояние оцепенения и выходить из этого состояния, как днем, так и ночью. В то время как вход в спячку у обыкновенных, сирийских и хомяков Брандта происходил преимущественно темное время суток, а выход из спячки был переменным (Canguilhem et al., 1994; Wollnik, Schmidt, 1995; Oklejewicz, 2001; Yigit et al., 2008). Кангильхем с соавторами (1994), связывали это с температурой окружающей среды, а Струмвассер (1967), пытался объяснить это тем, что это не связано с температурой окружающей среды, а контролируется циркадными часами близкими к 24 часам (Strumwasser et al., 1967).

Полученные результаты позволяют сделать следующие выводы. Хомякам Радде и Брандта характерна облигатная зимняя спячка со значительным снижением температуры тела до $+1,2^{\circ}\text{C}$ первому и $3,5^{\circ}\text{C}$ второму. Таким

образом, характер спячки хомяка Радде и Брандта в целом соответствует картине спячки других зимоспящих видов грызунов.

5.2. Изменения массы тела и особенности использования зимних запасов

Характерной чертой большинства зимоспящих животных является увеличение массы тела в осенний период, т.е. накопление жира перед спячкой.

В ходе полевых исследований в с. Мочох Хунзахского района проводилось измерение массы тела всех отловленных хомяков. Для отслеживания динамики массы тела хомяков отлавливали трижды за сезон: после выхода из спячки, в период завершения репродуктивного периода и перед залеганием в спячку. Минимальная масса тела зарегистрирована для хомяка Радде после выхода из спячки ранней весной. Так масса тела хомяков с 2009–2017 годы до ухода в спячку (август–сентябрь) составляла у самцов 296 ± 12 г и 248 ± 9 г у самок, а после выхода из спячки в мае, масса тела снижалась и колебалась в пределах 210 ± 13 г ($t=5,3$; $n=30$; $p<0,001$) у самцов и 152 ± 9 г ($t=7,6$; $n=22$; $p<0,001$) у самок (рис. 23).

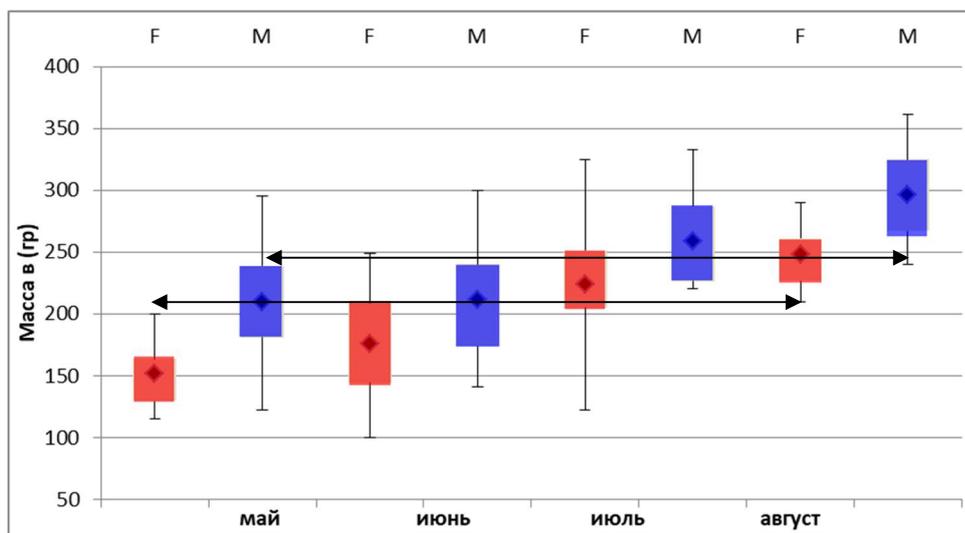


Рис 23. Масса тела самцов и самок хомяка Радде в различные месяцы активности. – достоверное различие массы тела самцов и самок в мае после выхода из спячки и в августе перед залеганием хомяков в спячку ($p<0,05$).

В то же время следует отметить заметное снижение показателей массы тела хомяков за последние 20 лет. Так, средняя масса тела хомяков после выхода из спячки (май) составляла $269,8\text{г} \pm 17,6\text{ г}$ (1988–1995 гг.) по К.З. Омаров (1995) и $209,9 \pm 9,7\text{ г}$ (2009–2017 гг. - наши данные). Аналогичные различия по массе тела характерны и в августе – $342,1\text{г} \pm 6,2$ (1988–1995 гг.) и $299,5 \pm 14,1\text{г}$ (2009–2017 гг. – наши данные).

Можно констатировать, что в целом весовые показатели имеют тенденцию к снижению, что, очевидно, не в последнюю очередь связано с изменившейся кормовой ситуацией.

Как у *M. raddei* (рис. 24а), у *M. brandti* минимальная масса тела зарегистрирована весной после выхода из спячки. Она составляла $96 \pm 10\text{ гр.}$, и постепенно увеличивалась, достигая максимума в сентябре, ($175 \pm 14\text{ г.}$: рис. 24б).

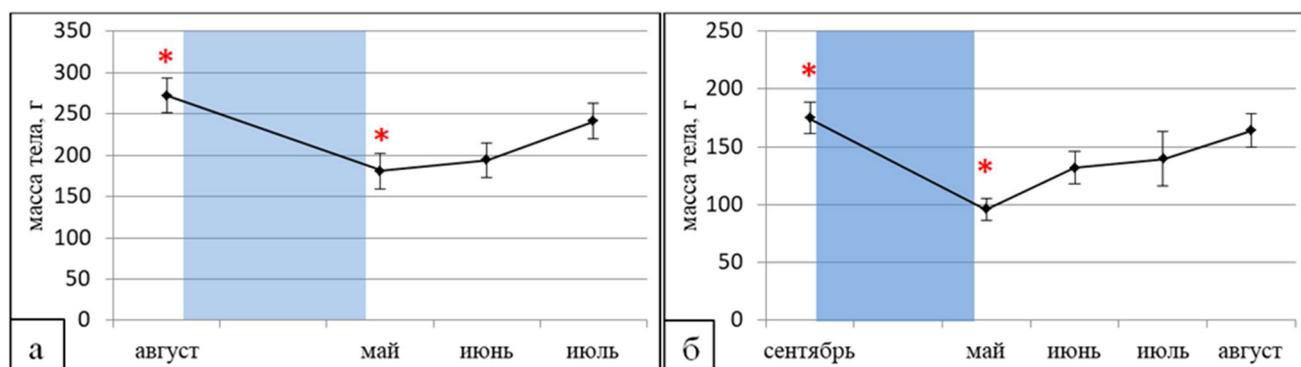


Рис. 24. Масса тела хомяков (а) – Радде и (б) – Брандта. Синим цветом обозначен период спячки; * $p < 0,001$.

Важность зерновых кормов для хомяка Радде показана и в специальных опытах по питанию (Магомедов, Омаров, 1994; Омаров, 1995). Из этих опытов следует, что положительные привесы массы тела хомяков получены на пшенице и смешанных кормах (пшеница+морковь). В то же время при содержании хомяков на чистой травосмеси или моркови у хомяков к концу опыта отмечалось падение массы тела. Кроме того, для выживания в зимний период хомяки должны набрать критическую массу тела перед залеганием в спячку (Магомедова и др., 2001). Это возможно, только на высококалорийных зерновых

кормах. В связи с этим сокращение зерновых является и важнейшим фактором выживания хомяков в зимний период.

В то время как хомяк Радде, как и многие зимоспящие теряет массу тела во время спячки (Омаров, 1995), есть и такие виды, которые не теряют массу тела во время спячки, а в некоторых случаях увеличивают ее, и к таким видам относятся хомячок Эверсмана (*Allocricetulus eversmanni*), монгольский хомячок (*Allocricetulus curtatus*) и обыкновенный хомяк (Ушакова, 2010; Кузнецова, 2019). Хотя для обыкновенного хомяка есть противоречивые данные, так в г. Вене обнаружили, что потеря массы тела обыкновенного хомяка в целом после выхода из спячки составляла $23\% \pm 12\%$ для самок, а наблюдения, проведенные в Нидерландах показали увеличение массы тела до $19\% \pm 22\%$ у самок и $33\% \pm 30\%$ у самцов (Franceschini-Zink, Millesi, 2008).

Важное значение для выживания в неблагоприятные периоды играют зимние запасы, которые характерны для многих зимоспящих видов. Продолжительность периода гетеротермии хомяка Радде в Горном Дагестане достигает 190-220 дней (сентябрь–май), а количество запесенного корма в норах составляет у взрослых особей 2,8 – 4,31 кг зерна в сухом весе (Магомедов, Омаров, 1994). Как показали опыты потребление зерна в период спячки не превышает 250–350 гр. Относительно очень короткие периоды нормотермии, продолжительные и глубокие периоды гипотермии и значительное падение массы тела в период спячки, подталкивает к предположению, что хомяк Радде не питаются во время спячки. Также на других зимоспящих видах (ежи; суслики) у которых продолжительность периодов нормотермии совпадают с периодами нормотермии хомяка Радде было показано, что в эти периоды активности на питание они выделяют менее 3–5%. Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что в период спячки используется не более 10–15% зимних запасов основную массу которого используют в весенний период (май) после выхода из спячки, когда продуктивность зеленых кормов очень низка и не может удовлетворить потребностей хомяков.

Выход хомяков Радде из спячки, перезимовавших в Дагестане в экспериментальных условиях практически совпадают с природными данными, в то время как вход в спячку затягивается незначительно. К позднему уходу в спячку хомяков могли привезти поздний выпуск хомяков в короба, так как, всех трех выпустили в короба после 10 сентября, где им было необходимо выкопать нору и сделать зимние запасы. Из четырех хомяков только самец №1, который убежал с территории за пределы вольеры в Черноголовке ушел в спячку в середине августа. Хотя для хомяка Радде, в основном для взрослых самцов, набравших необходимую массу тела и сделавшие зимние запасы первые уходы в спячку связаны с первыми сборами зерновых с полей (уст. сообщение К.З.Омарова), которые начинаются с середины августа. Примерно такая же ситуация замечена и для крапчатого суслика, которые уходят в спячку сразу после запахивания с/х полей в Северо–Западном Причерноморье (Лобков, 2003). И это объясняется тем что, после сбора урожая хомякам не выгодно бегать на скошенном поле. Во-первых: хомякам придется потратить достаточно большое количество времени в поисках подходящих кормов и соответственно они будут вынуждены проводить больше времени на открытом пространстве, что может быть для них опасно. Во-вторых: хомяки в условиях сокращения кормовых не смогут накопить жир нужную для спячки и запас кормов на зиму. А у самца №1 скорее всего не было зимних запасов, так как в лесном массиве отсутствовали подходящие для хомяков кормовые. Хомяк уходил в спячку в не привычных условиях среды, чем и могли быть вызваны ранний уход в спячку и частые пробуждения хомяка во время спячки. В конечном итоге, которые привели к гибели хомяка, вызванное не привычными условиями, не достаточным запасом жира и отсутствием зимних запасов. В то время как, остальные три ушли в спячку в конце октября-начале ноября, что мы связываем с тем, что в естественных условиях, набравшие необходимую массу тела и сделавшие зимние запасы хомяки, начинают уходить со сборами зерновых с полей, а в нашем экспериментальном опыте максимально приближенном к е.у., хомяки все время были обеспечены высоко калорийными кормами, что в свою очередь

оказало на хомяков некоторое влияние и хомяки ушли в спячку, только при установлении достаточно низкой температуры среды. Хотя уход хомяков в спячку в ЕУ обитания в сентябре–октябре, подтверждается нашими визуальными наблюдениями и данными Магомедова и Омарова (1994, 1995), не следует забывать, что в ноябре интенсивность питания хомяка Радде в лабораторных условиях существенно падает и поддерживается на уровне 4–5 г сухого вещества в сутки в отличие от летних месяцев, когда потребление корма доходит до 12–17 г сухого вещества в сутки (Омаров, 1995).

Отсутствие запасов зерна в раскопанных норах хомяка Радде в Ростовской области во все сезоны года, как отмечают в своей работе Колесников с Яковлевым (1954), мы связываем с тем, что в Горном Дагестане после выхода хомяков из спячки до вегетации растительности хомякам не чем питаться вненоры и они могут погибнуть, если у них не будет достаточных зимних запасов, а на равнине к моменту выхода хомяков из спячки, поля успевают зарастись зеленой, поэтому зверькам нет необходимости делать зимние запасы. Очевидно, основную роль в переживании зимних условий играет уровень накопленного жира, а зимние запасы зерна приобретают решающее значение весной, после пробуждения хомяков от спячки и до начала вегетации естественной зелени. Поэтому выживание хомяков в период зимней спячки зависит от осенней упитанности и не зависит от зимних запасов зерна (Магомедов, Омаров 2000, 2001), как и для многих других видов зимоспящих (Калабухов, 1956, 1985; Ипатьева, 1963; Абатуров, Магомедов, 1982). В отличие от хомяка Радде обыкновенные хомяки, которые также зимуют одиночно, с периодом спячки с октября по март (Bolshakov, 1997; Weinhold, 2008; Клевезаль и др., 2020), и которые перед уходом в спячку делают запасы корма, достигающие в некоторых случаях 10–15 кг (Свириденко, 1957; Nechay, 2000), питаются своими запасами во время пробуждения, а свидетельствуют об этом раскопки нор в январе–феврале, в которых обнаружено значительно меньше корма, чем перед уходом в спячку, данные с термолоттеров, которые показывают временами длительные периоды нормотермии между баутами сна,

увеличение массы тела во время спячки и неоднократное появление хомяков на поверхности во время спячки (Eisentraut, 1928; Bolhakov, 1997; Malan, 2011; Surov et al., 20194; Клевезаль и др., 2020). Как раз отсутствием зимних запасов и объясняется снижение массы тела обыкновенных хомяков в г. Вена, в то время как, в Голландии хомяки имели большие зимние запасы, состоящие из зерновых, а иногда и других семян или корней растений (неопубликованные данные La Naeye). Мы предполагаем, что отличия изменений массы тела между хомяком Радде и обыкновенным хомяком связаны с тем, что хомяк Радде питается запасами только после выхода из спячки и перед уходом в спячку, а обыкновенные хомяки питаются зимними запасами в течение всего периода зимней спячки. Биологический смысл сохранения запасов хомяка Радде связан с тем, что это позволяет им выйти из зимней спячки на месяц раньше до начала вегетации растительности (конец апреля – начало мая) и питаться в этот период зимними запасами. Это позволяет им на месяц раньше начать размножение, что позволяет сеголеткам нажироваться и сделать необходимые зимние запасы в условиях короткого горного лета (Магомедов, Омаров, 1994, 1995; Омаров, 1995). Аналогичная закономерность отмечена и для длиннохвостого суслика, ареал которого, как известно приходится на горные территории с коротким летом (Свириденко, 1953) и для самцов арктического суслика, которые выходят на 10-15 дней раньше самок и за это время набирают массу используя зимние запасы и восстанавливают генеративную функцию (Buck, Barnes, 1999; Gillis et al., 2005). Набор массы тела очень важен для самцов сусликов, так как между ними весной (в период гона) проходят ожесточенные бои.

5.3. Запись зимней спячки на резцах

Параллельно с данными, полученными с термодатчиков, был проведен анализ записи зимней спячки на резцах хомяка Радде. Такие исследования были проведены на нескольких видах сурков, сусликах, хомяках Брандта и на хомячках рода *Allocricetulus* (Клевезаль, Лобков, 2008; Клевезаль, Щепоткин,

2012; Клевезаль, Ануфриев, 2013; Batavia et. al., 2013; Клевезаль и др., 2015). И в этих работах было показано, что зимняя спячка на резцах хомяков резко отличается от сурков и сусликов. У хомяка №147 на поверхности медиальной стенки резцов можно было различить очень неконтрастные приросты, и лишь примерно в середине длины резца приросты были более заметны (рис. 25).



Рис. 25. Общий вид нижнего резца хомяка № 147 с медиальной стороны. Цифровой микроскоп. Стрелками указаны границы “зоны спячки”.

Если считать, что участок от первого (апикально) более четкого прироста до последнего (базально) более четкого был сформирован в период спячки, и что сформированные позже приросты были (как известно для других грызунов) суточными, то число приростов в оставшейся (базальной) части резца должно соответствовать числу дней, прошедших после выхода из спячки. Подсчитать напрямую такие нечеткие приросты было невозможно, но по расчету (по размеру участка после предполагаемого конца зоны спячки и средней ширине прироста) на этом отрезке зуба было примерно 12 приростов. Судя по термографику, от конца спячки до удаления термонакопителя прошло 6.5 суток и еще 8 суток прошло до умерщвления хомяка, т.е. всего 14.5 суток. Учитывая, что 2 последние (по времени формирования) прироста редко сохраняются при удалении резца, число приростов в базальной части резца хорошо соответствует числу суток, прошедших после спячки. Следовательно, участок на поверхности

резца между первым и последним четкими приростами (рис. 26), можно считать “зоной спячки”.

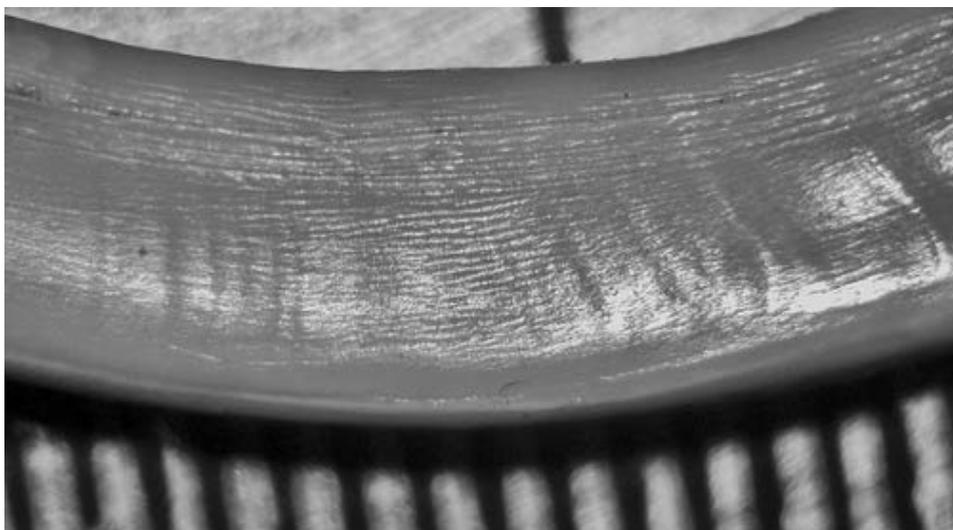


Рис. 26. “Зона спячки” на резце хомяка № 147. Бинокляр.

При исследовании “зоны спячки” под бинокляром ширина первого четкого прироста зоны была сходной с таковой на снимках под микроскопом, около 500 мкм, ширина следующих 6 приростов постепенно уменьшалась до 100 мкм, далее на протяжении около 1 мм приросты были не различимы, а затем были видны 7 приростов, из них первые три примерно по 200 мкм, затем три более широких и последний – очень широкий, около 800 мкм (рис. 27, а). Этот последний широкий прирост на снимках цифровым микроскопом выглядел как два отдельных прироста.

Наши исследования показали, что как и у хомяка Радде №147, так и №1 общая картина изменения ширины приростов “зоны спячки” совпала с изменением длительности периодов нормотермии перезимовавших с термодатчиками в ЕУ (рис. 27,б).

Для того чтобы выяснить, имеются ли различия при выходе из спячки в 90-х годах и в настоящее время, а также выяснить настолько типична такая спячка жившим в полностью ЕУ хомякам Радде, мы исследовали поверхность резцов еще 9 особей.

Сроки пробуждения, оцененные по числу приростов, сформированных после “зоны спячки”, соответствуют наблюдавшимся срокам выхода из спячки данной популяции хомяка Радде на Хунзахском плато (Омаров, 1995; Магомедов и др., 2001) (таб. 6). В этом регионе в 90-х годах первые хомяки начинали выходить из спячки в конце апреля, причем процесс выхода из спячки во все годы был растянут почти на месяц. Как правило, в конце апреля - начале мая во все годы исследований (1988–1993 гг.) первыми начинали выходить из спячки взрослые самцы и крайне редко в это время выходили из спячки самки (как правило, яловые, не рожавшие в прошлом году). Все остальные участвовавшие в размножении взрослые самки и залегали в спячку на месяц позже (ввиду того, что процесс накопления жира у них затягивался) и выходили из спячки позже остальных – 10–20 мая.

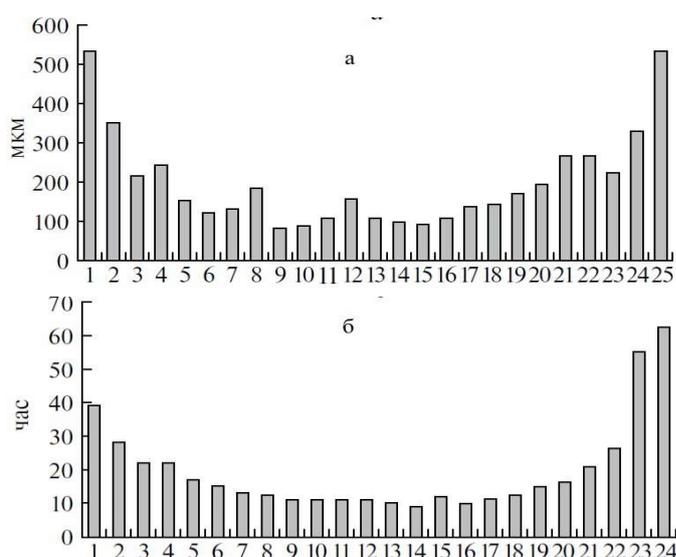


Рис. 27. Изменение ширины приростов “зоны спячки” от апикальной к базальной ее части по данным цифрового микроскопа; по оси абсцисс – порядковый номер прироста (а) и длительность периодов нормотермии во время спячки (б) хомяка № 147.

Поздний выход самки № 387 можно объяснить тем, что она могла в прошлом году, скорее всего позже остальных самок родить и поэтому процесс

накопления жира у нее еще больше затянулся. Это подтверждается и тем, что к моменту гибели она еще не успела принять участие в размножении и у нее в матке отсутствовали эмбрионы, тогда как у других самок, добытых одновременно с ней, в матке уже были мелкие эмбрионы. Также объясним и поздний выход самки № 286, добытой в 1990 г. В 1990 году весна была в Хунзахе прохладная и процесс выхода из спячки хомяков сдвинулся на 10-12 дней.

Таблица 6. Расчетная дата пробуждения хомяков в 90-х г. и фактическая в настоящее время.

№	Пол	Дата поимки	Число приростов после зоны спячки или (*) число приростов в резце, если нет зоны спячки	Приблизительная дата пробуждения
266	самец	05.07.1990	*43	до 16.05.1990
286	самка	06.07.1990	37	30.05.1990
356	самец	16.06.1991	47-54	23-30.04.1991
373	самец	17.06.1991	56	24.04.1991
374	самка	18.06.1991	54	25.04.1991
378	самец	19.06.1991	52	28.04.1991
387	самка	22.06.1991	28	25.05.1991
390	самец	22.06.1991	*39	до 14.05.1991
380	самец	19.06.1991	*48	до 28.04.1991
1	самец	¹ 10.04.2011	погиб	28.03.2011
2	самец	27.04.2014	² ?	21.04.2014
147	самец	05.06.2017	12	21.05.2017
4	самка	30.04.2012	² ?	до 27.04.2012

Примечания. ¹Хомяк погиб в конце марта по не выясненным причинам и был найден в начале апреля. ²У данных особей резцы на наличие «зоны спячки» не проверялись

«Общий характер “зоны спячки” во всех случаях был одинаков: ширина приростов сначала (от апикальной части к базальной) уменьшалась, затем следовал центральный участок с очень узкими или неразличимыми приростами и затем ширина приростов увеличивалась (табл. 7). В двух случаях на центральном участке приросты можно было подсчитать и измерить их ширину, в

трех они подсчету и измерению не поддавались. От особи к особи сильно варьировали общее число приростов в зоне спячки, ширина приростов в каждом отрезке и соотношение этих отрезков. Это особенно хорошо видно при сравнении резцов № 286 и № 387, где вся запись спячки была далеко от области стачивания резца. У трех апикальная часть “зоны спячки” находилась уже в области стачивания резца, и у них видны индивидуальные различия в характере центральной и базальной частей “зоны спячки” (табл. 7)» (Клевезаль и др., 2018). В результате можно заключить, что “зона спячки” на поверхности нижних резцов хомяков Радде выделяется более четкими приростами, начинается и заканчивается группой более или менее широких приростов, в центральной части приросты узкие, вплоть до неразграничимых. Ширина приростов в начале “зоны спячки” (ее апикальной части) чаще всего уменьшается, а в конце (в базальной части) увеличивается.

Таблица 7. Характер зоны спячки при исследовании под биноклем

№ экз	Апикальная часть. Ширина приростов уменьшается		Центральная часть. Узкие приросты			Базальная часть. Ширина приростов увеличивается	
	число приростов	ширина одного прироста	общая ширина	число приростов	ширина одного прироста	число приростов	ширина одного прироста
286 ^е	12	от 180 до 110	880	?	?	6	от 110 до 180
356 ^е	3*	180	1790	16	100–80–130	4	от 205 до 280
374 ^е	7*	от 280 до 120	888	7	125–100	11	от 170 до 530
378 ^е	5*	от 360 до 320	1020	12	100–70–100	5	от 160 до 270
387 ^е	3	от 300 до 180	1590	7+?	70-?	3+3+4	230+280+210
147 ^т	7	от 510 до 100	1060	?	?	7	от 200 до 880
1 ^т	11	от 1000 до 150		17	150-100	?	?

Примечания. Ширина приростов дана в микрометрах. *Апикальная часть “зоны спячки” частично уже сточена. ^е Хомяки добыты в естественных условиях в агроландшафтах с.Хунзах в 90-е г. ^т Хомяки перезимовавшие к приближенным к е.у. с термодатчиками.

Характер записи спячки на резцах этих особей был в целом сходен с таковым у особи с термонакопителем. Соотношение участков с разной шириной приростов в “зоне спячки” на резцах в настоящее время и в 90-ые годы показывает, что длительность периодов с продолжительными и кратковременными эпизодами нормотермии во время спячки было сходным. Таким образом, период спячки и время выхода из нее у *M. raddei* не претерпел существенных изменений за последние почти 30 лет. Возможно, спячка этого вида глубоко детерминирована.

Аналогичные исследования, проведенные на одной особи *M. brandti* и двух особей *S. cricetus* в Дагестане, имевшим вшитые термодатчиками, показали следующее. У самки *M. brandti* на участке резца, образованном в период спячки, был четкий рисунок узких суточных приростов, число которых соответствовало количеству эпизодов нормотермии. Однако, корреляции с длительностями эпизодов нормотермии отсутствовала, в отличие от *M. raddei*.(рис. 28).

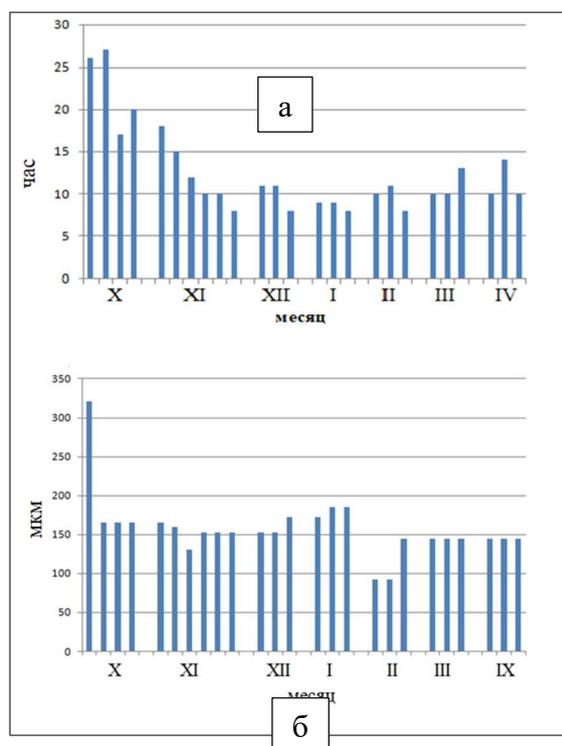


Рис 28. Изменение ширины приростов “зоны спячки” от апикальной к базальной ее части по данным цифрового микроскопа; по оси абсцисс – порядковый номер

прироста (б) и длительность периодов нормотермии во время спячки (а) хомяка Брандта.

В то же время, у *C. cricetus*, рисунок суточных приростов в «зоне спячки» был явно нарушен, или не обнаружен вовсе. Хотя длительность и глубина периодов гипотермии во время спячки может влиять на формирование узких приростов на поверхности резца, вероятнее всего, определяющим фактором является длительность периодов нормотермии, во время которых животное может питаться. Пока только можно предполагать, что наличие записи спячки на поверхности резцов одних представителей хомяков и отсутствие – у других определяется характером их питания и условиями зимовки в период спячки. Как было сказано выше, *M. raddei* в течение зимы практически не питается и основную часть запасов (более 80%) используют в весенний период (апрель – май) после выхода из спячки. *C. cricetus* питаются своими запасами в зимний период во время пробуждений, о чем свидетельствуют продолжительные периоды нормотермии, по сравнению с *M. raddei* и *brandti*, а также – сохранение массы тела во время спячки и отмечающееся исследователями появления хомяков на поверхности в зимнее время (Wassmer, 2004; Кузнецова, 2019; Surov et al., 2019; Клевезаль и др., 2020).

ГЛАВА 6. СУТОЧНАЯ И СЕЗОННАЯ АКТИВНОСТЬ ХОМЯКА РАДДЕ

6.1. Суточная активность хомяка Радде в 90-х г. и в 2010-2014 гг.

Суточные ритмы различных биологических процессов играют важную роль в приспособлении млекопитающих к условиям обитания (Соколов, Кузнецов, 1978; Ердаков, 1984; Шилов, 2001; Чистова и др., 2008). Для понимания механизмов взаимоотношений организма с окружающей средой необходимо знание особенностей активности. В этом контексте особенно интересно проследить, как меняются суточная активность в условиях изменения характера землепользования. Ввиду технических сложностей и связи со скрытым образом жизни мелких грызунов, суточная активность многих из них изучена недостаточно.

О суточной активности разных видов хомяков свидетельствуют работы (Seluga et al., 1996; Monecke, Wollnik, 2005; Fritzsche, 2008; Weinert et.al., 2001; Ziomek et al., 2011, Kaim et.al., 2013 и др.), но в то же время, ритмы активности средних хомяков (*Mesocricetus brandti*, *Mesocricetus newtoni*), в том числе хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*), изучены недостаточно. Первые записи о встречаемости хомяка Радде за пределами норы имеются в работах Н.Н. Дюкова (1927) и М.Г. Яковлева, И.М. Колесникова (1954). По их данным хомяки встречаются на поверхности ранним утром и с наступлением сумерек, а в пасмурную погоду могут быть активны и днем. Сведения о суточной активности хомяка Радде на Хунзахском плато имеются в работах К.З. Омарова (1995, 1999; 2005) и М-Р.Д. Магомедова, К.З. Омарова (2000). Эти данные относятся к 90-м годам, когда на с/х полях было обилие зерновых кормов и численность хомяков достигала около 50 ос/га. По данным К.З. Омарова (1995, 2005) в августе 1991 года в условиях избыточной кормообеспеченности зерновыми для хомяка Радде с использованием визуального метода (бинокль), дополненного методом радиотелеметрии был выявлен двухфазный тип дневной активности с хорошо выраженным утренним и вечерним пиками (рис. 29). В промежутке между 12 и

17 часами активность хомяков снижается до минимума, т.к. они в утренние часы достаточно запасли калорийного корма в норах и жарой в это время суток. Этот отрезок времени хомяки проводят в норах, поедая собранный за время утренней активности корм. Вечерняя активность зверьков начинается около 17 ч., и достигает максимума к 19-20 часам, затем падает и полностью прекращается к 22 часам.

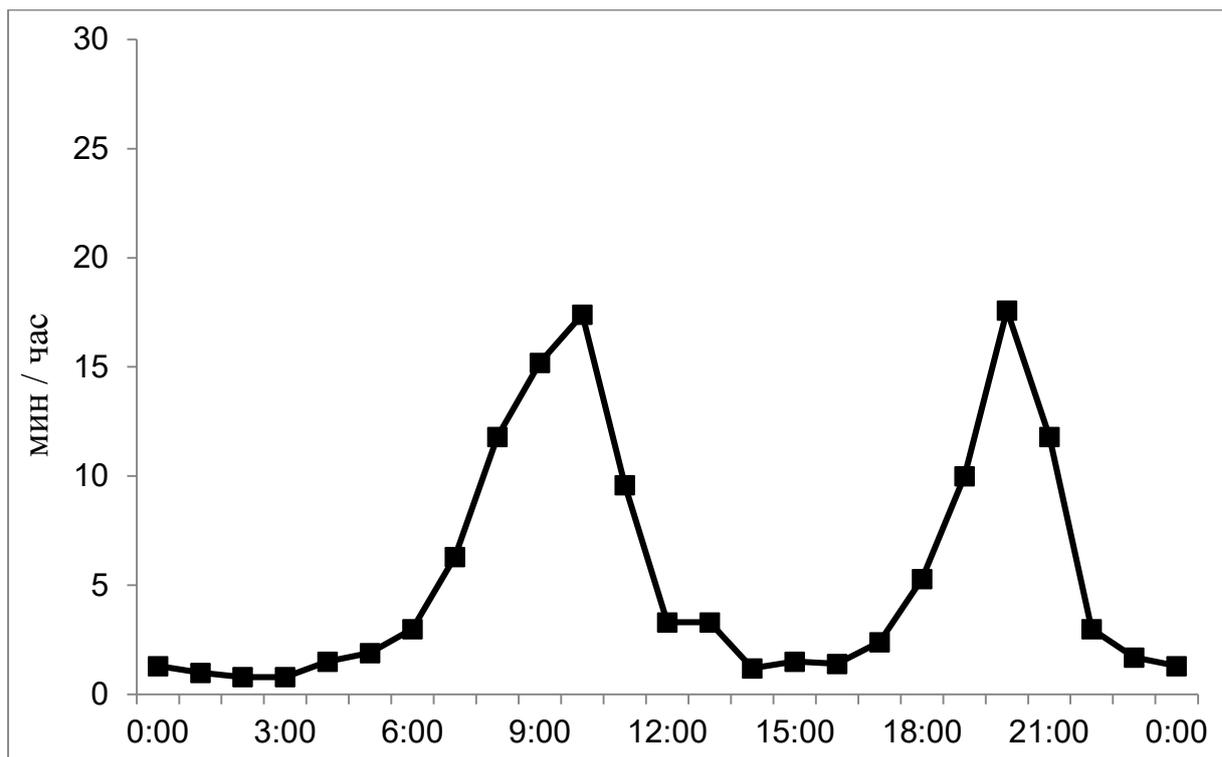


Рис. 29. Суточная активность взрослых особей хомяка Радде в августе 1991 года (по Омарову, 1995, с дополнением).

При этом, продолжительность выходов были очень короткими. Утренняя и сумеречная активность хомяка Радде в 90-х годах в полной мере удовлетворяла как ежедневные суточные потребности хомяков в кормах, так и позволяла им запастись 4–5 кг зерна на зиму (Омаров, 1995). Зимние запасы зерна хомякам были необходимы для выхода из спячки в конце апреля – начале мая, т.е. на месяц раньше начала вегетации растительности в горах. Такая особенность экологии хомяка Радде имеет важное значение в условиях короткого вегетационного периода в горах, когда хомякам необходимо как можно быстрее начать

размножение с тем, чтобы сеголетки успели нажироваться (Магомедов, Омаров, 1995; Магомедов и др., 2001, 2005; Омаров, Магомедов, 2006; Омаров, 1995, 2008).

В 1991 году метод радиотелеметрии для изучения суточной активности хомяков был использован К.З. Омаровым только для того, чтобы установить местонахождение хомяков в тех случаях, когда он выходил из поля зрения. Основные данные по суточной активности хомяков в 1991 году были получены визуальным наблюдением с биноклем с 10-15 метров, так чтобы хомяки не видели наблюдателя. При этом предварительно срезалась трава около норы и вдоль троп хомяка (Омаров, 1995). Это метод полностью оправдал себя, т.к. хомяки в 90-х годах передвигались по территории очень консервативно по системе знакомых ориентиров на ограниченном по площади индивидуальном участке и при этом все их передвижения были повторяющимися от норы на межевом склоне по тропе к полю и обратно (Омаров, 1995). В связи с этим изучить их суточную активность хомяков визуальным способом в 90-х годах не представляло больших сложностей.

Наши первые исследования по изучению суточной активности хомяков начались в 2009 году и проводились в круглосуточном режиме с использованием радиотелеметрии, а в дальнейшем (2010-2014 гг.) мы изучали суточную активность хомяков с использованием системы «FAIS» (см. глава 2. Материалы и методы исследований).

Из полученных данных в 2009 году с помощью радиотелеметрии следует, что суточная активность хомяков имеет наибольший пик и смещена в сумеречную и ночную часть суток. В утренние и дневные часы активность хомяков очень низкая. В то же время, как показывают наши наблюдения, в пасмурную погоду хомяки могут быть активны круглые сутки.

Как показали наши полевые наблюдения методом радиотелеметрии, хомяк Радде очень осторожен и все нехарактерные звуки, связанные с отслеживанием их вненоровой активности в природе наблюдателем с антенной (например, шелест травы и даже дыхание исследователя) может существенно повлиять на

их активность и выход из нор. Этот метод, который хорошо проявил себя для хомячков Роборовского (*Phodopus roborovskii*) (Ушакова и др., 2011), забайкальского (*Cricetulus pseudogriseus*) (Соколов и др., 1989), Эверсмманна (*Allocricetulus evermanni*) (Рюриков и др., 2003) и др., для хомяка Радде, в силу его особенностей поведения, оказался не подходящим и поэтому для изучения суточной активности хомяков мы использовали в дальнейшем систему FAIS.

Как показано выше, первые выходы хомяка Радде отмечены в середине мая. Суточная вненоровая активность у обоих полов практически совпадает, с небольшим перевесом в сторону самцов (рис. 30,а). «Самый низкий уровень суточной вненоровой активности, как для самцов, так и для самок отмечается в мае (рис. 30,а). В целом явно низкая вненоровая активность хомяков в мае объясняется, во-первых тем, что у хомяков в это время еще не заканчиваются зимние запасы (Омаров, 1995). Во-вторых, в мае вегетация растительности в горах только начинается и ее в природе недостаточно и, в третьих, при низком травостое хомяки являются хорошей мишенью для хищников. Выход же хомяков в мае в условиях короткого вегетационного периода в горах, как это было показано ранее Омаровым (1995) продиктован тем, что хомякам необходимо как можно быстрее начать размножение с тем, чтобы сеголетки успели нажироваться и сделать необходимые зимние запасы» (Омаров, Чунков, 2019).

В период гона в июне для самцов и самок характерен монофазный тип дневной активности с 09:00 до 20:00 (рис.30,б). Примерно одинаковая кривая активности самцов и самок объясняется тем, что в июне происходят самые важные встречи хомяков в плане продолжения рода и самые длинные по продолжительности встречи приходятся именно на июнь. В июле кривая активности аналогичная, но только с ярко выраженным одним пиком, который приходится для самцов на 19:00, а для самок на 14:00 (рис. 30,в).

В августе у самцов и самок монофазный тип дневной активности. По сравнению с предыдущими месяцами самцы в августе активны все 24 часа, а у самок сохраняется тот же тип, что и в первые два месяца.

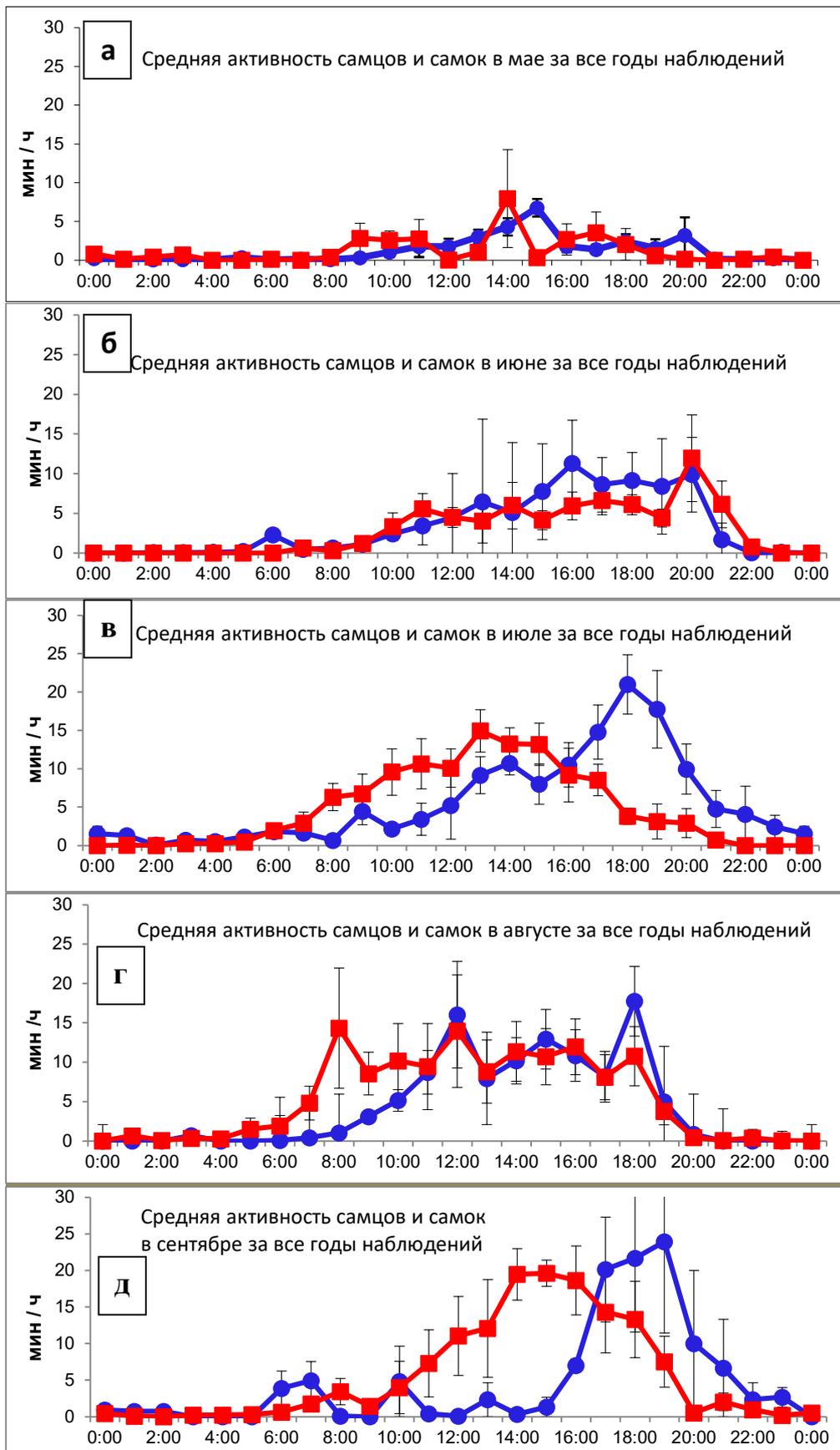


Рис. 30. Вневременная суточная активность самцов и самок в летний период:
 а – май, б – июнь, в – июль, г – август и д - сентябрь.

Вненоровая активность самцов приходится с 8:30 – 20:00, а у самок активность начинается с 05:00 до 20:00 (рис. 30,г). По сравнению с другими месяцами вненоровая активность выше, что объясняется активной наживровкой и запасующей деятельностью хомяков. Как видно из приведенных данных пик активности в июле и в августе для обоих полов приходится на самое жаркое полуденное время (рис. 30 в,г), но от прямых солнечных лучей и перегрева их защищает в это время высокая трава. От плотности и высоты растительного покрова зависит защищенность хомяков от хищников, а также степень растительного покрова имеет влияние на суточную активность (Kayser, Stübbe, 2003; La Hay et al., 2005; 2010; Villemey et al., 2013). В сентябре взрослые самцы, которые уже достаточно наживровались и сделали зимние запасы, уходят в спячку. В этот период вненоровая активность взрослых самок и сеголеток очень высокая и имеет схожий ритм с 06:00 до 22:00 с ярко выраженным одним пиком, который приходилось для самцов на 19:00, а для самок на 16:00 (рис. 30, д).

При этом $84,3 \pm 4,1\%$ времени вненоровой активности приходилось на светлое время суток. В светлое время суток, продолжительность отдельных выходов составила $8,7 \pm 0,8$ мин для самцов и $7,0 \pm 0,6$ мин для самок соответственно, и всего $2,1 \pm 1,4$ мин для самцов и $1,1 \pm 0,4$ мин для самок в ночное время (не парный t-критерий; самцы: $t = 3,5$, $p < 0,01$; самки: $t = 5,2$, $p < 0,001$) (рис. 31). При этом количество отдельных выходов ночью тоже были значительно меньше чем днем $3 \pm 0,3$ выхода для самцов и $3 \pm 0,2$ для самок, чем днем $10 \pm 1,2$ выходов для самцов и $12 \pm 2,3$ для самок (t-критерий; $t = 2,85$, $p < 0,05$ и $t = 3,08$, $p < 0,01$ для самцов и для самок). В целом за сутки хотя у самок и было большее число выходов из норы, но они не были значимыми.

Основная вненоровая активность как самцам, так и самкам была зарегистрирована за несколько часов до захода солнца и они уменьшали свою вненоровую активность после захода солнца. В целом, большинстве случаев хомяки оставались в своих норах в течение ночи до восхода солнца. Максимальная среднесуточная вненоровая активность для самок равняется $12,1 \pm 1,8$ (мин/ч) и приходится к 14:00 ч, т.е. во время яркого солнечного света.

Максимальная среднесуточная внеуровневая активность самцов равняется $12,0 \pm 3,7$ (мин/ч) которая также приходится на светлое время суток, но с пиком активности который приходится к 18:00 ч. В процентном соотношении на светлое время суток для самцов приходится $9,5 \pm 1,4\%$ внеуровневой активности, в то время как на темное время суток приходится только $1,7 \pm 0,9\%$. Самки также решительно предпочитают светлое время суток для своей внеуровневой активности и равняется $11,0 \pm 1,1\%$ от светлого времени и только $0,5 \pm 0,2\%$ приходится на ночные часы.

Некоторые особи показывают большую внеуровневую активность в утренние часы и в первой половине дня, в то время как другие отдают предпочтение сумеркам и вечерней времени суток. Иногда как самцы, так и самки, могли пропускать или утреннюю или вечернюю внеуровневую активность и это могло зависеть от погодных условий, сельскохозяйственных работ проводимых на полях рядом с норами и другими причинами.

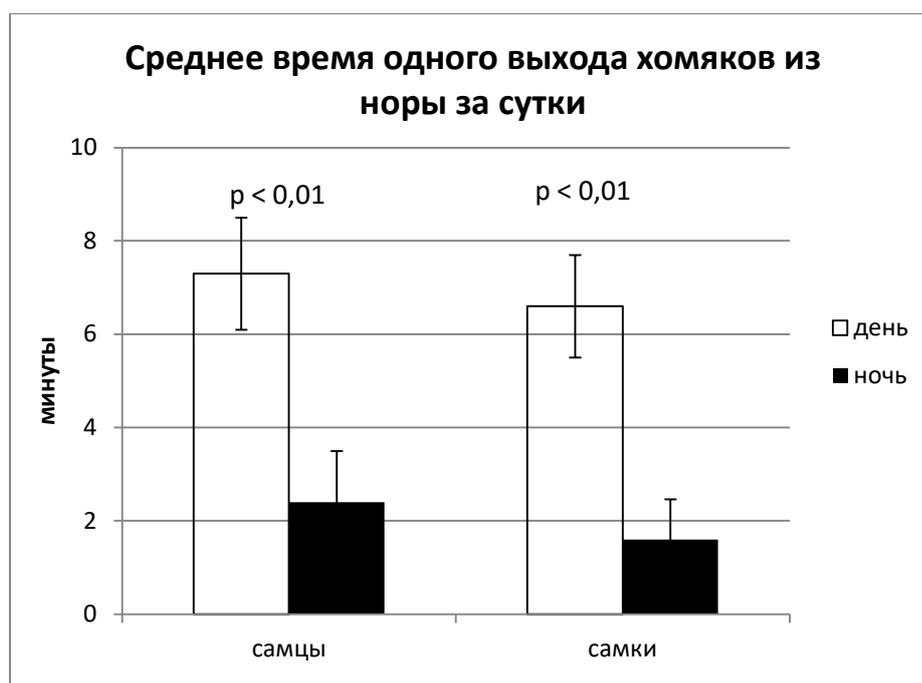


Рис. 31. Продолжительность поверхностной активности хомяка Радде (n=29) в светлое время суток и после захода солнца.

При анализе данных по активности за 5 месяцев, продолжительность внеуровневой суточной активности составила в среднем 105 ± 14 минут для

самцов и 96 ± 11 минут для самок ($t=0,41$; $p=0,68$), изменяясь в отдельные дни от 0 до 170 минут для самцов и от 0 до 140 минут для самок (рис. 32,а). Оказывается, что продолжительность среднесуточной внеуровневой активности не значительно больше у самцов, чем у самок, что вполне объяснимо, т.к. самцы активно ищут половых партнеров (май-июнь), ищут более кормные территории (июль), активно нажируются (август), а в конце августа в начале сентября начинают уходить в спячку (рис. 32,а), а самки более привязаны к своей норе и при этом они снижают активность в период лактации и приступают к нажировке и запасанию кормов позже самцов и поэтому, в конце августа в начале сентября, как показывают наши наблюдения внеуровневая активность самок максимальная. Как отмечалось выше внеуровневая активность в мае очень низкая, а в последующие месяцы вплоть до августа отмечается рост внеуровневой активности как у самцов, так и у самок, по сравнению с предыдущими месяцами, которая остается на стабильно высоком уровне вплоть до залегания в спячку (рис. 32,а). С мая по август продолжительность отдельных выходов у самцов постепенно растет и максимума достигает в июле-августе, когда они начинают делать основные запасы и находится на высоком уровне вплоть до спячки (рис. 32,в). При этом у самок больше число выходов из нор, за счет непродолжительности времени пребывания на поле (рис. 32,б). Причиной такого поведения может быть подготовка норы самкой к рождению детенышей. Это и отражается в конечном итоге на характере использования территории в разные периоды активности, о чем уже было сказано выше. Одним из факторов, почему эта разница достоверно на графике не отразилась, является и то, что мы не фиксировали продолжительность одного выхода больше 30 минут для одной особи, так как, в это время они вполне могли оказаться в другой норе без кольца. И таких продолжительных периодов отсутствия в норах у самцов были зарегистрированы значительно больше, чем у самок, так как самцы постоянно меняли свои норы (в поисках самок и более кормных территорий), и по этой причине мы предполагаем, что активность самцов должна быть выше, чем она показана на графике суточной активности.

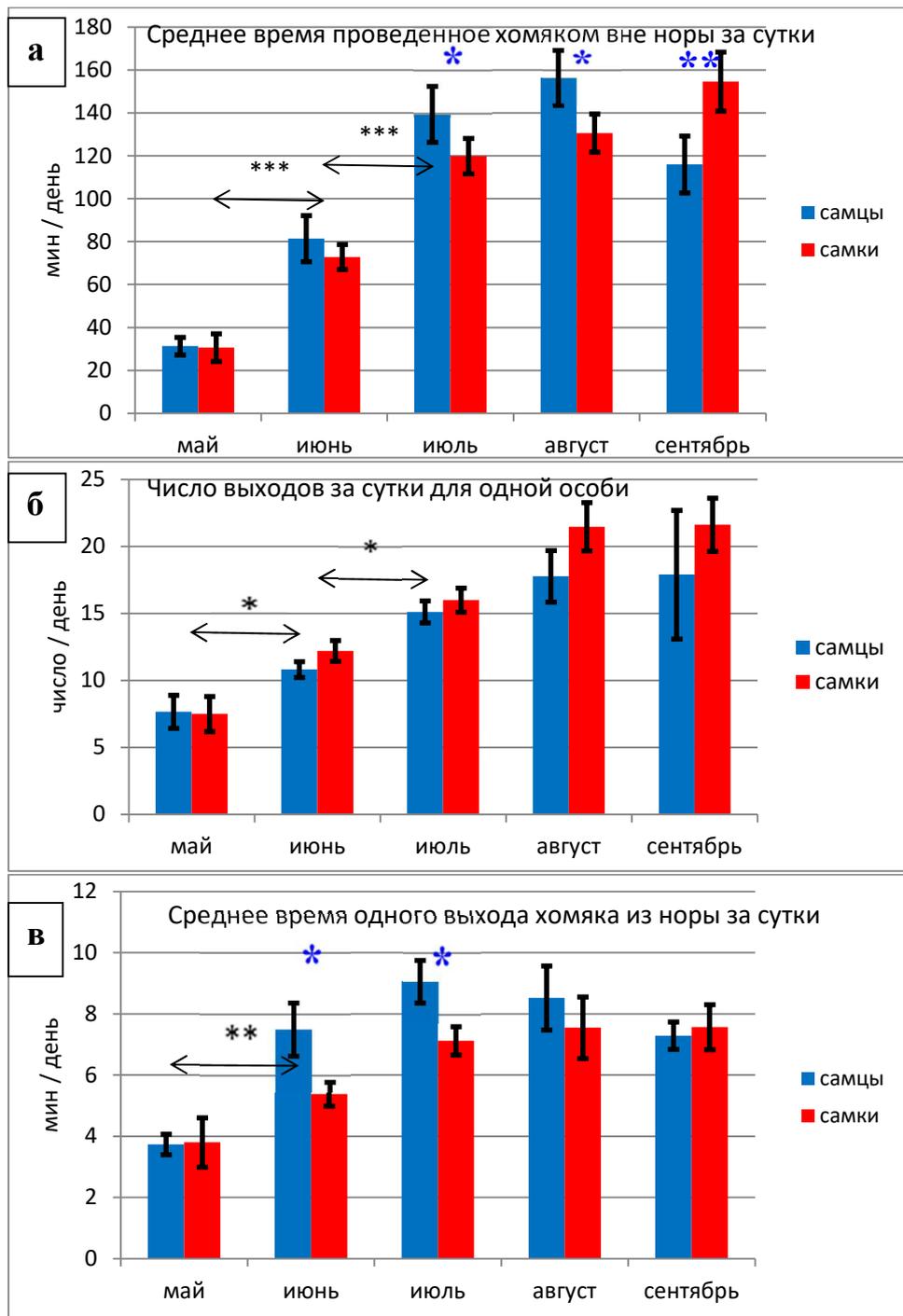


Рис. 32. Показатели суточной активности хомяка Радде.

- достоверность различий по сравнению с предыдущим месяцем, *- $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$ и *** - $p < 0,001$.

- достоверность различий между самцами и самками в одном месяце, *- $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$ и *** - $p < 0,001$.

Среднесуточная вненоровая активность самцов была чуть выше, чем у самок с более высокой вариабельностью у самцов. Все это в конечном итоге отражается на характере использования территории в разные периоды сезонной активности. Также следует отметить, что в отдельно взятом году наибольшая продолжительность одного выхода, число отдельных выходов в день и средняя продолжительность суточной активности между полами в одни и те же месяцы могут различаться.

Подытоживая наши данные за 5 месяцев (май-сентябрь) можно констатировать, что среднесуточная активность имеет в целом дифазный тип дневной активности для самцов и монофазный тип дневной активности для самок. При этом у самцов отмечается два пика активности с 05:00 до 08:00 часов и с 10:00 до 21:30 часов, а у самок один пик активности с 06:00 до 21:00 часов (рис. 33).

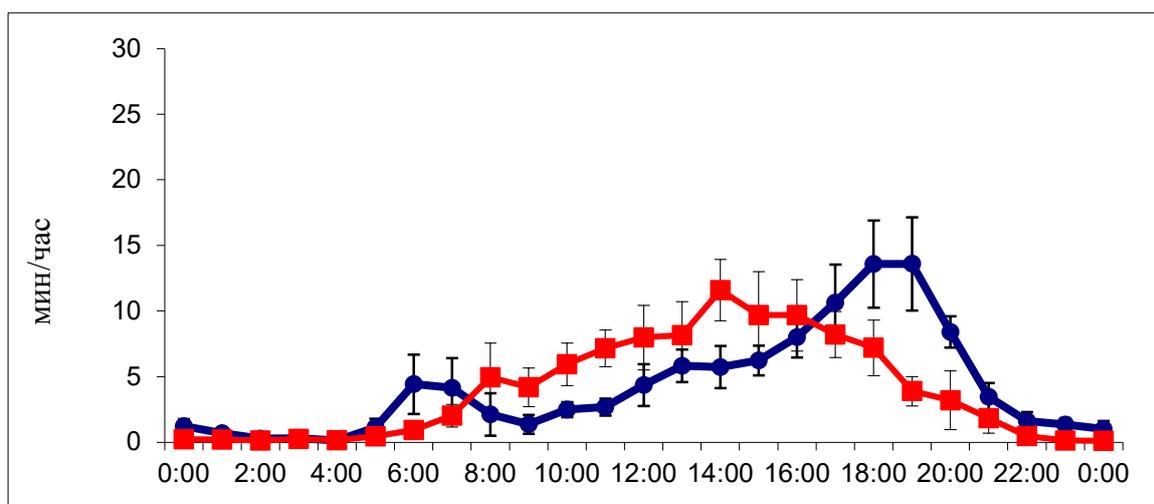


Рис. 33. Среднесуточная активность самцов и самок хомяка Радде с мая по сентябрь 2012-15гг.

Эти данные не согласуются с данными Омарова (1995) (рис. 27) в 90-е годы для хомяков был характер типичный дифазный тип дневной активности с пиками в утренние и вечерние часы. В настоящее время, хотя для самцов в некоторой степени прослеживается двухфазный тип дневной активности по сравнению с 90-ми годами явно увеличивается активность к полудню, а пик вненоровой

активности для самок, который приходится на середину дня, скорее связан с тем, что лактирующие самки вместе с сеголетками были активны весь день, что в итоге и отразилось на графике внеуровой активности. «В условиях изобилия зерновых в 90-х годах дифазный тип активности вполне позволял хомякам удовлетворить суточные потребности в кормах и запасти их перед спячкой. Очевидно, что причиной изменения внеуровой активности хомяков по сравнению с 90-ми годами, в первую очередь являются изменившиеся кормовые условия. Хомяки в условиях дефицита высококалорийных кормов вынуждены проводить на поверхности больше время, чем в 90 - х годах» (Омаров, Чунков, 2019). Эти данные, также как и данные полученные в условиях изменения характера землепользования подтверждают, что хомяки очень чувствительны к любым изменениям среды обитания.

Также мы получили первые данные об активности сеголеток до расселения из материнской норы. Молодые начинают выходить в середине июля. В основном они выходят из нор вместе с самкой. Молодым характерна активность с 06:00 утра до 21:00 ночи без ярко выраженных пиков (рис. 34).

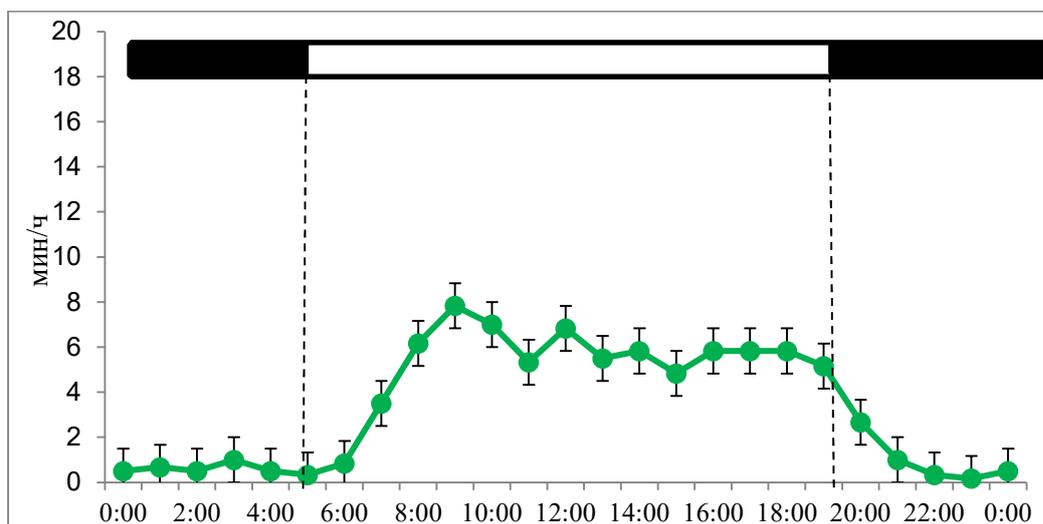


Рис. 34. Активность сеголеток с конца июля до середины августа, (выходы хомячков до расселения). Над графиком черным цветом выделено ночное время суток, серый цвет указывает на рассвет и белая полоса на сумерки.

Практически весь период вненоровой активности у молодых приходится на светлое время суток и ровняется вненоровой активности взрослых самцов и самок. Высокая вненоровая активность молодых объясняется, тем что, им необходимо в сжатые сроки набрать вес к зимней спячке, найти свободную нору и сделать там запасы на зиму, в то время как, у многих грызунов молодые активны значительно меньше времени, чем взрослые особи (Ердаков, 1984). В первое время молодые не отходят от норы далеко и питаются растительностью прямо около норы, но со временем они вынуждены искать себе новые удобные в плане кормов территории, в то время как, самки сирийских хомяков во время расселения молодых уходят из норы оставив нору одному из молодых (Larimer, Fritzshe, неопубликованные данные), а для хомяка Радде в двух случаях на следующий год весной самок отлавливали в этих же норах, в которых они в прошлом году щенились. Точно такая картина характерна и для обыкновенного хомяка. (Weinhold, Kayser, 2006),

Интересно, что сеголетки обыкновенного хомяка показали аналогичную картину активности с взрослыми, с той лишь разницей, что активность была растянута на 1-2 часа (Ziomek et al., 2011). В отличие от хомяка Радде, вненоровая суточная активность взрослых самцов носил четкий дифазный характер, а активность лактирующих самок полностью повторял кривую активности сеголеток.

По данным большинства авторов, взрослые особи обыкновенного хомяка придерживаются дифазного типа дневной и сумеречной активности с пиками рано утром и вечером, в то время как некоторые авторы указывают на ночную (Niethammer, 1982) и круглосуточную (Schmelzer, Millesi, 2008) форму активности. Величина среднесуточной активности достигали от 100 до 400 минут, в зависимости от сезона года (Ziomek, Banaszek, 2008; Ziomek et al., 2011; Kaim et al., 2013).

Продолжительность вненоровой активности у обыкновенного хомяка в 2-3 раза выше хомяка Радде в некоторые сезоны года. Это объясняется тем, что обыкновенные хомяки преодолевают большие расстояния за день и отходят от

норы на значительно большее расстояние (Кулик, 1962; Карасева, 1962), чем хомяк Радде, а также физиологическими потребностями организма. У различных авторов пики суточной активности обыкновенного хомяка смещались на несколько часов вперед или назад, но при этом всегда сохраняя дифазный тип активности. У самок обыкновенного хомяка, больше выходов из нор за сутки, в то время как, у самцов выше продолжительность одного выхода за сутки, (Seluga et al., 1996; Guido Mundt (личное сообщение)), что опять согласуется с нашими данными по хомяку Радде. Интересно, что тип вненоровой суточной активности хомяка Радде в природе отличается от вненоровой суточной активности обыкновенного хомяка и сирийского хомяка (*Mesocricetus auratus*). Как и обыкновенному хомяку в большинстве случаев, сирийскому хомяку тоже в естественной среде характерен дифазный тип активности с утренними и вечерними пиками. Но, в тоже время, средняя продолжительность вненоровой активности за сутки для самок сирийского хомяка в естественных условиях составляет 87 мин (± 4 м) со средней продолжительностью отдельного выхода 5 мин 34 с (± 8 с), что вполне согласуется с данными по самкам хомяка Радде в природе. Дополнительно, к различиям двух близкородственных видов, можно отнести и то, что нахождения наблюдателя в нескольких метрах от хомяка Радде очень сильно влияет на ее вненоровую активность, а вот вненоровая активность сирийского хомяка меняется от нахождения наблюдателя рядом в очень незначительной степени. В то время как, сирийскому и обыкновенным хомякам характерен дифазный тип активности, данные по вненоровой суточной активности хомяка Радде относительно идентичны данным полученным нами впервые по вненоровой суточной активности для хомяка Брандта (*Mesocricetus brandti*) в 2016-2017 гг. естественных условиях на Левашинском плато (Дагестан). Так, самкам характерен монофазный тип дневной активности с 03:00 до 20:00, с наибольшей активностью с 12:00 до 17:30, а самцам характерен дифазный тип дневной активности с 04:00 до 10:00 и 13:00 до 20:00, с пиком активности 18:00 (рис. 35). Среднее время ежедневной вненоровой активности в июне и в начале июля для самцов хомяка Брандта по нашим данным составляет

59 ± 9 минут (n=4), а для самок 62 ± 7 минут (n=6). Что незначительно уступает данных по суточной активности по хомяку Радде и по сирийскому хомяку (Gatterman et al., 2001) в естественной среде обитания. Мы видим, что в условиях низкой обеспеченности кормами у двух близкородственных видов типы суточной активности очень схожи. Целый ряд факторов, как известно, влияют на ритмы активности, в том числе хищники, температура, влажность, ливень, наличие кормов и др., (Dunlap et al., 2004).

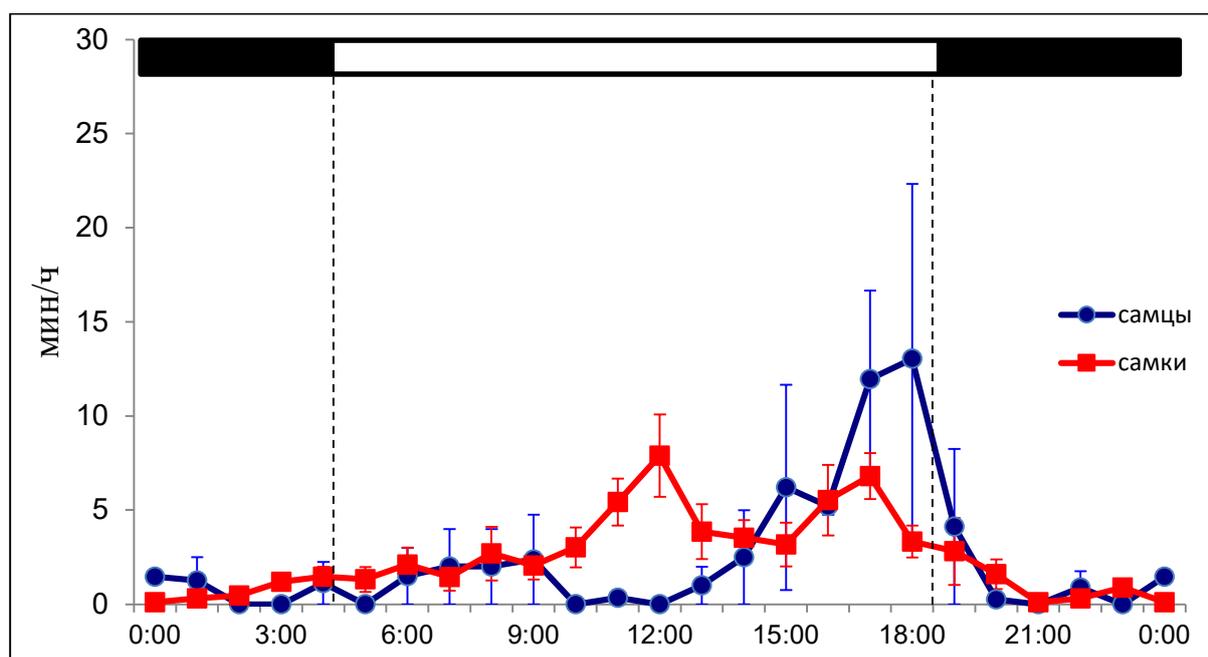


Рис. 35. Среднесуточная активность самцов и самок хомяка Брандти в июне-июле 2016-17гг. Над графиком черным цветом выделено ночное время суток, а белым цветом дневное время.

Средняя продолжительность ежедневной вненоровой активности менее 3-4 часов у грызунов было описано как "удивительно коротким" (Kenagy et al., 2002). Ежедневная средняя продолжительность вненоровой активности хомяка Радде примерно совпадала с активностью сирийского хомяка, и хомяка Брандти, но вместе с тем, значительно уступали по активности хомяку Обыкновенному так и многим другим видам грызунов: Европейский суслик (*Spermophilus citellus*) Everts et al. (2004), Тринадцатиполосный суслик (*Spermophilus tridecemlineatus*) Vispo, Bakken (1993), Дегу (*Octodon degus*) Kenagy et al. (2002),

Обыкновенный бобр (*Castor fiber*) Sharpe, Rosell (2003), Наяритская белка (*Sciurus nayaritensis chiricahuae*) Koprowski, Corse (2005) и др.

Как показали Райхман и Робертс, (1994), размер тела и продолжительность активности в день, коррелируют и у более крупных животных продолжительность суточной активности в день была больше (Reichman, Roberts, 1994). Однако низкая вненоровая активность хомяка Радде и сирийского хомяка противоречат этим данным, потому как вненоровая активность других грызунов меньших размером, намного выше. Вероятно, в экономии вненоровой суточной активности хомяка Радде способствует, то что, они не съедают собранные корма на месте, а таскают в защечных мешках в нору.

Таким образом, суточная активность хомяка Радде очень изменчива в зависимости от внешних условий. В 90-е годы, когда имело место изобилие зерновых кормов суточная активность была двухфазный тип с минимумом времени вненоровой активности, а в 2010-2014 гг. в условиях дефицита зерновых кормов суточная активность имеет полифазный характер со значительным увеличением времени вненоровой активности.

Суточная активность, как показывают наши данные, меняется в зависимости от условий окружающей среды, и в данном конкретном случае триггером послужило изменение характера землепользования в Горном Дагестане, которое вынудило животных изменить тип суточной активности.

6.3. Суточная активность хомяков в лабораторных условиях

Для проверки нашего предположения, что суточная активность хомяка Радде изменчива в зависимости от внешних условий среды мы провели дополнительные исследования в лабораторных условиях.

Как показали исследования суточной активности самцов хомяка Радде, проведенные в лабораторных условиях хотя и показали монофазный тип активности, но в отличие от природных условий, самцы хомяка Радде придерживаются по большей части сумеречно-ночной активности, что

полностью противоречит полученным данным по суточной активности хомяков в естественных условиях. Максимальная активность зарегистрирована с 16:00 до 06:00 с пиком активности в 03:00, а самая минимальная активность зафиксирована с 08:00 до 15:00 часов (рис. 36).

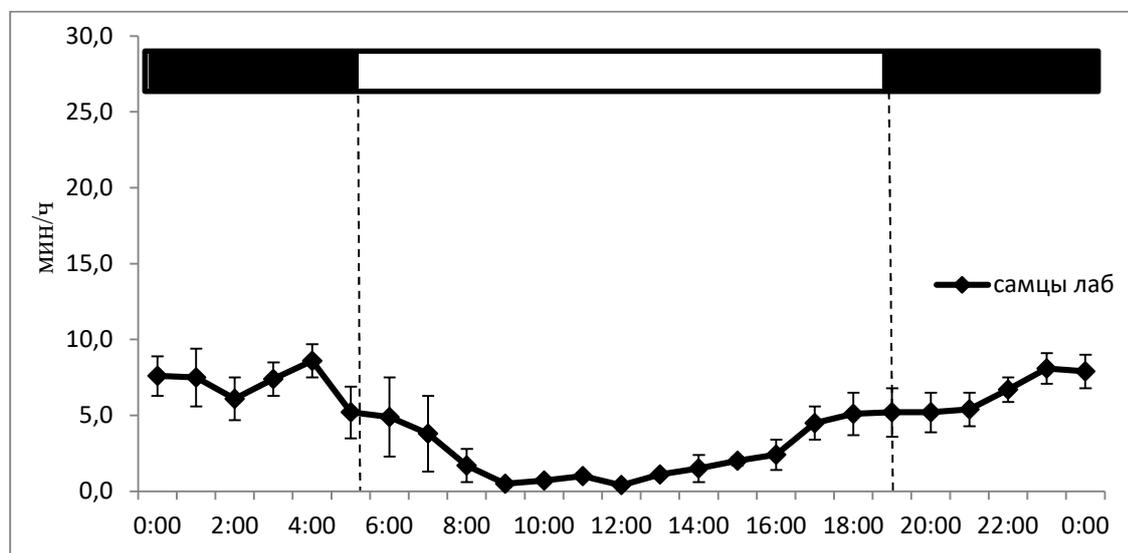


Рис. 36. Суточная активность хомяка Радде в лаборатории. Средние значения и стандартные ошибки для 8 самцов в неволе июне-июле.

Остановимся подробнее на некоторых показателях суточной активности хомяков в лабораторных условиях. В лабораторных условиях самцам хомяка Радде в июне-июле характерен монофазный тип преимущественно сумеречно ночной активности, с максимальной суточной (в конкретном случае, вместо норы хомяки находились в домиках) активностью 16 минут в час. Среднее время, проведенное хомяками в активности за пределами своих домиков за сутки составляла 140 минут ($n=8$), что практически совпадает с активностью в природе. В отличие от вненоровой активности в естественных условиях в июне-июле, самцы хомяка Радде в лабораторных условиях были в 2,4 раза более активны в темное время по сравнению со светлым временем суток.

Как показывают наши данные, полученные в лабораторных условиях, характер суточной активности хомяков прямо противоположный показателям вненоровой активности по сравнению с данными полученными в естественных

условиях. Так, в лабораторных условиях хомяки достигают своего максимума суточной активности около полуночи, т.е. когда в естественных условиях они практически не выходят из нор. В естественных же условиях пик вненоровой активности приходится на светлое время суток, а в лабораторных условиях у них в это время отмечается максимальное понижение активности. В отдельных случаях мы отмечали в природе ночную активность хомяков, хотя продолжительность отдельных выходов была значительно короче по сравнению с отдельными выходами хомяков в светлое время суток.

Интересно, что полученные данные по вненоровой суточной активности хомяка Радде в естественных условиях, и лабораторных условиях, хотя и могут отличаться по типу активности, но совпадают по форме активности с такими видами как, сирийский (Gatterman et. al., 2001; Mundt, 2008) и обыкновенные хомяки (Wollnik et. al., 1991; Weinert et. al., 2001; Monecke, Wollnik, 2005), золотой колючей мыши (Levy et. al., 2007) и Туко-Туко (Valentinuzzi et. al., 2009; Tomotani et. al., 2012.) хомяк Брандта (Simeonovska-Nikolova, Dekov, 2013) и *Phodopus SSP.* (Weinert et. al., 2009).

Отметим, что различные формы активности в естественных и в лабораторных условиях у хомяка Радде не могут быть объяснены внутри - и межиндивидуальными различиями, как например, это наблюдаются у Дегу (Labyak et al., 1997; Vivanco et al., 2009). В то время как, хомяк Радде и другие приведенные выше примеры, показывают реальный переход от дневной и сумеречной формы активности в естественных условиях к ночной форме активности в лабораторных условиях, так как, в естественных и лабораторных условиях под наблюдением находились одни и те же особи. Тем не менее, до сих пор ничего не известно о четких механизмах, вызывающих этот переход от одной формы активности к другой в различных условиях среды. В природе на животных могут оказывать влияние абиотические, биотические и антропогенные факторы, среди которых важное значение могут иметь например, внутривидовые взаимодействия, взаимодействия с добычей, хищником или паразитами, плотность популяции, циклы доступности кормов, геофизические

периодичности, как температура, влажность и другие (Aschoff, 1960; Mistlberger, Skene, 2004; Robbers et al., 2015; Van der Vinne et al., 2015). «Для того чтобы понять причину этих различий следует учитывать множество факторов, среди которых влияние средовых сигналов, хищников, динамики кормовых ресурсов, особенности репродуктивного поведения, биотического окружения и мн.др., что невозможно в полной мере смоделировать в лабораторных условиях. Следует заметить, что причины этого несоответствия не ясны и существуют лишь некоторые попытки их объяснения. Кроме того, для интерпретации полученных различий форм активности нужно выяснить механизм, определяющий изменение суточной активности в лабораторных условиях» (Чунков и др., 2014). Большинство мелких млекопитающих, особенно грызуны, описанные к настоящему времени, ведут ночной образ жизни (Smale et al., 2003).

В летние месяцы с удлинением световой фазы дня в сочетании умеренной температурой могут подвинуть форму активности животных на светлое время суток. Некоторые исследования рассматривают конкурентов и хищников в качестве важнейших факторов для животных, в изменении их суточной активности (Фенн и Макдональд, 1995). Кроме человека, для хомяка Радде, известны несколько хищников: кошки и собаки, европейская сосновая куница, ласка, и в наименьшей степени хорек, лиса, бородатый гриф, гадюка и ночные активные совы, как ушастая сова *Asio Otus* (наши наблюдения). Активность хищников в течение ночи может заставить потенциальную жертву, как хомяк Радде, на переход к дневной форме активности. Избегание хищников в ночное время может частично объясняться переключением на дневную форму активности, хотя представляется маловероятным, чтобы это объяснение было единственным, так как, хищники будут по-прежнему ловить добычу, как ночью, так и днем.

В то время как было проведено много исследований ритмов активности в лабораторных условиях, данных по суточной активности в природе довольно редки (Calisi, Bentley, 2009; Hut et al., 2011; Smale et al., 2003). Необходимо провести больше исследований в естественных условиях, потому что некоторые

результаты показали различия в характере суточной внеуровневой активности контролируемых в лаборатории и обитающих в природе хомяков (Calisi, Bentley, 2009).

В основном лабораторные исследования по суточной активности показали, что все примерно 20 известных видов хомячков, ведут ночной образ жизни. По крайней мере, для сирийских хомяков различия этого предположения приведены как в лаборатории, так и в природе (Gattermann et al., 2001).

Хотя внеуровневая суточная активность в природе не может непосредственно сравниваться с суточной активностью непрерывно измеряемой в клетке, результаты отличаются от всех измерений суточной активности для разных видов хомяков в лаборатории, например, *Mesocricetus Auratus* (Weinert et al., 2001), *M. brandti* (Albers et al., 1983), *M. newtoni* (Simeonovska-Nikolova, Dekov, 2013) и *Phodopus SSP.* (Weinert et al., 2009). Подобный контраст между формой и типом активности в лаборатории и в природе в последнее время можно найти у близко родственных видов - хорошо изученного сирийского хомяка. Его ночная активность в лаборатории также отличается от суточной активности в природе (Weinert et al., 2001).

В некоторых исследованиях, в качестве укрытий для хомяков была смоделирована система нор, характерная данному виду в природе, но хомяки сохраняли свою ночную форму активности (Pratt, Goldman, 1986; Korenman et al., 1988). Другим важным фактором является наличие кормов и воды, которые доступны без ограничений в лаборатории, но ограничены в естественной среде обитания. Изменения характера землепользования в Горном Дагестане, которые произошли в последние 10-15 лет и связанные с переходом от зерно-бобовых (ячмень, пшеница, бобы и др.) к овощным (картофель, морковь, капуста и др.) культурам в посевах, сильно повлияли на суточную активность хомяков. Ввиду того, что картофель и морковь не очень удобны для перетаскивания в нору, хотя мы не раз наблюдали за таким действием хомяков, но и при длительном хранении предпочтение можно отдать зерновым. Более высокая суточная внеуровневая активность в природе с большей продолжительностью отдельного выхода

способствует в поддержании энергетического баланса хомяков, так как, кормодобывание является одной из основных причин венозорной активности хомяков. В некоторых случаях, хомяки должны преодолевать большие расстояния в поисках кормов, а также в поиске половых партнеров, что в свою очередь увеличивает их уровень активности.

Неоднократно на разных видах грызунов было показано, что двигательная активность оказывает непосредственное влияние на циркадные системы (Edgar et al., 1991; Weinert, Weib, 1997; Schaap, Meijer, 2001).

В исследовании, проведенном Хутом с соавторами (2011), лабораторные мыши получали ограниченное количество корма, только после того как, было сделано определенное количество оборотов колеса (Hut et al., 2011). Эта установка должна была вынудить мышей, к большей двигательной активности и в результате они показали, что процент двигательной активности днем увеличивается с увеличением нагрузки.

Было бы интересно выяснить, будет ли в аналогичных лабораторных условиях подходящих для хомяка Радде, меняться их форма ночной активности в сторону дневной активности. Не исключено, что в их естественной среде обитания, где произошли изменения в характере землепользования, с замещением зерновых овощными и в целом с сокращением посевных площадей более высокая венозорная активность может стать необходимостью для поддержания энергетического баланса и, следовательно, заставляет животных становится активными в дневное время суток.

Хут с соавторами, также предложили другую гипотезу, циркадную термо - энергетическую гипотезу (Hut et al., 2012; van der Vinne et al., 2014). По их мнению, дневная форма активности в природных условиях может быть выгодной, потому как, они большей дневной активностью избегают низких ночных температур. Таким образом, хомяки смогут уменьшить их общий расход энергии при поиске кормов или половых партнеров. В лабораторных условиях, однако, хомяки могут позволить себе ночную форму суточной активности, потому что корма предоставляются в неограниченном количестве.

Важно также отметить, что трудно сравнивать форму активности, полученную в полевых условиях с результатами, полученными непосредственно в лабораторных условиях. Это, потому что применяемые методы не позволяют получить данные о поведении в природных условиях хомяков внутри своих нор. Тем не менее, вненоровая активность, безусловно, является наиболее важной частью суточной активности. В основном вненоровая активность включает в себя, такие виды активности как поиски корма, охрана своей территории, поиск партнеров и т.д. Таким образом, мы уверены в том, что сравнение форм активности в природных и лабораторных условиях является информативным.

Таким образом, сдвиг вненоровой активности в сторону светлого времени суток скорее обусловлен сложным взаимодействием факторов окружающей среды и показывает замечательную пластичность биологических ритмов. Пока неясно, какие именно факторы оказывают большее влияние на изменения, которые происходят в структуре (форме, типе) активности. Таким образом, необходимо (I) провести больше наблюдений в природных условиях, и (II) проводить контролируемые лабораторные эксперименты с целью изучения влияния конкретных экологических факторов на регуляцию суточного ритма. Наша работа еще раз показывает, что ритмы активности, наблюдающиеся в природных условиях являются недостаточными, чтобы охарактеризовать модели активности определенного вида в природе. «В тоже время, они показывают принципиальные различия характера суточной активности хомяка Радде в природных и в лабораторных условиях. Это свидетельствует о том, что тип суточной активности животных генетически не детерминирован, а формируются под влиянием комплекса внешних условий и биотического окружения» (Чунков и др., 2014).

Интересно, что точно такие же данные получены немецкими учеными, которые ранее работали с сирийским хомяком (*Mesocricetus auratus*). Так же, есть и другие работы в которых активность животных в природе и лаборатории отличаются (Levy et al., 2007; Mrosovsky, 1999; Dunlap et al., 2004).

ГЛАВА 7. ХАРАКТЕР ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ ХОМЯКОМ РАДДЕ

Одной из важнейших особенностей экологии, которая прямо связана с суточной активностью, является характер использования территории животными. Характер использования территории животными может определяться различными факторами, как внешними (температура, влажность, наличие кормовой базы, количество укрытий и т. д.), так и внутренними (особенности конституции животного, его пол, возраст, физиологическое состояние) (Рюриков и др., 2003). Характер использования территории, являющийся одним из важнейших аспектов пространственно-этологической структуры, хорошо изучен у одиночных животных, не образующие постоянных пар и относящиеся в основном к видам с системой обособленных индивидуальных участков у которых контакты между животными в природе сводятся к минимуму. (Кулик, 1962; Васильева, Суров, 1984; Соколов и др., 1989; Громов, 2008; Рюриков и др., 2003). Как показывают лабораторные исследования, проведенные рядом авторов на представителях подсемейства *Cricetinae* при совместном ссаживании особей не зависимо от пола, отмечается высокий уровень агрессии. При этом исключение составляют только два периода повышенной социальности: момент спаривания и социальные контакты ещё не расселившихся детёнышей с матерью и друг с другом (Eibl-Eibesfeldt, 1953; Eisenberg, 1966; Омаров, 1995; Бухникашвили, 2001; Громов, 2008).

В работе К.З. Омарова (1995) было показано, что при высокой численности хомяка Радде в 90-х годах, индивидуальные участки и площадь используемой территории были сравнительно небольшие, что автор объясняет высокой кормообеспеченностью местообитаний в этот период. Как мы уже показали выше (глава 4.) с 2005 года численность хомяка Радде в Горном Дагестане в связи с сокращением посевов зерновых, в том числе и в Хунзахском районе, начала стремительно снижаться (Ушакова и др., 2010; Омаров, Чунков, 2019). В связи с этим представляет интерес выяснить, как снижение численности

хомяков, во-первых, отразилось и отразилось ли вообще на характере использования территории и во-вторых, сохраняются ли у них при низкой численности индивидуальные участки.

Как показали полевые исследования, проведенные в Хунзахском районе Дагестана в 2009–2014 гг. плотность хомяков после выхода из спячки, рассчитанная методом абсолютных учетов, существенно снизилась и составила на межевых склонах $3,4 \pm 1,9$ ос/га, а на с/х полях – $0,4 \pm 0,5$ ос/га (Ушакова и др., 2010), в то время как в 90-х годах она достигала соответственно $46,8 \pm 2,96$ ос/га на межевых склонах и $21,1 \pm 1,64$ на с/х полях (Омаров, 1995). Летом же после размножения хомяков различия в плотности в сравнении с 90-ми годами были еще выше (табл. 8). Таким образом, даже в самых оптимальных стациях на с/х полях с. Мочох, где в отличие от других сел сохранилась небольшие площади посевов зерновых (овес) плотность популяции хомяков катастрофически сократилась. Причем большинство особей вынуждены были перейти на запасание овощных (картофель) вместо калорийных зерновых. Это удалось установить нам с помощью фотоловушек, установленных осенью у норы хомяков (видео прилагается).

Таблица 8. Плотность популяции хомяка Радде при высоком уровне зерновых (1988-1995) и низком уровне зерновых (2010-2015 гг.) в Хунзахском районе Дагестана (* по Омарову, 1995).

Год	Численность, ос/га			
	Весна		Осень	
	Склон	Поле	Склон	Поле
1988-1995*	46.8 ± 2.96	21.1 ± 1.64	87.2 ± 4.94	119.7 ± 5.11
2010-2014	3.4 ± 1.9	0.4 ± 0.5	5.3 ± 1.6	0.9 ± 0.5

При этом следует отметить, что также, как и в 90-х годах прошлого века, хомяки и в настоящее время предпочитают селиться на межевых склонах террас, которые имеют более лучшие защитные условия и где имеется исторически сложившаяся система нор и коммуникаций. Кроме того, межевые склоны обеспечивали хомяков в 90-х годах кормами до созревания зерновых в августе (Омаров, 1995), а в настоящее время до созревания овощных культур.

Как показано в работе К.З. Омарова (1995) в 90-х годах для переуплотненной популяции хомяков была свойственна жесткая индивидуализация территории и каждая особь имела свою гнездовую нору от которой она далеко не удалялась в течение всего активного периода. При этом отмечавшиеся случаи заходов в чужие норы были очень редки и приурочены, как правило, к периоду гона (май – середина июня) (Омаров, 1995; Магомедов, Омаров, 2000; Омаров, 2005). Как видно из рис. 37а, на межевых склонах в 90-х годах практически не оставалось свободных зон, не используемых хомяками, что связано с их высокой плотностью и характером использования индивидуального участка, включавшего жилую нору и отходящие от нее тропы, имеющие выходы на поля. Такая плотная упаковка популяции, при которой число внутрипопуляционных контактов значительно превышало пороговый уровень приводило к формированию агрессивного поведенческого стереотипа в переуплотненной популяции хомяков в 90- годах (Омаров, 1995, 2005). В этих работах было показано, что взрослые особи активно охраняли территорию вокруг своей норы и за исключением короткого периода гона (конец мая - начало июня), как правило, не позволяли другим особям посещать свою нору и соответственно каждой особи строго соответствовала своя гнездовая нора (Омаров, 1995, 2005). При этом освободившиеся на межевом склоне в результате гибели хомяков норы тут же заселялись другими особями, переходившими на склон с полей (Омаров, 1995, 2005). Таким образом, сложившаяся система нор и троп на склонах многие годы передавалась каждому следующему поколению хомяков, численность которых все эти годы поддерживалась на высоком уровне. В этом контексте весьма показателен тот факт, что в 90-х годах две особи

хомяков невозможно было содержать в одной клетке из-за их чрезвычайной агрессивности по отношению друг к другу.

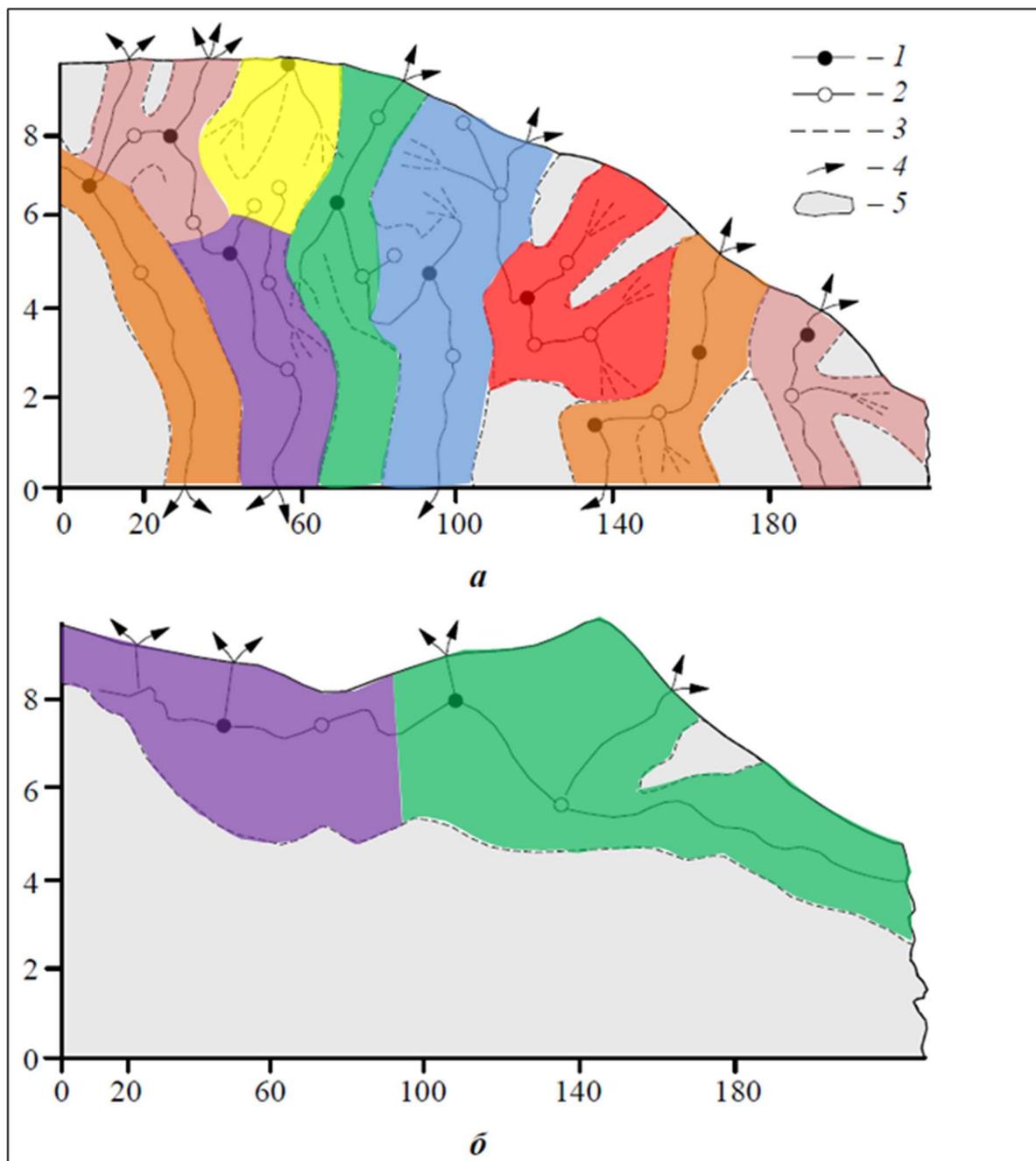


Рис. 37. Использование территории группировкой хомяка Радде на межевых склонах террас: а – в 1988 – 1995 гг. (высокая плотность) (по Омарову, 1995, с дополнениями); б – в 2009 – 2015 гг. (низкая плотность); 1 – жилая нора с тропой, 2 – временная нора (временка) с тропой, 3 – границы охраняемых участков (дополнительно участки обитания окрашены в различные цвета), 4 – место выхода тропы со склона на сельскохозяйственное поле, 5 неиспользуемые участки; по осям абсцисс и ординат – метры.

Хомяков добытых в 2010-2014 гг. мы содержали по несколько особей в одной клетке в течение 1-2 суток и при этом практически никакой агрессии они по отношению друг к другу не проявляли. Отметим, что аналогичные наблюдения у нас есть и по хомяку Брандта, который при содержании нескольких особей в клетке практически не агрессивны по отношению друг к другу. Хотя эти данные не подкреплены специальными исследованиями, тем не менее они достаточно интересны.

Полевые исследования показали, что в настоящее время в разреженной популяции хомяки практически не охраняют свою территорию и не имеют жестко охраняемых индивидуальных участков, а система нор и коммуникаций с мая до середины августа используется совместно несколькими соседними особями и они, как правило, выполняют транзитную функцию при их дальних перемещениях т.е. животные не задерживаются подолгу в одной норе, используя норы других особей, причем запасы делают сразу в несколько нор. Такую же картину использования разными особями обыкновенного хомяка одних и тех же нор было показано в работе Е.В. Карасевой (1962). «Такое поведение, с одной стороны, может рассматриваться как снижающее приспособленность отдельной особи. Однако оно повышает вероятность выживания других особей (особенно молодых), которые, заселившись на новую территорию, получают готовые запасы корма. Таким образом, для популяции в целом это – благоприятный фактор. Снижение агрессивности к особям своего вида, связанное со снижением плотности поселения, свойственно не только млекопитающим. Ранее такой феномен был отмечен, например, у колониальных птиц (Ушакова, 2008)» (цит. по Чунков и др., 2014).

Наши исследования показали, что в 2010–2015 гг. система нор и отходящих от них троп в целом сохранилась. При этом в разреженной популяции зверьки используют всю территорию межевого склона свободно и не охраняют ее, между норами расстояние увеличилось в несколько раз и на склоне остаются очень большие неиспользуемые участки (рис. 37б). В связи с сокращением численности хомяков в десятки раз отпала необходимость

заселения с/х полей, куда выселялся популяционный резерв в основном сеголетки и особи старше 3-х лет (Омаров, 1995, 2005). По целому ряду причин межевые склоны (затопляемость нор, худшие защитные условия, вспашка, кормовые условия и др.) являются более предпочитаемыми станциями в системе террасного агроландшафта.

Результаты наших наблюдений в 2010-2014 гг. за 28 особями хомяков разного пола с использованием норовых колец показали, что у самцов общая площадь участка обитания оцененная суммарно за три летних месяца составляла $1567 \pm 314 \text{ м}^2$ ($n=13$), а у самок составляла $363 \pm 58 \text{ м}^2$ ($n=14$) (рис. 38, а, б) ($U=37$; $n=28$; $p<0,05$). Самые большие участки были у двух взрослых самцов №1 B2DA – 3167 м^2 и №2 A728 – 3263 м^2 , а самые маленькие по площади участки обитания были характерны для самок №3 C045 - 227 м^2 и №4 F1AE - 191 м^2 (рис.39) Участки обитания самцов с июня по август не претерпели существенных изменений, в то время как, участки обитания самок, сохраняя примерно одинаковую площадь в июне и в июле, увеличились в августе. Не можем не отметить одно интересное совпадение. Как уже отмечено выше плотность хомяков в оптимальных станциях в настоящее время по сравнению с 90-ми годами сократилась в 10-12 раз и при этом площадь используемой территории у самцов в настоящее время также возросла примерно в 10-12 раз. Такое точное совпадение скорее является случайным, но такой тренд в принципе логичен. Следует заметить, что индивидуальные участки в 90-х г. у самцов и самок не различались по площади между собой.

Как известно индивидуализация участков обитания животных в большинстве случаев не бывает абсолютной, поскольку участки особей-соседей в той или иной мере перекрываются, а у ряда видов, ведущих семейно-групповой образ жизни, на одном участке временно обитают несколько особей (Громов, 2000).

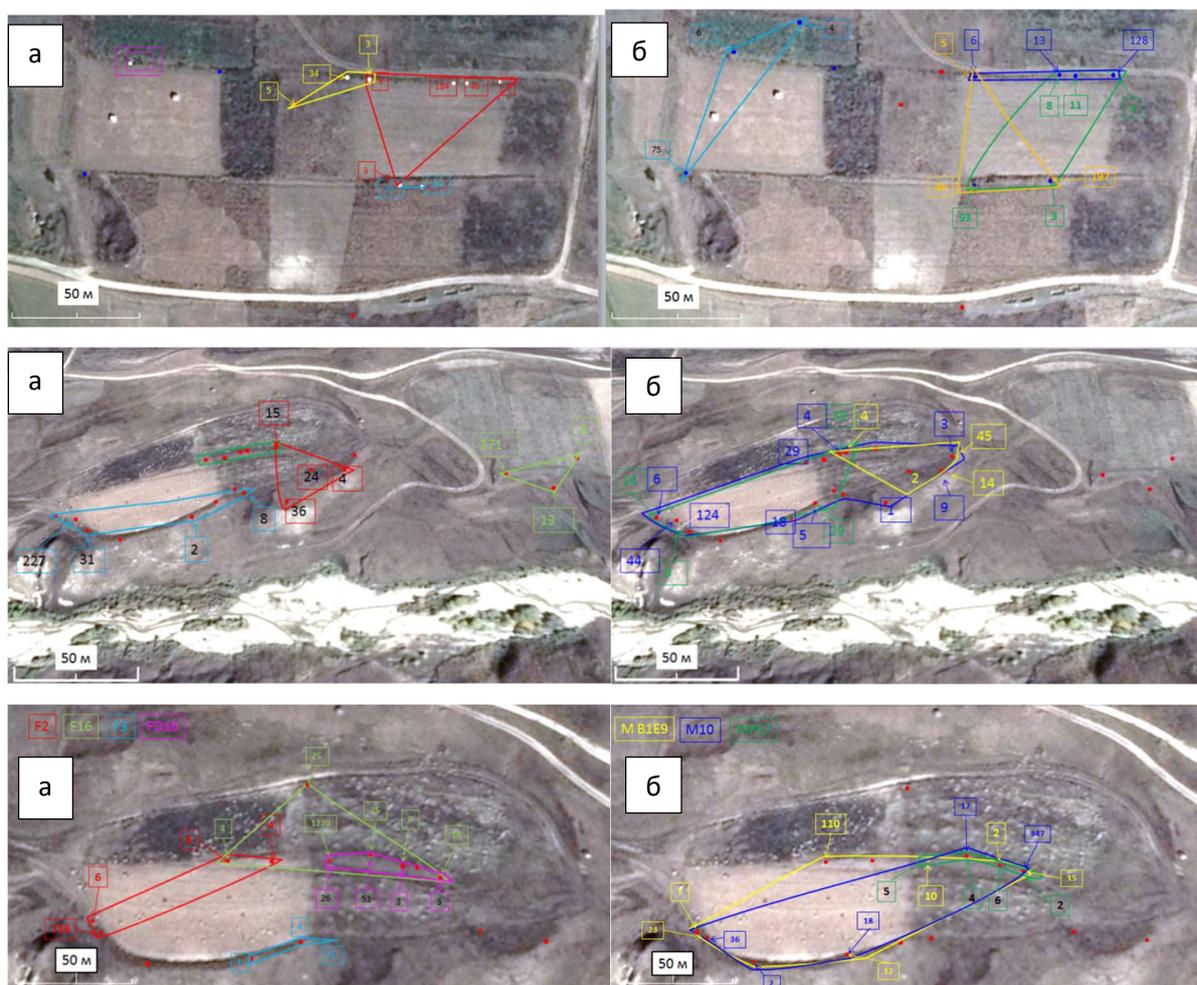


Рис. 38. Участки обитания и норы (а) - самок и (б) - самцов хомяка Радде и совместное их использование на площадке исследования в 2012, 2013 и 2014 году. Разными цветовыми контурами окрашены участки обитания разных особей.

На рисунке 20 показана степень перекрываемости участков обитания хомяков. Так, участки обитания самцов перекрываются как с участками обитания самок, так и друг с другом. При этом, индивидуальные участки лактирующих самок полностью изолированы. Коэффициент перекрывания участков обитания (КПУ) для самцов равнялся в среднем 0,64–0,72, а для самок 0,35–0,38, в то время как у лактирующих самок он доходил практически до 0. Анализ данных с колец показывает, что, хотя участки обитания самцов в некоторых случаях налегают друг на друга, но характер использования пространства в пределах участка обитания сильно отличается, так как одновременно в одной норе они регистрировались крайне редко.

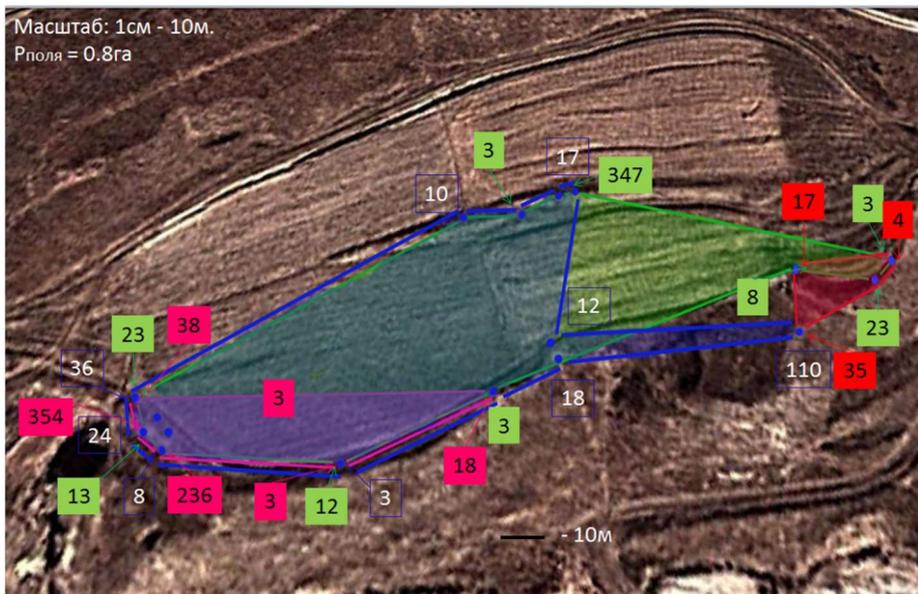


Рис. 39. Участки обитания в летний период (синим и зеленым цветом обозначены для 2-х самцов, а красным и розовым цветами для 2-х лактирующих самок в агроландшафтах с.Мочох 2012 г. В квадратах указано число посещений хомяками норы.

Определить участок обитания молодых особей хомяка Радде довольно сложно, так как они после расселения должны быстро найти себе нору, сделать запасы и набрать необходимую массу тела (в основном за счет бурого жира) перед спячкой. Сеголетки очень активны в передвижениях и посещают много нор в поисках оптимальных условий и поэтому у них очень сложно определить участки обитания. Из наших полевых данных считанных с норовых колец видно, что они преодолевают достаточно большое расстояние.

Так как наша методика определения индивидуальных участков ближе к методу повторных отловов, можем считать, что полученные участки обитания для хомяка Радде являются минимальными. Так размеры участков обитания у самцов хомяка Радде составившие $1567 \pm 314 \text{ м}^2$ примерно совпадают с размерами участков взрослых самцов серого хомячка (*Cricetullus migratorius*) - 1000-3500 м^2 (Васильева, Суров, 1984), с самцами забайкальского хомячка (*Cricetulus pseudogriseus*) $2599 \pm 581 \text{ м}^2$ (Соколов и др., 1989), с самцами пустынных хомяков (*Neotoma lepida*) – 900 м^2 (Thompson, 1982), которые в свою очередь практически всегда перекрывались с участками особей противоположного пола также, как и у

хомяка Радде. Следует заметить, что участки обитания хомяка Радде значительно меньше участков обитания обыкновенного хомяка, хомячка Роборовского и хомячка Эверсмана, хотя перекрытие участков обитания у них во многих случаях совпадают. Так, участок обитания самцов обыкновенного хомяка, выявленных методом радиотелеметрии, достигают до 6000 м², у одиночных самок до 1000 м², а у самок с выводком около 300 м² (Карасева, 1962). Размеры участков обитания у самок хомячка Роборовского по результатам повторных отловов живоловками колеблются от 1100 до 11000 м² и от 3000 до 26000 м² у самцов. Площадь индивидуальных участков самцов хомяка Эверсмана доходила до 7 га, а у самок до 0,7 га (Рюриков, 2003). В то же время самцы хомячка Кэмпбелла занимают 2-4 га, а участки самок меньше и составляют 1-2 га и в большинстве случаев изолированы друг от друга (Суров и др., 1989).

Взаимное расположение участков также различно у разных видов, а степень перекрытия участков обитания отражает интенсивность контакта между зверьками (Солдатова, 1962). У полевок и некоторых других видов грызунов участки обитания размножающихся самок обычно не перекрываются (Карасева, Ильенко, 1957; Reichtein, 1960 и др.), у мышей и хомячков они налегают друг на друга (Blair, 1942; Mineau, Madison, 1977; Панченко, 1983). Участки самцов трех видов хомяков (*Cricetus cricetus*, *Mesocricetus radde* и *Phodopus roborovski*) значительно перекрываются как между собой, так и с участками самок, с которыми они спариваются. Сравнительно небольшие индивидуальные участки самок, по сравнению с самцами, изолированные друг от друга и перекрывающиеся с одним или несколькими самцами характерны для многих видов хомяков, например: обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*) (Eibl-Eibesfeldt, 1953; Кулик, 1962), серый хомячок (*Cricetulus migratorius*) и забайкальский хомячок (*Cricetulus pseudogriseus*) (Васильева, Суров, 1984; Соколов и др., 1989), хомячок Эверсмана (Рюриков и др., 2003), хомячок Кэмпбелла (*Phodopus Campbelli*) (Суров и др., 1989), пустынный хомяк *Neotoma lepida* (Thompson, 1982).

Таким образом, можно констатировать, что отсутствие в настоящее время в разреженной популяции хомяка Радде индивидуализации территории послужило причиной для увеличения размера участков обитания хомяков. В 90-х годах размеры участков обитания хомяков составляли на склонах $167 \pm 6,85 \text{ м}^2$, а на полях в августе после созревания зерновых $40 - 45 \text{ м}^2$ и они с избытком обеспечивали потребности хомяков в кормах (Омаров, 1995, 2005; Магомедов, Омаров, 2000; Омаров, Магомедов, 2006).

Еще одним важным аспектом использования пространства хомяками, свидетельствующим об изменении их поведения при низкой плотности является изучение дальности их перемещений от гнездовой норы. Семеноядные зверьки, как правило, гораздо подвижней, чем зеленоядные, что связано со спорадической рассеянностью семян по территории (Наумов, 1948). Радиус перемещения полевых мышей - 150-250 м (Никитина, Меркова, 1963), тогда как у зеленоядных серых полевок он всего 50 м (Карасева, Ильенко, 1957). Дальность передвижения забайкальских хомячков — 140 м (Соколов и др., 1989), а у серого (Тупикова и др., 1956) — 100 м, а для обыкновенного хомяка характерно максимальное отдаление от норы для самок до 90м, а для самцов до 300м (Карасева, 1962). В питании хомячков преобладают семена, поэтому по подвижности они ближе к мышам, чем к полевым (Никитина, 1971).

Для нас было интересным проследить как повлияло сокращение зерновых и снижение численности хомяка Радде на дальность его перемещений на постоянном участке обитания. С этой целью был полностью картирован модельный участок с нанесением всех перемещений хомяков. Выяснилось, что самцы в период с мая по август удалялись от гнездовой норы на расстояние до 200 метров, а самки до 80 метров. Для сравнения в 90-х годах хомяки удалялись от гнездовой норы максимум на 15 метров (Омаров, 1995). Такие же данные получены Яковлева и Калесникова (1954) по предкавказскому подвиду хомяка Радде. Они к такому выводу пришли, т.к. в раскопанных норах не было найдено запасов пищи или ее остатков, состоящих из растений, произрастающих на расстоянии 12-15 м от норы.

Выявленные различия в размерах площади участков обитания и дальности перемещений от норы у самцов и самок хомяков связаны с особенностями их экологии. У самок участок обитания является функцией кормообеспеченности территории, а у самцов еще и функцией поиска самок. Самцы в период гона активно заняты поиском самок и поэтому вынуждены осваивать большую территорию, в отличие от самок. Такие данные получены для многих полигамных грызунов (Соколов и др., 1989).

Мы попытались оценить миграционную активность хомяков, но сделать это оказалось достаточно сложно, т.к. меченые весной особи исчезали, а вместо них в их норах появлялись новые особи. В принципе сам этот факт убедительно свидетельствует о миграционной активности зверьков.

Еще одним интересным фактом изменившегося поведения хомяков в разреженной популяции является использование одной и той же норы в течение года разными особями (рис. 40), в то время как в переуплотненной популяции в 90-х годах это было крайне редким явлением и только в случае смерти хозяина норы. Как видно из диаграммы в разреженной популяции использование одной и той же норы разными особями имеет место не только в период гона, а в течение всего активного периода. Это позволяет поддерживать контакты между особями при низкой плотности популяции.

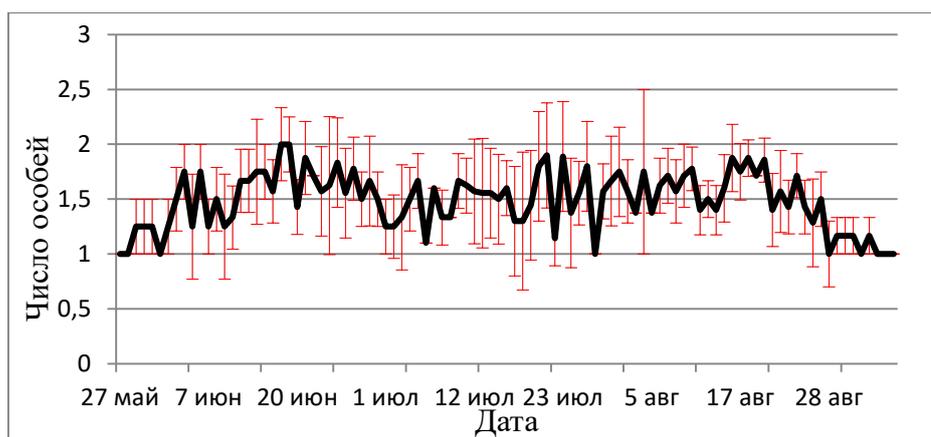


Рис. 40. Среднесуточная посещаемость нор в летний период (2012-2014гг.).

В наших исследованиях впервые получены данные и об одновременном совместном использовании нор несколькими разнополыми особями (рис. 41). Причем, как правило, это относилось к разнополым особям, а длительность совместного пребывания составляла от 1 до 38 мин. Самые длительные периоды их совместного пребывания приходились на период 10-15 дней до рождения детенышей (рис. 41). Гораздо реже регистрировали совместное пребывание в норе двух самцов. Причем, оно всегда было кратковременным. Это явление характерно только в июне, а в июле и августе совместное пребывание в одной норе хомяков становится очень редким явлением и залегают в зимнюю спячку все хомяки по отдельности в своей гнездовой норе с запасами корма.

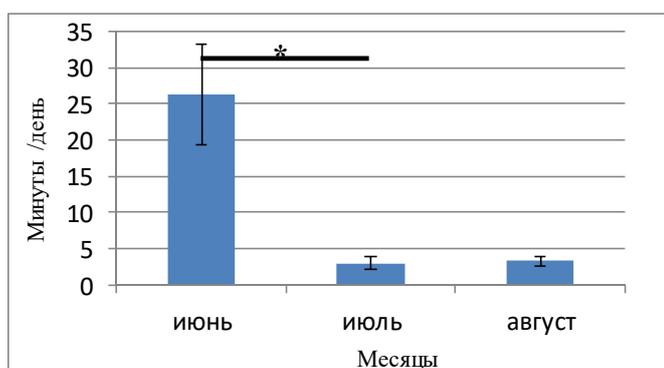


Рис. 41. Суточная и сезонная динамика совместного пребывания самцов и самок в одной норе, рассчитанная по данным, снятым системой FAIS. На диаграмме синими столбиками отмечен факт совместного пребывания животных (2012 -2013гг..). Тест Манна-Уитни, (*) – $p < 0,05$.

Таким образом, как следует из приведенных выше данных характер использования и индивидуализации территории претерпели существенные изменения по сравнению с 90-ми годами. При низкой плотности хомяки практически не охраняют свою территорию и не имеют индивидуальных участков, а система нор используется совместно несколькими особями. В то же время снижение территориальности привело к существенному увеличению пространства, используемой хомяками, и снижению уровня агрессивности при

социальных взаимодействиях. Очевидно, что это является следствием снижения численности и отчасти сокращения зерновых и замещение их овощными, т.к. хомяки все время вынуждены искать более кормные территории станции. На вопрос о том, является ли данная ситуация естественной, свойственной виду до того, как он заселил антропогенные ландшафты, либо, наблюдаемые изменения поведения, свидетельствуют о деградации его популяции в Дагестане пока определенно сложно ответить. На данный момент мы считаем, что наибольшее влияние на изменение характера использования территории и некоторые стороны поведения хомяков оказывают снижение плотности популяции, а также сокращение и временная непрерывность кормового ресурса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как известно, виды-агрофилы легко проникают на новые для них территории (поля), быстро их осваивают и достигают высокой численности. С одной стороны, условия жизни агрофилов могут считаться более комфортными с точки зрения обилия кормовых ресурсов, с другой – они испытывают значимый пресс из-за агротехнических мероприятий (вспашка, сбор урожая и пр.), что создает дефицит убежищ и корма большую часть года. Многие виды хомяков успешно адаптировались к такому ритму сельскохозяйственной деятельности и успевают нажироваться и сделать запасы за короткий период созревания урожая. Иное дело, когда принципиально исчезают или резко сокращаются сами посевы, а их замещают менее калорийные естественные корма. Такой резкий переход на новый рацион, очевидно, сложно преодолевается видами-агрофилами, продолжительное время населявшими агроценозы.

Наше исследование позволяет заключить, что хомяк Радде в Горном Дагестане оказался в критической ситуации из-за его зависимости от облигатной зимней спячки. Изменение характера землепользования требует от него существенных биологических перестроек для компенсации изменений. Предлагается изменить природоохранный статус вида. В качестве рекомендации для сохранения хомяка Радде предлагается отказаться от практики кардинальных смен систем землепользования. Это справедливо и для многих других видов млекопитающих, имеющих глубокую специализацию как к естественным условиям, так и к антропогенным.

ВЫВОДЫ

1. Состояние популяции хомяка Радде в террасных агроландшафтах горного Дагестана зависит от обеспеченности их высококалорийными зерновыми кормами. Замещение зерновых кормов в агроландшафтах низкокалорийными овощными кормами приводит к резкому снижению плотности популяции и фрагментации ареала.

2. Для хомяка Радде характерно наличие облигатной зимней спячки со значительным снижением температуры до $+1 - +3^{\circ}\text{C}$, с максимальным периодом спячки до 8 месяцев с продолжительными периодами гипотермии и короткими периодами нормотермии.

3. Облигатная спячка записывается на резцах в виде серии более четких и близко расположенных приростов, что можно использовать для описания характера протекания спячки по музейным образцам.

4. Вслед за сокращением посевов зерновых и уменьшением их доли в общем объеме посевов происходит ухудшение условий жизни вида, что приводит к резкому снижению его численности, изменению характера суточной активности, размеров участков обитания и степени их перекрывания по сравнению с 90-ми годами.

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Период гипотермии (баут сна): временной интервал от начала снижения температуры тела до возвращения к нормотермии.

Период нормотермии: период времени от окончания одного баута сна до начала следующего.

Период гетеротермии: временной интервал, в течение которого животные демонстрируют снижения температуры тела, прерываемые эпизодами нормотермии; продолжительность периода гетеротермии определяется временем от первого эпизода снижения температуры тела до последнего.

Базальная часть резца: располагается в альвеоле, в основании которой лежит ростовая зона.

Апикальная: открытая часть резца, подверженная стачиванию.

Четкими: считаются суточные приросты, если границы их легко различаются.

Не четкими: когда разграничить отдельные приросты трудно.

Равномерными: если ширина соседних приростов меняется монотонно.

Неравномерными: когда ширина отдельных приростов существенно отлична от соседних.

Участок обитания это пространство, занимаемое особью в течение определенного периода (суток, недель, месяцев или года).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю К.З. Омарову за ценные советы и редактирование текста диссертации, а также всем сотрудникам лаборатории экологии животных ПИБР ДФИЦ РАН и сотрудникам ИПЭЭ РАН за проявленный интерес к данной работе. Отдельная благодарность А.В. Сурову, М-Р.Д. Магомедову, П. Фритцше, Н.Ю. Феоктистовой, М.В. Ушаковой, Г.А. Клевезаль, Д.В. Петровскому, Н.С. Поплавской, Н.А. Щипанову, А.В. Чабовскому и А.О. Опаеву за оказанную помощь и поддержку на различных этапах выполнения диссертации. Отдельную благодарность приносим завучу средней школы в с. Мочох Х. Халилбегову за большую помощь в организации экспедиции, а также всем жителям села Мочох за доброжелательное отношение и понимание важности проводимых исследований.

Исследования были поддержаны и финансировались грантом РФФИ:

- проект № 12-04-90845-мол_рф_нр «Изменение пространственно-этологической структуры эндемичных видов хомяков Кавказа в условиях сокращения их численности.
- Проект № 13-04-90769 мол_рф_нр «Анализ особенностей активности эндемичного вида Кавказа хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) в природных и в лабораторных условиях».

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абатуров, Б.Д. Зависимость смертности малых сусликов от плотности популяции и обеспеченности кормом / Б.Д. Абатуров, М-Р. Д. Магомедов // Зоологический журнал. – 1982. – Т.61. – №. 6. – С. 890-900.
2. Агларов, М.Л. Террасное земледелие Дагестана (вопросы генезиса, культурной типологии и социальной роли системы) / М.Л. Агларов // *Studia Praehistorica*. София. – 1986. – №. 8. – С. 50–62.
3. Агларов, М.А. Еще раз о земледельческих террасах Дагестана / М.А. Агларов // Вестник дагестанского научного центра. – 2016. – № 62. – С. 30–53.
4. Ануфриев, А.И. Механизмы зимней спячки мелких млекопитающих Якутии / А.И. Ануфриев. - Новосибирск: Изд-во Сиб. отд-ния РАН, 2008. – 158 с.
5. Ануфриев, А.И. Зимняя спячка трех видов SCIURIDAE с температурой тела ниже нуля / А.И. Ануфриев, И.М. Охлопков // Экология. – 2015. - № 1. - С. 1–9.
6. Ануфриев, А.И. Механизмы зимней спячки и холодоустойчивости зимоспящих беличьих Якутии / А.И. Ануфриев // Наука и образование. – 2015. - №1. – С. 109-119.
7. Ануфриев А.И. Температурная регуляция процессов зимней спячки у длиннохвостого суслика *Spermophilus undulatus* Pallas, 1778 / А.И. Ануфриев, В.Ф. Ядрихинский // Принципы экологии. – 2019. - № 3. - С. 12–23.
8. Аргиропуло А. И. (Эволюция *Cricetidae*) / А. И. Аргиропуло. - Териология, Т. 1. - Новосибирск, Изд-во Наука, Сибирское отд. 1972. с. 112-116.
9. Афанасьев А.В. Звери Казахстана / А.В. Афанасьев, В.С. Божанов, М.Н. Корелов. – Алма-Ата: Изд-во АН Каз. ССР, 1953. – Т. II. – С. 231–233.
10. Баламирзоев, М.А. Земля - наше богатство / М.А. Баламирзоев. – Махачкала: Даг. Кн. Изд-во, – 1987. – 64с.

11. Банников А.Г. Млекопитающие Монгольской Народной Республики / А.Г. Банников. - Изд-во АН СССР, 1954.
12. Барабаш-Никифоров, И.И. Териология / И.И. Барабаш-Никифоров, А.Н. Формозов ; ред. – Москва : Высш. школа, 1963. – 396 с.
13. Беме, Л.Б. К биологии и к распространению некоторых грызунов Северного Кавказа Владикавказ / Л.Б. Беме // – 1925. – С. 10–13.
14. Большаков В.Н. Млекопитающие Уральских гор в естественных и антропогенных условиях / В.Н. Большаков, К.И. Бердюгин. - Млекопитающие горных территорий (Мат-лы межд. конф., 4-9 сентября 2005 года). – М.: КМК, 2005. – С.27-31.
15. Браун Ф. Биологические ритмы / Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1977. - Т.2. - С. 210-260.
16. Бухникашвили, А.К. Small mammals (Insectivora, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia) / А.К. Бухникашвили, А.С. Кандауров, // In: Georgian Biodiversity Country Study Report., Wide Version., Manuscript., Tbilisi. – 1996. – P. 180.
17. Бухникашвили, А.К. Предварительные данные по сравнительному поведению двух видов рода *Mesocricetus* / А.К. Бухникашвили // Труды Института Зоологии АН Грузии. – 2001. – Т. XX. – С. 232–236.
18. Бухникашвили А. К. Редкие виды грызунов Грузии / А. К Бухникашвили // Сборник статей. Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий – 2006. – С. 83-87.
19. Вавилов Н.И. Мировой опыт земледельческого освоения высокогорий. / Н.И. Вавилов // Природа, – 1936. – № 2. – С. 80.
20. Вавилов Н.И. Мировые ресурсы зерновых культур и льна / Н.И. Вавилов. - М.; Л., 1957. – 132 с.
21. Васильева Н.А. Принятие репродуктивных решений в контексте "быстрого" жизненного цикла (на примере жёлтого суслика *Spermophilus fulvus*) / Н.А. Васильева, А.В. Чабовский // Журнал общей биологии. - 2017. - Т. 78. - № 1. - С. 3-14.

22. Васильева, Н.Ю. Пространственная структура поселений и поведение серого хомячка в Заалтайской Гоби (МНР) / Н.Ю. Васильева, А.В. Суров // Сигнализация и экология млекопитающих и птиц. - М.: Наука. – 1984. – С. 113–120.
23. Виноградов, Б.С. Грызуны фауны СССР / Б.С. Виноградов, И.М. Громов // М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952. –297 с.
24. Воронцов Н.Н. Фауна СССР. Млекопитающие. Низшие хомякообразные (*Cricetidae*) мировой фауны / Н.Н. Воронцов. - Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1982. – 449 с.
25. Громов В.С. Этологические механизмы популяционного гомеостаза у песчанок (*Mammalia, Rodentia*) / В.С. Громов. - Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, М., 2000. - 392 с.
26. Громов, В.С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов / В.С. Громов. -М.: Т-во науч. изд. КМК, – 2008. – 581 с.
27. Громов, И.М. Млекопитающие фауны России и сопредельных территории. Зайцеобразные и грызуны / И.М. Громов, М.А. Ербаева. - Изд. Наука, СПб.: 1995. – 520 с.
28. Глушкова, Ю.В. Годичный мониторинг рукокрылых в их зимнем убежище в Центральной России / Ю.В. Глушкова, С.В. Крускоп, Н.В. Федоров // *Plecotus et al.* - 2006. - №9. - С. 25–31.
29. Гюль, К.К. Физическая география Дагестанской АССР / К.К. Гюль, С.В. Власов, И.М. Кисин, А.А. Тертеров. - Махачкала: Даг. Кн. Изд-во, 1959. – 249с.
30. Дюков, Н.Н. Дагестанский хомяк / Н.Н. Дюков. - Махачкала. – 1927.
31. Дмитриев П.П. Млекопитающие в степных экосистемах Внутренней Азии // Серия «Биологические ресурсы и природные условия Монголии». Труды совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции. М.Т. XLVIII. М.: Россельхозакадемия, 2006. - 221 с.
32. Ердаков Л.Н. Организация ритмов активности грызунов / Л.Н. Ердаков. - Новосибирск: Наука, 1984. -182с.

33. Зонн, С.В. Опыт естественно-исторического районирования Дагестана / С.В. Зонн // Сельское хозяйство Дагестана. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. – С. 49–71.
34. Ипатьева, Н.В. Влияние условий спячки на выживание и размножение сусликов (*Citellus pygmaeus Paall* и *Citellus Major Pall*) / Н.В. Ипатьева // Труды ВИЗР – Л. – 1963. – №. 18. – С. 207-226.
35. Калабухов, Н.И. Спячка животных / Н.И. Калабухов. - 3-е изд. Харьков: Изд-во Харьк. гос. ун-та, 1956. – 260 с.
36. Калабухов, Н.И. Спячка млекопитающих / Н.И. Калабухов – М.: Наука, 1985. – 264 с.
37. Карасева, Е.В., Ильенко, А.И., Некоторые особенности биологии полевки-экономки, изученные методом мечения зверьков / Е.В. Карасева, А.И. Ильенко // Фауна и экология грызунов, материалы по грызунам, 5. М.: Изд-во МГУ. – 1957. – С. 171–184.
38. Карасева, Е.В. Влияние распашки целины на образ жизни и территориальное распределение мышевидных грызунов в Северном Казахстане / Е.В. Карасева // Зоол. журн. - 1961. - Т. 40. - Вып. 5. - С. 768–773.
39. Карасева, Е.В. Изучение с помощью мечения особенностей использования территории обыкновенным хомяком в Алтайском крае / Е.В. Карасева // Зоологический журнал. – 1962. – Т. 41. – № 2. – С. 275-284.
40. Карасева, Е.В. Материалы к познанию географического распространения и биологии некоторых видов мелких млекопитающих северного и центрального Казахстана / Е.В. Карасева // Биология, биогеография и систематика млекопитающих СССР. - Тр. МОИП. Т. X. М., - 1963. - С. 194-219.
41. Карасева, Е.В. Строение нор обыкновенного хомяка в зависимости от его возраста и сезона года / Е.В.Карасева, Л.М. Шиляева // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. -1965. - Т. 20. - № 6. - С. 30.
42. Каталог млекопитающих СССР. Плиоцен-современность. - Л.: Наука, 1981. –456 с.

43. Клевезаль, Г.А. Суточные приросты и “зона спячки” на поверхности резцов сусликов рода *Spermophilus* / Г.А. Клевезаль, В.А. Лобков // Зоологический журнал. – 2008. – Т. 87. – № 12. – С. 495–1503.
44. Клевезаль, Г.А. Скорость роста резцов грызунов и запись полного годового цикла в резцах серого сурка (*Marmota baibacina centralis*) / Г.А. Клевезаль, Д.В. Щепоткин // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 95. – № 8. – С. 872–896.
45. Клевезаль Г.А. Запись зимней спячки на поверхности резцов хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) / Г.А. Клевезаль, М.В. Ушакова, М.М. Чунков, Н.Ю. Феоктистова, А.В. Суров // Зоол. журн. – 2012. – Т. 91. – № 6. – С. 714–720.
46. Клевезаль, Г.А. Изменчивость приростов и “зоны спячки” на поверхности резцов сурков (род *Marmota*) / Г.А. Клевезаль, А.И. Ануфриев // Зоологический журнал. – 2013. – Т. 92. – № 11. – С. 1333–1348.
47. Клевезаль, Г.А. Особенности записи зимней спячки на поверхности резцов хомячков рода *Allocricetulus* / Г.А. Клевезаль, Н.Ю. Феоктистова, Д.В. Щепоткин, А.В. Суров, // Зоологический журнал. – 2015. – Т. 94. – № 2. – С. 259–272.
48. Клевезаль Г.А. Запись зимней спячки на поверхности резцов хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*, Rodentia, Cricetidae) из Дагестана / Г.А. Клевезаль, М.М. Чунков, К.З. Омаров, Д.В. Щепоткин, // Зоологический журнал. – 2018. – Т. 97. – № 5. – С. 591–598.
49. Клевезаль Г.А. Есть ли запись зимней спячки на поверхности резцов у обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*, rodentia, cricetidae)? / Г.А. Клевезаль, Е.А. Зайцева, Д.В. Щепоткин, Н.Ю. Феоктистова, М.М. Чунков, А.В. Суров // Зоологический журнал. – 2020. – Т. 99. – № 1. – С. 104-112.
50. Котович, В.Г. Проблемы культурно-исторического и хозяйственного развития населения древнего Дагестана / В.Г. Котович. - М.: Наука, 1982. – 236 с.

51. Кузнецова, Е.В. Эколого-физиологические адаптации представителей подсемейства Cricetinae к осенне-зимним условиям. Дисс... канд. биол. наук, - М.: ИПЭЭ РАН, – 2019. - 61 с.
52. Кузнецова, Е.В. Эколого-физиологические адаптации представителей подсемейства Cricetinae к осенне-зимним условиям. Дисс... канд. биол. наук, - М.: ИПЭЭ РАН, – 2019. – 62 с.
53. Кулик, И.Л. Материалы к экологии обыкновенного хомяка на Алтае / И.Л. Кулик // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. Биол. – 1962. – Т. 67. – Вып. 4. – С. 16-25.
54. Кучерук В.В. Хозяйственная деятельность человека и ее воздействие на грызунов / В.В. Кучерук // Влияние антропогенных факторов на формирование зоогеографических комплексов: сб. статей. Ч. 1. Казань, 1970. - С. 84-86.
55. Кучерук В.В. Антропогенная трансформация окружающей среды и грызуны / В.В. Кучерук // Бюл. МОИП. Отд. биол. - 1976. - Т. 81. - Вып. 2. - С. 5-19.
56. Кучерук В.В. Грызуны – обитатели построек человека и населенных пунктов различных регионов СССР / В.В. Кучерук. - Общая и региональная териогеография. М.: Наука, 1988. - С. 165–237.
57. Лавровский, А.А. Материалы к познанию грызунов Дагестанской АССР / А.А. Лавровский, И.М. Колесников. - Труды н. – исслед. Противочумного института Кавказа и Закавказья. – Ставрополь. – 1956. – № 1. – С. 321-322.
58. Лобков В.А. Популяционные механизмы адаптации крапчатого суслика *Spermophilus suslicus* (mammalia, rodentia) к обитанию в агроценозах / В.А. Лобков // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2003. - № 11. -С . 178-181.
59. Магомедов М-Р.Д. Роль кормовых ресурсов и особенностей питания в динамике и устойчивости популяций растительноядных млекопитающих. Дис. ... доктора биол. наук. - М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова, 1995. – 427 с.

60. Магомедов, М.-Р.Д. Интенсивность питания и энергетические потребности хомяка Раде в различные периоды жизнедеятельности / М.-Р.Д. Магомедов, К.З. Омаров // Экология. – 1994. – № 4. – С. 39-45.
61. Магомедов, М.-Р.Д., Омаров К.З. Особенности питания и состояния природной популяции хомяка Раде (*Mesocricetus raddei avaricus*) в агроландшафтах горного Дагестана / М.-Р.Д. Магомедов, К.З. Омаров // Зоологический журнал. – 1995. – Т. 74. – № 3. – С. 123–133.
62. Магомедов, М.-Р.Д. Трофические и территориально зависимые механизмы регуляции плотности населения хомяка Раде *Mesocricetus raddei* (Rodentia, Cricetidae). 1. Использование пространства в летний период / М.-Р.Д. Магомедов, К.З. Омаров, // Зоологический журнал. – 2000. – Т. 79. – № 12. – С. 1457–1464.
63. Магомедов, М.-Р.Д. Трофические и территориально зависимые механизмы регуляции плотности населения хомяка Раде *Mesocricetus raddei* (Rodentia, Cricetidae). 2. Регуляция зимней смертности / М.-Р.Д. Магомедов, К.З. Омаров, С.М. Гасанова // Зоологический журнал. – 2001. – Т. 80. – № 1. – С. 90–96.
64. Магомедов, М.-Р.Д. 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 // Вестник ДНЦ РАН. – 2001а. - №10. – С. 55- 66.
65. Мещерский, И.Г. Концентрация мочи и особенности питания хомяка Раде (*Mesocricetus raddei*) / И.Г. Мещерский, К.З. Омаров, Н.Ю. Феоктистова // Зоологический журнал. – 1992. – Т. 71, – № 11. – С. 102–107.
66. Наумов, Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов / Н.П. Наумов. - М.-Л.: Изд-во АН СССР. – 1948. – С. 1–203.
67. Неронов В.М., Хляп Л.А., Тупикова Н.В., Варшавский А.А. Изучение формирования сообществ грызунов на пахотных землях Северной Евразии / В.М. Неронов, Л.А. Хляп, Н.В. Тупикова, А.А. Варшавский // Экология. - 2001. - № 5. - С. 355–362.

68. Никитина, Н.А. Итоги изучения перемещений грызунов в фауне СССР / Н.А. Никитина // Зоол. ж. – 1971. – Т. 44. – № 4. – С. 598–605.
69. Никитина, Н.А., Меркова, М.А., Использование территории мышами и полевками по данным мечения // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1963. – Т. 68. – № 3. – С. 15–21.
70. Огнев, С.И. Грызуны Северного Кавказа / С.И. Огнев. - Ростов – на-Дону. – 1924.
71. Омаров К.З. Распространение и статус подвидов хомяка Радде в Дагестане / К.З. Омаров // Мат-лы VI съезда ТО РАН. М.: ИПЭЭ РАН, 1999. – С.185.
72. Омаров, К.З. Современное состояние хомяка Брандта (*Mesocricetus brandti* Nehring, 1898) в Дагестане / К.З. Омаров, Ю.А. Яровенко // В книге: Териофауна России и сопредельных территорий материалы Международного совещания (IX Съезд териологического общества при РАН). – 2011. – С. 346.
73. Омаров, К.З. Особенности использования территории хомяком Радде (*Mesocricetus raddei*) в агроландшафтах внутреннегорного Дагестана / К.З. Омаров // Мат-лы VI съезда ТО РАН. М.: ИПЭЭ РАН, 1999. – С.183.
74. Омаров, К.З. Особенности экологии хомяка Радде в агроландшафтах горного Дагестана в связи со спецификой кормовой базы / К.З. Омаров // Дисс. ... канд.биол.наук. М., ИПЭЭ им. А.Н. Северцова, – 1995. – 220 с.
75. Омаров, К.З. Специфика формирования пространственно-этологической структуры предкавказского хомяка (*Mesocricetus raddei*) в условиях террасного земледелия на Восточном Кавказе / К.З. Омаров // «Поведение и поведенческая экология млекопитающих». М.: ТНИ КМК, – 2005. – С. 156–158.
76. Омаров, К.З. Принципы функционирования популяций и сообществ гемиагрофилов в условиях горного земледелия на Восточном Кавказе. Популяции / К.З. Омаров, М.-Р.Д. Магомедов // Вестник Дагестанского научного центра РАН. – 2006. – № 26. – С. 30.
77. Омаров К.З. Организация популяций и сообществ микромаммалия в условиях антропогенной трансформации среды. Дис. ... доктора биол. наук.

Махачкала, ФГБОУ ВО Дагестанский государственный университет, 2008. - 398 с.

78. Омаров, К.З. Пути адаптации популяций и сообществ мелких млекопитающих к условиям лесных рубок на восточном Кавказе. сообщение 1. Популяции / К.З. Омаров // Юг России: экология, развитие. – 2008. – Т. 3. – № 1. – С. 85–92.

79. Омаров, К.З. Состояние популяций и особенности экологии хомяков рода *Mesocricetus* в условиях сокращения посевов зерновых в агроландшафтах горного Дагестана / К.З. Омаров, М.М. Чунков // Вестник Дагестанского научного центра РАН. – 2019. – № 73. – С. 6–13.

80. Павлинов, И.Я. Систематика млекопитающих СССР / И.Я. Павлинов, О.Л. Россолимо // Сб. тр. зоо. музея МГУ. Изд. МГУ, Т. XXV: 1987. – 284 с.

81. Павлинов, И.Я. Систематика современных млекопитающих / И.Я. Павлинов. - 2-е изд. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2006. – 297 с.

82. Панченко, В.А. О некоторых особенностях использования территории полевыми мышами / В.А. Панченко // Поведение животных в сообществах. Материалы III Всес. конф. по поведению животных. М.: Наука. – 1983. – С. 109–110.

83. Петровский, Д.В. Динамика температуры тела обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*, Rodentia, Cricetidae) в зимний период / Д.В. Петровский, Е.А. Новиков, М.П. Мошкин // Зоологический журнал. – 2008. – Т. 87. – № 12. – С. 1504-1508.

84. Погосян, А.Р. Эколого-биологический очерк малоазиатского хомяка в условиях Армянской ССР / А.Р. Погосян. - Изв. АН. Арм. ССР, Биол. И с. –х. науки, 1951. № 1.

85. Ромашкевич, А.И. Современный и древний педогенез в некоторых ландшафтах внутреннего Дагестана / А.И. Ромашкевич, М.В. Давыдова, Р.А. Лотов // Почвоведение. – 1993. – Т 3. – С. 1109–1110.

86. Российский статистический ежегодник. Стат. сб. / Росстат. М. –2004. – 743 с.

87. Рутовская М.В. Динамика температуры тела белогрудого ежа (*Erinaceus roumanicus*) во время зимней спячки / М.В. Рутовская, М.Е. Диатроптов, Е.В. Кузнецова, А.И. Ануфриев, Н.Ю. Феоктистова, А.В. Суров // Зоологический журнал. – 2019. – Т. 98. – № 5. – С. 556-566.
88. Русаков, О.С. Кабан / О.С. Русаков, Е.К. Тимофеева. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. - 207 с.
89. Рюриков, Г.Б. Хомячок Эверсмanna в Саратовском Заволжье: экология и поведение в природе / Г.Б. Рюриков, А.В. Суров, И.А. Тихонов // Поволжский Экологический Журнал. – 2003. № 3. – С. 251-258.
90. Свириденко, П.А. Запасание корма животными / П.А. Свириденко. - Издательство Академии Наук Украинской ССР, Киев. –1957. – С. 33.
91. Северцов А.С. Эволюция популяций и эволюция биоценозов / А.С. Северцов // Зоол. журн. - 1998. - Т.77, - № 5. – С.517-526.
92. Соколов, В.Е., Кузнецов, Г.В. Суточные ритмы активности млекопитающих: Цитологические и экологические аспекты / В.Е. Соколов, Г.В. Кузнецов. - М.: Наука – 1978. – 263 с.
93. Соколов, В.Е. Выявление пространственно-этологической структуры поселения забайкальского хомячка - *Cricetulus pseudogriseus* (Rodentia, Cricetidae) методами радиопрослеживания и повторных отловов / В.Е. Соколов, А.Ю. Телицына, А.В. Суров, Д.Е. Емельянов // Зоол. Журнал. – 1989. – Т. 68. – № 2. – С. 103-112.
94. Солдатова, А.Н. Особенности использования территории малым сусликом в разные периоды его жизнедеятельности / А.Н. Солдатова // Зоол. ж. – 1962. – Т. 44. – № 11. – С. 1706–1713.
95. Соломонов, Н.Г. Ритмы зимней спячки арктического суслика *Spermophilus parryi* при температуре тела ниже нуля / Н.Г. Соломонов, А.И. Ануфриев, И.М. Охлопков // Наука и образование. – 2012. – № 1. – с. 60–64.
96. Суров, А.В. Применение радиопрослеживания для изучения экологии мелких грызунов (на примере *Phodopus campbelli*) / А.В. Суров, Н.Ю. Васильева,

- А.Ю. Телицына // Доклады 7 Всес. совещ. по грызунам. Свердловск. – 1989. – С. 61–62.
97. Суров, А.В. Тенденции в динамике фауны мелких млекопитающих в условиях преобразования городской среды / А.В. Суров, П.Л. Богомолов // Материалы I Евразийской научно-практической конференции по пест-менеджменту (ЕАРМС-2013): Россия, Москва, 2013. – С. 117-121.
98. Телицына, А.Ю. Обыкновенный хомяк в Москве / А.Ю. Телицына, Е.В. Карасева, Н.В. Степанова, А.В. Суров // Материалы 2-го совещания «Синантропия грызунов». - М. 1994. - С. 92–100.
99. Тихонова, Г.Н. Экологические аспекты формирования фауны мелких млекопитающих урбанистических территорий Средней полосы России / Г.Н. Тихонова, И.А. Тихонов, А.В. Суров, П.Л. Богомолов, Е.В. Котенкова. - М.: КМК, 2012. 373 с.
100. Тупикова, Н.В., Кучерук, А.В., Лаврова М.Я., Опыт мечения мелких грызунов в лесополосах и байрачном лесу / Н.В. Тупикова, А.В. Кучерук, М.Я. Лаврова // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1956. – Т. 61. – № 2. – С. 21–28.
101. Тупикова, Н.В. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики / Н.В. Тупикова, Л.А. Хляп, А.А. Варшавский // Зоол. журн. - 2000. - Т. 79. - Вып. 4. - С. 480-494.
102. Тупикова Н.В. Суточная активность мышей и ее географическая изменчивость / Н.В. Тупикова, И.Л. Кулик // Зоологический журнал. - 1954. - Т. 33.- № 2. - С. 433-442
103. Устойчивое развитие сельского хозяйства и сельских территорий. Зарубежный опыт и проблемы России // Устойчивое развитие // Москва, – 2005. – 184 с.
104. Ушакова, М.В. Особенности экологии хомячка роборовского в Убсунурской котловине по данным многолетних наблюдений / М.В. Ушакова, М.Г. Чаш, А.В. Суров // Биоразнообразие и сохранение генофонда флоры, фауны и народонаселения центрально-азиатского региона. – 2011. – С. 64-69

105. Ушакова, М.В. Влияние характера землепользования на состояние популяций хомяка Радде (*Mesocricetus raddei avaricus* Ognev et Heptner, 1927) в Дагестане / М.В. Ушакова, К.З. Омаров, А.В. Суров, П. Фритцше, М.М.-Р. Чунков // Вестн. Дагестанского науч. центра. – 2010. – № 38. – С. 31 – 38.
106. Ушакова, М.В. Наблюдения за активностью тулика-носорога (*Cerorhinca monocerata*) на Южных Курилах в период размножения / М.В. Ушакова // Зоол. журн. – 2008. – Т. 87. – № 6. – С. 710 – 721.
107. Ушакова, М.В. Особенности зимней спячки хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni* brandt, 1859) из саратовского заволжья / М.В. Ушакова, Н.Ю. Феоктистова, Д.В. Петровский, А.В. Гуреева, С.В. Найденко, А.В. Суров // Поволжский экологический журнал. – 2010. – № 4. – С. 415 – 422.
108. Ушакова, М.В. Торпор у хомячков (Rodentia, Cricetinae) / М.В. Ушакова, М.В. Кропоткина, Н.Ю. Феоктистова, А.В. Суров // Экология. – 2012. – Т. 43. – №1. – С.65–69.
109. Феоктистова, Н.Ю. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, поведение, химическая коммуникация / Н.Ю. Феоктистова. - М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. – 413 с.
110. Хански, И. Ускользящий мир: экологические последствия утраты местообитаний / И. Хански. - М.: Товарищество научный изданий КМК, 2010. 340 с.
111. Хляп, Л.А. Синантропные и агрофильные грызуны как чужеродные млекопитающие / Л.А. Хляп, А.А. Варшавский // Российский Журнал Биологических Инвазий. - 2010. - №3. - С. 73-91.
112. Чиликина Л.Н. Очерки растительности Дагестанской АССР и ее природных кормовых угодий / Л.Н. Чиликина // В кн.: Природная кормовая растительность Дагестана – Махачкала. – 1960. –Т. 2. – С. 8-88.
113. Чиликина, Л.Н. Карта растительности Дагестанской АССР (пояснительный текст) / Л.Н. Чиликина, Е.В. Шифферс. - М.-Л.: Изд-во Академии наук СССР. – 1962. - 124 с.

114. Чистова, Т.Ю. Суточная активность китайской полевки в условиях лабораторного содержания / Т.Ю. Чистова, А.Д. Миронов, О.О. Буткевич, О.М. Голубева, Г.К. Жарова // Доклады РАН. – 2008. – Т. 418. – № 3. – С. 426–429.
115. Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. XXII. Животные в городе: экология и эволюция. М.: КМК. 2011. - 95 с.
116. Чунков, М.М. Изменение стереотипа поведения и использования территории при снижении плотности популяции у хомяка Радде – *Mesocricetus raddei* (Cricetidae, Mammalia) / М.М. Чунков, М.В. Ушакова, К.З. Омаров, П. Фритцше, А.В. Суров // Поволжский экологический журнал. – 2014. – № 4. – С. 642–649.
117. Шварц, С.С. Общие закономерности, определяющие роль животных в биогеоценозах / С.С. Шварц // Журнал общей биологии. - 1967. - Т. 28. - № 5. - С. 510-552.
118. Шилов, И.А. Механизмы формирования и поддержания пространственно-этологической структуры популяций / И.А. Шилов // Структура популяций у млекопитающих. М. : Наука, - 1991. - С. 65 – 85.
119. Шилов, И.А. Экология / И.А. Шилов. - М.: Высшая школа. – 2001. – 512 с.
120. Шмидт-Ниельсен, К. Физиология животных. Приспособление и среда / К. Шмидт-Ниельсен. - 2 т. М.: Мир. – 1982. – Т.1. – 414 с.
121. Эльдаров, М.М. Физическая география Дагестана / М.М. Эльдаров. – Махачкала: Дагучпедгиз, – 1980. – 96 с.
122. Яковлев, М.Г. Некоторые новые данные по расп-ространению и экологии предкавказского хомяка в Ростовской области / М.Г. Яковлев, И.М. Колесников // Зоологический журнал. – 1954.– Т. 33. – № 3. – С. 693-700.
123. Albers, H.E. Circadian organization of locomotor-activity in the Turkish hamster (*Mesocricetus brandti*) / H.E. Albers, D.S. Carter, J.M. Darrow, B.D. Goldman // Behav. Neur. Biol. – 1983. – № 37. – P. 362–366.

124. Anděra, M. Křečkovití (Cricetidae), hrabošovité (Arvicolidae), plchovití (Gliridae). / M. Anděra, B. Beneš // Atlas rozšíření savců v České republice. Předběžná verze IV. Hlodavci (Rodentia) –Praha: Národní muzeum. 2001. - 160 p.
125. Andrzejewski, R. Synurbization processes in population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of populations in an urbanization gradient / R. Andrzejewski, J. Babińska-Werka, J. Gliwicz, J. Goszczyński // *Acta Theriol.* - 1978. - V. 23. - P. 341–358.
126. Andrzejewski R., Kowalski K. Strategia ochrony ssaków Polsce. W: Olaczek R., Tomiałojć L. (red.). Czynna ochrona zwierząt. PWN, Warszawa: 1992. 67–78 pp..
127. Angilletta, M.J. The evolution of thermal physiology in endotherms / M.J. Angilletta, B.S. Cooper, M.S. Schuler, J.G. Boyles // *Front. Biosci. E.* –2010. – V. 1. – № 2. – P. 861–881.
128. Armitage, K.B. Sociality as a life-history tactic of ground squirrels / K.B. Armitage // *Oecologia.* - 1981.- V. 48. - P. 36–49.
129. Arnold, W. Social thermoregulation during hibernation in alpine marmots (*Marmota marmota*) / W. Arnold // *J. Comp. Physiol.* – 1988. –№ 158. – P. 151–156.
130. Arnold, W. Energetics of social hibernation. In *Life in the cold. Ecological, physiological and molecular mechanisms* / W. Arnold, C. Carey, G.L. Florant, B.A. Wunder, B. Horwitz // Westview Press. – 1993. – P. 65–80.
131. Arthur, A.D. Livestock grazing, plateau pikas and the conservation of avian biodiversity on the Tibetan Plateau / A.D. Arthur, R.P. Pech, C. Davey, Y. Jeibu, Zhang, L. Hui // *Biological Conservation.* - 2008. –V.141. –P. 1972–1981.
132. Aschoff, J. Exogenous and endogenous components in circadian rhythms / J. Aschoff // *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology.* – 1960. – № 25. – P. 11–28.
133. Aschoff, J. (ed.) *Circadian clocks.* Amsterdam, The Netherlands: North-Holland, 1965.
134. Auslander, D. Observation ecologicues sur les petitsmammiferes des ecransforestiers de protection de “ValulTraian” references specials concernantleur

- dynamique / D. Auslander, S. Hellwing // Trav. Mus. Hist. Nat. "Grigore Antipa". – 1957a. – № 1. – P. 11–139.
135. Auslander, D. Beitrage zur Variabilitat und Biologie der Streifenmaus (*Sicista subtilis* Nordmani Keys. Et Blas. 1840) / D. Auslander, S. Hellwing // Trav. Mus. Hist. Nat. "Grigore Antipa". – 1957b. – № 1. – P. 255–274.
136. Babińska-Werka, J. "Synurbanization processes in a population of *Apodemus agrarius*. II. Habitats of the striped field mouse in town." / J. Babińska-Werka, J. Gliwicz, J. Goszczyński. // Acta Theriologica. - 1979.- V. 24. – P.405–415.
137. Babińska-Werka, J. B. Malinowska. "Synurbanization of yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* in Warsaw, 144–150." In Fauna Miast. Ochronić Różnorodność Biotyczną W Miastach, edited by P. Indykiewicz, L. Jerzak, and T. Barczak, 2008. 634 p. Bydgoszcz (in Polish, English summary).
138. Backbier, L.A.M.; Gubbels, E.J. (1998): Artenschutz- mapnahmen zur Erhaltung des Feldhamster *Cricetus cricetus* in Limburg (Niederlande). - In: Stubbe, M.; Stubbe, A. (eds.): Okologie und Schutz des Feldhamsters, 125-136. - Wissenschaftl. Beitr. der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg.
139. Banaszek, A. Low genetic diversity and significant structuring of the common hamster populations *Cricetus cricetus* in Poland revealed by the mtDNA control region sequence variation / A. Banaszek, K.A. Jadwiszczak, M. Ratkiewicz, J. Ziomek // Acta Theriol. - 2009. –V. 54. –P. 289–296.
140. Banaszek, A. Population structure, colonization processes and barriers for dispersal in Polish common hamsters (*Cricetus cricetus*) / A. Banaszek, K.A. Jadwiszczak, M. Ratkiewicz, J. Ziomek K. Neumann // J. Zool. Syst. Evol. Res. - 2010. –V. 48. –P. 151–158.
141. Banaszek A. The common hamster (*Cricetus cricetus* L) population in the city of Lublin / A. Banaszek, J. Ziomek // Annales Universitatis Mariae Curie Sklodowska Lublin Polonia. - 2010. - V. 65. - №1. - P. 59–66.
142. Bangert, R.K. The influence of Gunnison's prairie dog (*Cynomys gunnisoni* Sciuridae) on the spatial structure of a high desert grassland landscape / R.K. Bangert, C.N. Slobodchikoff // Journal of Arid Environments. - 2000. – V.46. –P. 357–369.

143. Barnes, B.M. The influence of hibernation on testis growth and spermatogenesis in the goldenmantled ground squirrel, *Spermophilus lateralis* / B.M. Barnes, M. Kretzmann, P. Licht, I. Zucker // Biol. Reprod. – 1986. – V. 35. – № 5. – P. 1289–1297.
144. Barnes B.M. Effect of Winter Temperatures on Reproduction and Circannual Rhythms in Hibernating Ground Squirrels / B.M. Barnes, A.D. York // Journal of Biological Rhythms. – 1990. – V. 5. - № 2. – P. 119-130.
145. Barnes, B.M., Ritter, D. Patterns of body temperature change in hibernating arctic ground squirrels / B.M. Barnes, D. Ritter // In: Carey C et al (eds) Life in the cold. Westview Press, Boulder. 1993. – 119–130 p.
146. Batavia, M. The effects of day length, hibernation, and ambient temperature on incisor dentin in the Turkish hamster (*Mesocricetus brandti*) / M. Batavia, G. Nguyen, I. Zucker // Journal of Comparative Physiology. P. B. – 2013. – № 183. – P. 557–566.
147. Bennie, J.J. Biogeography of time partitioning in mammals / J.J. Bennie, J.P. Duffy, R. Inger, K.J. Gaston // Proc. Natl Acad. Sci. USA. - 2014. –V. 111. –P. 13727–13732.
148. Benton, T.G. Farmland biodiversity: Is habitat heterogeneity the key? / T.G. Benton, J.A.V ickery, J.D. Wilson // Trends in Ecology and Evolution. - 2003. - V. 18. –P. 182–188.
149. Bober-Sowa B. 2005. Rola wybranych gatunków ssaków drapieżnych w ekosystemach Gorczańskiego i Ojcowskiego Parku Narodowego. Instytut Nauk o Środowisku UJ, Kraków (praca magisterska).
150. Bolshakov, V.N. The animal world / V.N. Bolshakov // The nature of Urals. Ekaterinburg. – 1997. – p. 5–54.
151. Bouma, H.R. Blood cell dynamics during hibernation in the European Ground Squirrel / H.R. Bouma, A.M. Strijkstra, A.S. Boerema, L.E. Deelman, A.H. Epema, R.A. Hut, F.G. Kroese, R.H. Henning // Vet Immunol Immunopathol. – 20106. – V. 136. – № 3-4. – P. 319-323.
152. Brown, J.S. Hazardous duty pay and the foraging cost of predation / J.S. Brown, B.P. Kotler // Ecol. Lett., - 2004. –V.7. –P. 999–1014.

153. Brühl, C.A. Terrestrial pesticide exposure of amphibians: an underestimated cause of global decline? / C.A. Brühl, T Schmidt, S. Pieper, A. Alscher // *Scientific Reports*. – 2013. -№3. -1135 p.
154. Buck, C.L. Annual cycle of body composition and hibernation in free-living arctic ground squirrels / C.L. Buck, B.M. Barnes // *Journal of Mammalogy*. – 1999. – V.80. – № 2. – P. 430–442.
155. Buck, C.L. Effects of ambient temperature on metabolic rate, respiratory quotient, and torpor in an arctic hibernation / C.L. Buck, B.M. Barnes // *Am. J. Physiol., Regul. Integr. Comp. Physiol.* – 2000. – V. 279. – № 1. – P. R255–R262.
156. Burt, W.H. Territoriality and home range concepts as applied to mammals / W.H. Burt // *J. Mammal.* – 1943. - V. 24. - P. 346-352.
157. Calisi, R.M. Lab and field experiments: are they the same animal? / R.M. Calisi, G.E. Bentley // *Horm Behav.* – 2009. – V. 56. – № 1. – P. 1-10.
158. Canády, A. New site of the European hamster (*Cricetus cricetus*) in the urban environment of Košice city (Slovakia) / A. Canády // *Zoology and Ecology*. – 2013.-V. 23. -№1. – P. 61-65.
159. Canguilhem. B. Search for rhythmicity during hibernation in the European hamster / B. Canguilhem, A. Malan, M. Masson-Pevet, P. Nobelis, R. Kirsch, P. Pevet, J. Le Minor // *J. Comp. Physiol. B*. – 1994. – № 163. – P. 690-698.
160. Cardinale, B.J. Corrigendum: Biodiversity loss and its impact on humanity / B.J. Cardinale, J.E. Duffy, A. Gonzalez, D.U. Hooper, C. Perrings, P. Venail, A. Narwani, G.M. Mace, D. Tilman, D.A. Wardle, A.P. Kinzig, G.C. Daily, M. Loreau, J.B. Grace, A. Larigauderie, D.S. Srivastava, S. Naeem // *Nature*. – 2012. – V. 489. – № 326 – P. 59–67.
161. Carey, H.V. Mammalian hibernation: cellular and molecular responses to depressed metabolism and low temperature / H.V. Carey, M.T. Andrews, S.L. Martin // *Physiol. Rev.* – 2003. – V. 83. –№ 4. – P. 1153–1181.
162. Ceballos, G., Pacheco, J., List, R., 1999. Influence of prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) upon habitat heterogeneity and mammalian diversity in Mexico / G.

- Ceballos, J. Pacheco, R. List // *Journal of Arid Environments*. - 1999. –V. 41. –P. 161–172.
163. Coppock, D.L. Plant–herbivore interactions in a North American mixed-grass prairie. I. Effects of black-tailed prairie dogs on intraseasonal aboveground plant biomass and nutrient dynamics and plant species diversity / D.L. Coppock, J.K. Detling, J.E. Ellis, M.I. Dyer // *Oecologia*. – 1983. – V. 56. – P. 1–9.
164. Chaffee, R.R. On experimental selection for superhibernating and non-hibernating lines of Syrian hamsters / R.R. Chaffee // *J. Theor. Biol.* – 1966. – V. – 12. – P. 131–134.
165. Chayama, Y. Decreases in body temperature and body mass constitute pre-hibernation remodelling in the Syrian golden hamster, a facultative mammalian hibernator / Y. Chayama, L. Ando, Y. Tamura, M. Miura, Y. Yamaguchi // *R. Soc. open sci.* – 2016. – № 3. – P. 1–10.
166. Chiappero, M.B. Contrasting genetic structure of urban and rural populations of the wild rodent *Calomys musculinus* (*Cricetidae*, *Sigmodontinae*) / M.B. Chiappero, G.M. Panzetta-Dutari, D. Gomez, E. Castillo, J.J. Polop, C.N. Gardenal // *Mammalian Biology*. - 2011. - V. 76. - P. 41–50.
167. Daan, S. Timing of human sleep: recovery process gated by a circadian pacemaker / S. Daan, D.G. Beersma, A.A. Borbély // *Am. J. Physiol.* – 1984. – V. 246. – № 2. – R.161–183.
168. DeCoursey, P.J. A circadian pacemaker in free-living chipmunks: essential for survival? / P.J. DeCoursey, J.K. Walker, S.A. Smith // *J Comp Physiol A*. – 2000. – V. 186. - № 2. – P.169-80.
169. Delibes-Mateos, M. Rabbits as a keystone species in southern Europe / M. Delibes-Mateos, S.M. Redpath, E. Angulo, P. Ferreras, R. Villafuerte, // *Biological Conservation*. - 2007. –V. 137. –P. 149–156.
170. Delibes-Mateos M., Smith A.T., Slobodchikoff C.N., Swenson J.E. The paradox of keystone species persecuted as pests: A call for the conservation of abundant small mammals in their native range. / M. Delibes-Mateos, A.T. Smith, C.N. Slobodchikoff, J.E. Swenson // *Biological Conservation*, - 2011. - vol. 144, -P. 1335–1346.

171. Desmedt, L. Absence of food alternatives promotes risk-prone feeding of unpalatable substances in honey bees / L. Desmedt L. Hotier, M Giurfa, R Velarde de Brito Sanchez MG, Barnett CA et al. (2016) // *Scientific Reports* 6: 31809.
172. Dickman C. R. Rodent-ecosystem relationships: a review. In: G. Singelton, L.Hinds, H. Leirs, Z. Zhang, eds. *Ecologically Based Rodent Management*. Canberra, Australian Centre for International Agricultural Research, 1999, pp. 113–133.
173. Diffenbaugh, N.S. Changes in Ecologically Critical Terrestrial Climate Conditions / N.S. Diffenbaugh, C.B. Field // *Science*. – 2013. – V. 341. – № 6145. –P. 486-492.
174. Dmi'el, R. Hibernation patterns and energy expenditure in hedgehogs from semi-arid and temperature habitats / R. Dmi'el, M. Schwarz // *J. Comp. Physiol.* – 1984. – № 155. – P. 117–123.
175. Dmitriev I.A., Omarov K.Z., Jargalsaikhan L., Abaturov B.D. Research of phytomass utilization in steppes of Eastern Mongolia // “Ecosystems of Mongolia and frontier areas of adjacent countries: natural resources, biodiversity and ecological prospects” : Proceedings of the International Conference. Ulaanbaatar (Mongolia), September 5-9, 2005 - Ulaanbaatar: Publishing House “Bembi San”, 2005. - P. 261-264.
176. Dogrmac, S. Karyological analysis of the species of *Mesocricetus* (Mammalia, Rodentia) in Anatolia / S. Dogrmac, H. Kefeliogly, I. Gunduz, // *Turk. J. Zool.* – 1994. – № 18. – P. 41-45.
177. Doney, S.C. Ocean acidification: the other CO₂ problem? / S.C. Doney, V. Fabry, R. Feely, J. Kleypas // *Annual Review of Marine Science*. – 2009. – № 1. – P. 169–192.
178. Doughty, C.E. Biophysical feedbacks between the mega-fauna extinction and climate: the first human induced global warming / C.E. Doughty, A. Wolf, C.B. Field // *Geophysical Research Letters*. – 2010. – V. 37. – № 15. – P. 1–5.
179. Dubois, R. *Physiologiecompar´ee de la Marmotte*. Paris:Masson, - 1896.

180. Dunlap, J.C. Chronobiology: Biological Timekeeping, / J.C. Dunlap, J.J. Loros, P.J. DeCoursey // Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts, U.S.A. – 2004. – R. 94.
181. Edgar, D.M. Activity feedback to the mammalian circadian pacemaker: influence on observed measures of rhythm period length. D.M. Edgar, C.E. Martin, W.C. Dement // J. Biol. Rhythms. – 1991. – V. 6 – № 3. – P. 185–199.
182. Eibl-Eibesfeldt, I. Zur Ethologie des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.) / I. Eibl-Eibesfeldt // Z. Tierpsychol. Bd. – 1953. – № 10. – P. 204–254.
183. Eisenberg, J.F. The social organization of mammals / J.F. Eisenberg // Handb. Zool. – 1966. – V. 8. – № 39. – P. 1–92.
184. Eisentraut, M. U̇ber die Baue und den Winterschlaf des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.). Z. Ṡaugetierkd. – 1928. – № 3. – P. 172– 208.
185. Eraud, C. Weed seeds, not grain, contribute to the diet of wintering skylarks in arable farmlands of Western France / C. Eraud, E. Cadet, T. Powolny, S. Gaba, F. Bretagnolle, V. Bretagnolle // European Journal of Wildlife Research. – 2015. –V. 61. –P. 151–161.
186. Evans, A. The importance of mixed farming for seed-eating birds in the UK. In: Pain DJ, Pienkowski M (eds) Farming and Birds in Europe: the Common Agricultural Policy and its Implications for Bird Conservation. Chapter Academic Press, San Diego, California, USA. – 1997. - №12. – P. 331–357.
187. Everts, L.G. Seasonal variation in daily activity patterns of free-ranging European ground squirrels (*Spermophilus citellus*) / L.G. Everts, A.M. Strijkstra, R.A. Hut, I.E. Hoffmann, E. Millesi // Chronobiol. Int. – 2004. – № 21. – P. 57–71.
188. Fahenstock, J.T. Effects of ungulates and prairie dogs on seed banks and vegetation in a North American mixed-grass prairie / J.T. Fahenstock, D.L. Larsen, G.E. Plumb, J.K. Detling // Plant Ecology. - 2003. –V. 167. –P. 255–268.
189. Fenn M.G.P. Use of Middens by Red Foxes: Risk Reverses Rhythms of Rats / M.G.P. Fenn, D.W. Macdonald // Journal of Mammalogy. – 1995. – V. 76. – № 1. – P. 130–136.

190. Feoktistova, N.Y. The Common hamster as a synurbist: a history of settlement in European cities / N.Yu. Feoktistova, A.V. Surov, N.N. Tovpinetz, M.V. Kropotkina, P.L. Bogomolov, C. Siutz, W. Haberl, I. Hoffmann // *Zoologica Poloniae*. – 2013a. – V. 58. – № 3-4. – P.116-129.
191. Feoktistova N.Y. A history of Common hamster (*Cricetus cricetus*) settling in Moscow (Russia) and Simferopol (Ukraine) / N.Y. Feoktistova, I.G. Meschersky, N.N. Tovpinetz, M.V. Kropotkina, A.V. Surov // *Beitrage zur Jagd und Wildforschung*. Ed. Stubbe M. Gesellschaft fur Wildtier- und Jagdforschung e. – 2013b. - V. 38. - P. 225–233.
192. Fisher, K.C. on the mechanism of the periodic arousal in the hibernating ground-squirrel / K.C. Fisher. – *Ann. Acad. Sci. Fenn. A. Sect. IV*, 1964. - 142-152 p.
193. Fowler, P.A. Daily and seasonal cycles of body temperature and aspects of heterothermy in the hedgehog *Erinaceus europaeus* / P.A. Fowler // *J. Comp. Physiol.* –1990. – № 160. – P. 299–307.
194. Franceschini-Zink, C. Population development and life expectancy in Common hamsters / C. Franceschini-Zink, E. Millesi // *Biosystematics and Ecology Series*. – 2008. – V. 25. – P. 45-59.
195. French, A.R. Age-class differences in the pattern of hibernation in yellow-bellied marmots, *Marmota flaviventris* / A.R. French // *Oecologia*. –1990. – № 82. – P. 93–96.
196. Fritzsche, P. Wild golden hamsters in Turkish fields - distribution and activity / P. Fritzsche // *Cricetinae, Internationales Ehrensymposium im Gedenken an Rolf Gatterman*. – 2008. – P. 38–43.
197. Frylestam, B. Agricultural land use effects on the winter diet of brown hares (*Lepus europaeus* Pallas) in southern Sweden / B. Frylestam // *Mammal Review*. – 1986. –V. 16. –P. 157–161.
198. Gaba, S. Herbicides do not ensure for higher wheat yield, but eliminate rare plant species / S. Gaba, E. Gabriel, J. Chadoeuf, F. Bonneu, V. Bretagnolle // *Scientific Reports*. – 2016. –V.6. – P. 301-312.

199. Galster, W.A. Cyclic changes in carbohydrate concentrations during hibernation in the arctic ground squirrel / W.A. Galster, P. Morrison // *American J. Physiol.* – 1970. – V. 218. – № 4. – P. 1228–1232.
200. Galvez, L. Ecosystem engineering effects of European rabbits in a Mediterranean habitat / L. Galvez, A. Lypez-Pintor, J.M. De Miguel, G. Alonso, M. Rueda, S. Rebollo, A. Gymez-Sal // In: Alves, P.C., Ferrand, N., Hacklender, K. (Eds.), *Lagomorph Biology, Evolution, Ecology and Conservation*. Springer-Verlag, Berlin, 2008. - 125–140 pp.
201. Gattermann, R. The Biorhythms in the Golden Hamster (*Mesocricetus auratus*). I. Circadian Rhythms / R. Gattermann // *Zool. Jb. Physiol.* – 1984. –V.88. –P. 471–489.
202. Gattermann, R. Notes on the current distribution and the ecology of wild golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) / R. Gattermann, P. Fritzsche, K. Neumann, I. Al-Hussein, A. Kayser, M. Abiad, R. Yakti // *J. Zool. Lond.* – 2001. – V. 254. № 3. – P. 359–365.
203. Geiger, F. Habitat use and diet of skylarks (*Alauda arvensis*) wintering in an intensive agricultural landscape of the Netherlands / F. Geiger, A. Hegemann, M. Gleichman, H. Flinks, G.R. de Snoo, S. Prinz, B.I. Tieleman, F. Berendse // *Journal of Ornithology*. – 2014. – V. 155. –P. 507–518.
204. Geiser, F. Hibernation in the eastern pygmy possum, *Cercartetus nanus* (*Marsupialia: Burramyidae*) / F. Geiser // *Aust. J. Zoo.* – 1993. – № 141. – P. 67-75.
205. Geiser, F. Hibernation / F. Geiser // *Current biology*. –2013. – V. 23. – № 5. – R. 188-193.
206. Geiser, F. Hibernation versus daily torpor in mammals and birds: physiological variables and classification of torpor patterns / F. Geiser, T. Ruf // *Physiol. Zool.* – 1995. – V. 68. – № 6. – P. 935–966.
207. Gerkema, M.P. The nocturnal bottleneck and the evolution of activity patterns in mammals / M.P. Gerkema, W.I.L. Davies, R.G. Foster, M. Menaker, R.A. Hut // *Proc. R. Soc. B.* - 2013.-V. 280. –P.05-08.

208. Gillis, E.A. Evidence for Selective Caching by Arctic Ground Squirrels Living in Alpine Meadows in the Yukon / E.A. Gillis, S.F. Morrison, G.D. Zazula, D.S. Hik // *Arctic*. – 2005. – V. 58. – № 4. – P. 354–360.
209. Gorecki, A. Consumption by and Agricultural Impact of the Common Hamster, *Cricetus cricetus* (L.), on Cultivated Fields / A. Gorecki // *Bulletin OEPP EPPO Bulletin*. - 1977. - V. 7. - №2. - P. 423-429.
210. Goodwin, H.T. Hibernation is recorded in lower incisors of recent and fossil ground squirrels (*Spermophilus*) / H.T. Goodwin, G.R. Michener, D. Gonzalez, C.E. Rinaldi // *Journal of Mammalogy*. – 2005. –V. 86. - P. 323–332.
211. Goodwin, H.T. Lower incisors of prairie dogs (*Cynomys*) as biorecorders of hibernation and season of death / H.T. Goodwin, E.M. Ryckman // *Journal of Mammalogy*. – 2006. – V. 87. - P. 1002–1012.
212. Goulson, D. Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers / D. Goulson, E. Nicholls, C. Botías, E.L. Rotheray // *Science*. – 2015. –V. 347. –P. 1–16.
213. Grulich, I. Populationsdichte des Hamsters (*Cricetus cricetus*, Mamm) / I. Grulich // *Acta Sc. Nat. Brno*, - 1980. –V.14. - №6. – P. 1–44.
214. Grulich, I. The reproduction of *Cricetus cricetus* (Rodentia) in Czechoslovakia. *Acta Sci. Nat. Acad. Sci. Bohemoslov. Brno (N. S.)* – 1986. – № 20. – P. 1–56.
215. Gubbels, R.E. Thermotelemetric study on the hibernation of the common hamster, *Cricetus cricetus* (Linnaeus, 1758), under natural circumstances / R.E. Gubbels, J.J. van Gelder, A. Lenders // *Bijdr. Dierkd.* – 1989. –№ 59. – P. 27–31.
216. Hamar, M. Studiul ecologic al rozatoarelor (Glires) din Baragan si Dobrogea / M. Hamar, M. Sutova // *Analele sectiei de protectia plantelor*. – 1963. – № 1. – P. 195–216.
217. Hamar, M. Neue daten über die geographische veränderlichkeit und die entwicklung der gattung *Mesocricetus nehring*, 1898 (*Glires, mammalia*) / M. Hamar, M. Schutowa, *Z. Säugetierk.* –1966. – №31. – P. 237–251.
218. Halle, S. Diel pattern of predation risk in microtine rodents / S. Halle // *Oikos*. – 1993. – V. 68. – P. 510–518.

219. Hannah, L. *Saving a Million Species: Extinction Risk from Climate Change*, Island Press, Washington, DC. – 2011.
220. Heimann, M. Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks / M. Heimann, M. Reichstein // *Nature*. – 2008. – V. 451. – P. 289–292.
221. Heldmaier, G. Natural hypometabolism during hibernation and daily torpor in mammals / G. Heldmaier, S. Ortmann, R. Elvert // *Respir. Physiol. Neurobiol.* – 2004. – № 141. – P. 317–329.
222. Herter, K. Die Überwinterung syrischer Goldhamster (*Mesocricetus auratus* Waterh) in Norddeutschland / K. Herter, G. Lauterbach, // *Ztschr. Säugetierk.* – 1955. – № 20. P. –37–54.
223. Hoffmann I.E. Distribution of Common hamsters in Vienna / I.E. Hoffmann // MA22-1422/2010, Municipal Department for Environmental Protection. 2011. 15 p.
224. Humphries, M.M. Climated-mediated energetic constraints on the distribution of hibernating mammals / M.M. Humphries, D.W. Thomas J.R. Speakman // *Nature*. – 2002. – V. 418. – № 6895. – P. 313–316.
225. Humphries, M.M. The role of energy availability in mammalian hibernation: an experimental test in free-ranging eastern chipmunks / M.M. Humphries, D.L. Kramer, D.W. Thomas // *Physiol. Biochem. Zool.* –2003. – V. 76. – № 2. – P. 180–186.
226. Hut, R.A. In search of a temporal niche: environmental factors / R.A. Hut, N. Kronfeld-Schor, V. van der Vinne, H. De la Iglesia // *Prog. Brain. Res.* – 2012. – № 199. – P. 281-304.
227. Hut, R.A. Working for food shifts nocturnal mouse activity into the day / R.A. Hut, V. Pistorz, A.S. Boerema, A.M. Strijkstra, S. Daan // *PLoS One*. – 2011. – V. 6. – № 3. – P. 1 – 6.
228. Jacob, J. Response of small rodents to manipulations of vegetation height in agro-ecosystems / J. Jacob // *Integr. Zool.* - 2008. - № 3. –P. 3–10.
229. Jones, G.G. Organisms as ecosystem engineers / G.G. Jones, J.H. Lawton, M. Shachak // *Oikos*, - 1994. – V. 69. - P. 373 – 386.

230. Jones, G.G. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers / G.G. Jones, J.H. Lawton, M. Shachak // *Ecology*. – 1997. – V.78. –P. 1946–1957.
231. Kaim, I. Daily activity pattern of the common hamster (*Cricetus cricetus*) at two localities situated in urban and rural areas / I. Kaim, M. Hêdrzak, Ł. Ziewacz // *Zoologica Poloniae*. – 2013. – V. 58– № 3-4. – P. 59–69.
232. Ulbrich, K. A risk analysis for the common hamster (*Cricetus cricetus*) / K. Ulbrich, A. Kayser // *Biological Conservation*. – 2004. –V. 117. –P. 263–270.
233. Kayser, A. Colour variation in the common hamster *Cricetus cricetus* in the north-eastern foot-hills of the Harz Mountains / A. Kayser, M. Stubbe // *Acta Theriologica*. – 2000. –V. 45. - № 3. –P. 377–383.
234. Kayser, A. Mortality factors of the common hamster *Cricetus cricetus* at two sites in Germany / A. Kayser, U. Weinhold, M. Stubbe // *Acta Theriol.* - 2003. – V. 48. – P. 47–57.
235. Kenagy, G.J. A timeenergy analysis of daytime surface activity in degus, *Octodon degus* / G.J. Kenagy, R.A. Vasquez, R.F. Nespolo, F. Bozinovic // *Rev. Chil. Hist. Nat.* – 2002. – V. 75. – № 1. – P. 149–156.
236. Kitchen, A.M. Changes in coyote activity patterns due to reduced exposure to human persecution / A.M. Kitchen, E.M. Gese, E.R. Schauster // *Can J Zool.* – 2000. – V. 78. - №5. – P. 853–85
237. Klein, S. Why bees are so vulnerable to environmental stressors / S. Klein, A. Cabirol, J.M. Devaud, A.B. Barron, M. Lihoreau // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2017. –V. 32. –P. 268–278.
238. Koprowski, J.L. Time budgets, activity periods, and behavior of Mexican fox squirrels / J.L. Koprowski, M.C. Corse // *J. Mammal.* – 2005. – V. 86. – № 5. – P. 947–952.
239. Korenman, E.M.D. Activity rhythms of hamsters in a single cage compared to a simulated burrow system / E.M.D. Korenman, B.W. Watson, R.E. Silman // *Physiol. Behav.* – 1988. – V. 43. – № 4. – P. 459–69.

240. Kortner, G. Ecology of natural hibernation in the marsupial mountain pygmy-possum (*Burramys parvus*) / G. Kortner, F. Geiser // *Oecologia*. – 1998. – № 113. – P. 170–178.
241. Kupfernagel, C. Raumnutzung umgesiedelter Feldhamster *Cricetus cricetus* (LINNAEUS, 1758) auf einer Ausgleichsfläche bei Braunschweig / C. Kupfernagel // *Braunschweiger Naturkundliche Schriften*. – 2003. – V. 6. – № 4. – P. 857–887.
242. La Haye, M.J.J. Drie jaar herintroductie en bescherming van hamsters in Nederland / M.J.J. La Haye, G.J.D.M. Moskens, R.J.M. Van Kats // *De Levende Natuur*. – 2005. – № 106. – P. 8–13.
243. La Haye, M.J.J. Agri-environmental schemes for the common hamster (*Cricetus cricetus*) / M.J.J. La Haye, G.J.D.M. Maskens, R.J.M. Van Kats, A.T. Kuiters, H. Siepel // *Why is the Dutch project successful? Aspects Appl. Biol.* – 2010. – № 100. – P. 117–124.
244. Labyak, S.E. Rhythm chronotypes in a diurnal rodent, *Octodon degus* / S.E. Labyak, T.M. Lee, N. Goel // *Am. J. Physiol.* – 1997. – V. 273. – № 2. – P. R1058–R1066.
245. Larimer, S.C. Foraging behavior of golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) in the wild / S.C. Larimer, P. Fritzsche, Z. Song, J. Johnston, K. Neumann, R. Gattermann, M.E. McPhee, R.E. Johnston // *Journal of Ethology*. – 2010. – V. 29. – № 2. – P. 275–283.
246. Larkin, J.E. Sleep after arousal from hibernation is not homeostatically regulated / J.E. Larkin, C. Heller // *The American journal of physiology*. – 1999. – V. 276. – № 2. – R. 522–529.
247. Lee, T.N. Body temperature patterns during hibernation in a free-living Alaska marmot (*Marmota broweri*) / T.N. Lee, B.M. Barnes, C.L. Buck // *Ethol. Ecol. Evol.* – 2009. – V. 21. – P. 403–413
- 248.
249. Lenders, A. Distribution of the common hamster (*Cricetus cricetus* L.) in the Netherlands / A. Lenders, E. Pelzers // *Zeitschrift für Säugetierkunde*. – 1986. – V. 51. – № 2. – 90–96 pp.

250. Lenhardt, P.P. Temporal coincidence of amphibian migration and pesticide applications on arable fields in spring / P.P. Lenhardt, C.A. Brühl, G. Berger // *Basic and Applied Ecology*. – 2014. – V.16. –P. 54–63.
251. Levy, O. The relationship between the golden spiny mouse circadian system and its diurnal activity: an experimental field enclosures and laboratory study / O. Levy, T. Dayan, N. Kronfeld-Schor // *Chronobiol. Int.* – 2007. – V. 24. – № 4. – P. 599-613.
252. Levy, O. Biophysical modeling of the temporal niche: from first principles to the evolution of activity patterns / O. Levy, T. Dayan, N. Kronfeld-Schor, W.P. Porter // *Am. Nat.* – 2012. – V. 179. –P. 794–804.
253. Lidicker, W.Z. Introduction. In: *Rodents. A World Survey of Species of Conservation Concern* / W.Z.Jr. Lidicker // ed. Occasional Papers of the IUCN Species Survival Commission (SSC), no. 4, 1989, pp. iii-iv.
254. Lima, S.L. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus / S.L. Lima, L. Dill // *Can. J. Zool.* – 1990. –V. 68. – P. 619–640.
255. Liu, Q. Food habits of the Tibetan fox (*Vulpes ferrilata*) in the Kunlun Mountains, Qinghai province, China / Q. Liu, R.B. Harris, X. Wang // *Mammalian Biology*. – 2010. – V. 75. – P. 283–286.
256. Lomolino, M.V. Terrestrial vertebrate communities at blacktailed prairie dog (*Cynomys ludovicianus*) towns / M.V. Lomolino, G.A. Smith // *Biological Conservation*. – 2003. – V. 115. – P. 89–100.
257. Losík J., Lisická L., Hříbková J., Tkadlec E. Demografická struktura a procesy v přírodní populaci křeček (*Cricetus cricetus*) na Olomoucku / J. Losík, L. Lisická, J. Hříbková, E. Tkadlec // *Lynx (Praha)*, n. s. – 2007. – V. 38. – P. 21–29.
258. Losinger, I., Petiteau, M. First results of the reinforcement program monitoring of common Hamster population in Eslas. In: Losinger, I. (Ed.), *Hamster Biology and Ecology, Policy and Management of Hamsters and Their Biotope*. Proceedings of the 12th meeting of the International Hamsterworkgroup, 2004, Strasbourg, France, 2004. - 53–58 pp.

259. Lovegrove, B.G. The evolution of endothermy in Cenozoic mammals: a plesiomorphic–apomorphic continuum / B.G. Lovegrove // *Biol. Rev.* –2011. – V. 87. – № 1. – P. 128–162.
260. Lyman, C. A laboratory study of the Turkish Hamster *Mesocricetus brandti* / C. Lyman, R.A. O'Brien, // *Breviora* (Cambridge, Mass). – 1977. – V. 442. – P. 1–27.
261. Lyman, C.P. Hibernation and longevity in the Turkish hamster *Mesocricetus brandti* / C.P. Lyman, R.C. O'Brien, G.C. Greene, E.D. Papafrangos // *Science*. – 1981. – V. 212. – № 4495. – P. 668–670.
262. Matysek, M. The occurrence site of the common hamster *Cricetus cricetus* in Krakow / M. Matysek, M. Hędrzak, M. Kuc, A. Osmólska // *Chrońmy Przyr. Ojcz.* – 2013. – V. 69. -№ 5. –P. 430–436.
263. Macdonald D.W. The effects of predators on fragmented prey populations: a case study for the conservation of endangered prey / D.W. Macdonald, C.M. Mace, G.R. Barretto // *Journal of Zoology, London*. – 1999. – V. 2477. – P. 487-506.
264. Mace, G. Biodiversity. In: Millennium Ecosystem Assessment's Condition and Trends Working Group (Ed.), *Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends* / G. Mace, H. Masundire, J. Baille // Island Press, Washington, DC, 2005. - 77–122 pp.
265. Magomedov, M.-R.D. Anthropogenic effects on dynamics of the mountain landscapes of Eastern Caucasus / M.-R.D. Magomedov, E.G. Achmedov, K.Z. Omarov, Y.A. Jarovenko, N.I. Nasrulaev, R.A. Murtazaliev // *Człowiek i Przyroda (The sustainable development)*. – 2000. - №13-14. – P. 39-56.
266. Malan, A. Mammalian hibernation, as illustrated by studies performed in Strasbourg and especially on the European hamster / A. Malan // In: 18th Meeting of the International Hamster Workgroup. 2011. From fundamental research to population management: refining conservation strategies for the European hamster. 2011. - 12–13 pp.
267. Markowski, J. *Ssaki Polski Środkowej – stopień poznania*. W: *Streszczenia referatów XVI Zjazdu Polskiego Towarzystwa Zoologicznego* / J. Markowski, J. Hajduk // Wyd. UŁ, Łódź: 1995. – 118 p.

268. Marques, M.D. J. Waterhouse. (2004): Rhythms and Ecology — Do Chronobiologists Still Remember Nature? / M.D. Marques, J. Waterhouse // *Biological Rhythm Research*. – 2004. – V. 35. - № 1-2.
269. McNamara, J.M. & Houston, A. Starvation and predation as factors limiting population-size / J.M. McNamara, A. Houston // *Ecology*. – 1987. – V. 68. – P. 1515–1519.
270. Medde, L. Plan national d'actions en faveur du hamster commun *Cricetus cricetus* 2012-2016. Document prepared by Ministère de l'Ecologie, du Développement durable et de l'Energie (in French). 2012.
271. Meinig, H.U. A review of negative impact factors threatening mammalpopulations in Germany / H.U. Meinig, P. Boye // *Folia Zool.* – 2009. – V. 58. – P. 279–290.
272. Michener, G.R. Sexual differences in over-winter torpor patterns of Richardson's ground squirrels in natural hibernacula / G.R. Michener // *Oecologia*. – 1992. – № 89. – P. 397–406.
273. Millot, F. Field evidence of bird poisonings by imidacloprid-treated seeds: a review of incidents reported by the French SAGIR network from 1995 to 2014 / F. Millot, A. Decors, O. Mastain, T. Quintaine, P. Berny, D. Vey, R. Lasseur, E. Bro // *Environmental Science and Pollution Research*. – 2017. – V. 24. –P. 5469–5485.
274. Mineau, P. Radiotracking of *Peromyscus leucopus* / P. Mineau, D. Madison // *Canad. J. Zool.* – 1977. – V. 55. – № 2. – P. 465–468.
275. Mistlberger, R.E. Social influences on mammalian circadian rhythms: animal and human studies / R.E. Mistlberger, D.J. Skene // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* – 2004. – V. 79. – № 3. – P. 533-556.
276. Monecke, S. Seasonal variations in circadian rhythms coincide with a phase of sensitivity to short photoperiods in the European hamster / S. Monecke, F. Wollnik // *J. Comp. Physiol. B*. – 2005. – V. 175. – № 3. – P. 167–83.
277. Monecke, S. All things considered? Alternative reasons for hamster extinction / S. Monecke // *Zool. Pol.* – 2013. – V. 58. - № (3–4). – P. 41–57.

278. Moreno, S. Cover is safe during the day but dangerous at night: the use of vegetation by European wild rabbits / S. Moreno, R. Villafuerte, M. Delibes // *Can. J. Zool.* – 1996. – V. 74. – P. 1656–1660.
279. Mrosovsky, N. Beyond the suprachiasmatic nucleus / N. Mrosovsky // *Chronobiol. Int.* – 2003. – № 20. – P. 1–8.
280. Müller, M. Effects of changes in farming of subalpine meadows on a grassland bird, the whinchat (*Saxicola rubetra*) / M. Müller, R. Spaar, L. Schifferti, L. Jenni // *Journal of Ornithology.* – 2005. – V. 146. – P. 14–23.
281. Mundt, G. Activity patterns of common hamsters in the wild / G. Mundt // *Abhandlungen der Sächsischen Akademie der Wissenschaften Mathem Naturw Reihe.* – 2008. – V. 64. – № 5. – P. 60-64.
282. Munshi-South J., Nagy C. Urban park characteristics, genetic variation, and historical demography of white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) populations in New York City / J. Munshi-South C. Nagy // *Peer J.* – 2014. – V. 2. – P.310 – 315.
283. Murariu, D. Data on the presence of the species *Mesocricetus newtoni* (Nehring, 1898) (Mammalia: Muridae: Cricetinae) in Dobrogea (Romania) / D. Murariu, R.S. Cătălin // *Travaux du Muséum National d’Histoire Naturelle «Grigore Antipa».* – 2009. – Vol. LII. – P. 363–369.
284. Murariu, D. Terrestrial vertebrates of Dobrogea – Romania and Bulgaria / D. Murariu, G. Cheisamera, A. Petrescu, I. Atanasova, I. Raykov // *Travaux du Muséum National d’Histoire Naturelle “Grigore Antipa”.* – 2010. – V. 53. –P. 357-375.
285. Murie, J.O. The relationship of body weight to overwinter survival in Columbian ground squirrels / J.O. Murie, D.A. Boag // *J. Mammal.* - 1984. –V. 65. –P. 688–690.
286. Nechay G. Status of hamsters *Cricetus cricetus*, *Cricetus migratorius*, *Mesocricetus newtoni*, and other hamster species in Europe / G. Nechay // *Council of Europe publishing, Series Nature and environment.* – 2000. – . 106.

287. Neumann, K. Genetic spatial structure of European common hamsters (*Cricetus cricetus*) – a result of repeated range expansion and demographic bottlenecks / K. Neumann, J.R. Michaux, S. Maak, H. Jansman, A. Kayser, G. Mundt, R. Gattermann // *Molecular Ecology*. – 2005. – V. 14. – P. 1473–1483.
288. Neumann, K. Molecular phylogeny of the Cricetinae subfamily based on the mitochondrial cytochrome b and 12S rRNA genes and the nuclear VWF gene / K. Neumann, J. Michaux, V. Lebedev, N. Yigit, E. Colak, N. Ivanova, A. Poltoraus, A. Surov, G. Markov, S. Maak, S. Neumann, R. Gattermann // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2006. – V. 39. – № 1. – P. 135–148.
289. Neumann, K. Genetic structure of the Turkish hamster (*Mesocricetus brandti*) / K. Neumann, N. Yigit, P. Fritzsche, E. Colak, N. Feoktistova, A. Surov, J. Michaux // *Mammalian Biology*. – 2017. – V. 86. – P. 84–91.
290. Niethammer, J. *Cricetus cricetus* (Linnaeus, 1758) – hamster (Feldhamster). / J. Niethammer // (Ed.). Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft. In *Handbuch der Säugetiere Europas 2/1 Rodentia*. – 1982. – P. 7–28.
291. Nowak, E., Heidecke, D., Blab, J., Rote Liste und Artenverzeichnis der in Deutschland vorkommenden Säugetiere (Mammalia). In: Nowak, E., Blab, J., Bless, R. (Eds): *Rote Liste der gefährdeten Wirbeltiere in Deutschland*. Schriftenreihe Landschaftspflege und Naturschutz, Bonn- Bad Godesberg.- 1994. – V. 42. - P. 27–59.
292. Nowak, A. Inwentaryzacja drapieżników na wybranych stanowiskach chomika europejskiego na terenie województwa małopolskiego. Uniwersytet Rolniczy w Krakowie (praca magisterska). 2011.
293. Nowack, J. More functions of torpor and their roles in a changing world / J. Nowack, C. Stawski, F. Geiser // *Journal of Comparative Physiology B*. – 2017. – V. 187. – № 4-5. – P. 889–897.
294. O'Brien, J. Saving the common hamster (*Cricetus cricetus*) from extinction in Alsace (France): potential flagship conservation or an exercise in futility? / J. O'Brien // *Hystrix, It. J. Mamm.* – 2015. – V. 26. – № 2. – P. 89–94.

295. Ognev, S.I. A new subspecies of hamster from Daghestan (*Mesocricetus raddei*, Nehr.), and some remarks on the Russian species of *Mesocricetus* (with a key to them) / S.I. Ognev, W.G. Heptner // *Ann. Mag. Nat. History.* – 1927. – № 9. – P. 141–152.
296. Oklejewicz, M. Temporal organization of hibernation in wild-type and tau mutant Syrian hamsters / M. Oklejewicz, S. Daan, A.M. Strijkstra // *J. Comp. Physiol. B.* – 2001. – № 171. – P. 431–439.
297. Omarov K.Z. Gospodarka energia pokarmu u chomika *Mesocricetus raddei* w warunkach krajobrazu rolnego wschodniego Kaukazu // *Bioenergetyka ekologiczna.* Lublin: Werset, 2007. P. 82-98.
298. Orlov V.N. Rodents of Conservation Concern in the Soviet Union Region. In: *Rodents. A World Survey of Species of Conservation Concern.* W.Z.Jr. Lidicker ed. Occasional Papers of the IUCN Species Survival Commission (SSC). – 1989. - № 4. - 40-41 pp.
299. Out. M.E. Hard to stay under cover: seven years of crop management aiming to preserve the common hamster (*Cricetus cricetus*) in the Netherlands / M.E. Out, R.J.M. Van Kats, L. Kuiters, G.J.D.M. Muskens, M.J.J. La Haye // *Saugetierkundliche Informaationen, Jena.* – 2011. – V. 8. – P. 37-49.
300. Oxberry, B.A. Female reproductive patterns in hibernating bats / B.A. Oxberry // *J. Reprod. Fert.* – 1979. – V. 56. – № 1. – P. 359–367.
301. Palomares, F. Spatial ecology of Iberian lynx and abundance of European rabbits in southwestern Spain / F. Palomares, M. Delibes, E. Revilla, J. Calzada, J.M. Fedriani // *Wildlife Monographs.* – 2001. – V. 148. – P. 1–36.
302. Pelicán J., Zeida J., Homolka M. Mammals in the urban agglomeration of Brno // *Acta Sc. Nat. Brno.* 1983. V. 17. № 9. – P. 1–49.
303. Peshev, T. *Fauna Bulgarica* / T. Peshev, D. Peshev, V. Popov // 27. Sofia, “Marin Drinov,” Publishing House of the Bulgarian Academy of Sciences, 2004. - 633 p. (In Bulgarian).
304. Petzsch, H. Beiträge zur Biologie, insbesondere Fortpflanzungsbiologie des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.) Ergebnisse und Probleme. *Z. Kleintier Pelztierkd.* - 1936. - № 1. –P. 1–83.

305. Petzsch, H. Der Hamster. Leipzig / Petzsch, H // Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G. – 1952.
306. Pengelley, E.T. Relationship of light intensity and photoperiod to circannual rhythmicity in the hibernating ground squirrel, *Citellus lateralis* / E.T. Pengelley Sally J. Asmundson Brian Barnes Roland C. Aloia // Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology. – 1976. – V. 53. - № 3. - P. 273-277.
307. Pimm, S.L. Conservation: Forest fragments, facts, and fallacies / S.L. Pimm, T. Brooks // Curr. Biol. – 2013. – V. 23. – № 24. – P. R1098–R1101.
308. Poláková, J. Addressing biodiversity and habitat preservation through measures applied under the Common Agricultural Policy / J. Poláková, G. Tucker, K. Hart, J. Dwyer, M. Rayment // Institute for European Environmental Policy: London. – 2011.
309. Popescu, N.C. Chromosomal interrelationship of hamster species of the genus *Mesocricetus* / N.C. Popescu, J.A. Di Paolo, Cytogenet // Cell Genet. – 1980. – V. 28. – № 1-2. – P. 10–23.
310. Popov, V. Biogeographical and ecological spatial patterns of terrestrial mammals in Bulgaria. In: Fet V. & Popov A. (eds.). Ecology and Biogeography of Bulgaria. Monographiae Biologicae. - 2007. – V. 82: – P. 9 – 38.
311. Popov, V.N. Mammals – important for protection in Bulgaria / V. Popov N. Spasov, T. Ivanova, B. Mihova, K. Georgiev // Dutch Mammal Society VZZ, Sofia, 2007. 328 p.
312. Pratt, B.L. Activity rhythms and photoperiodism of Syrian hamsters in a simulated burrow system / B.L. Pratt, B.D. Goldman // Physiol. Behav. – 1986. – № 36. – P. 83–89.
313. Pucek Z.A. Preliminary report on threatened rodents in Europe. In: *Rodents. A World Survey of Species of Conservation Concern*. W.Z.Jr. Lidicker ed. Occasional Papers of the IUCN Species Survival Commission (SSC), 1989. -№ 4. - 26-33 pp.
314. Radjabli, S.I. Karyotypic differentiation of Palaearctic Hamsters (Rodentia: Cricetidae) / S.I. Radjabli // Dokl. Akad. Nauk SSSR, –1975. –№ 225. – P. 697–700. (In Russian).

315. Raicu, P. Le Caryotype chez le *Mesocricetus newtoni* (Nehring, 1898) / P. Raicu, S. Bratosin // *Z. Säugetierkunde.* – 1966. – № 31. – P. 251–255.
316. Reichman, O.J. Computer simulation analysis of foraging by heteromyid rodents in relation to seed distributions: implications for coexistence / O.J. Reichman, E. Roberts // *Aust. J. Zool.* – 1994. – V. 42. – № 4. – P. 467–477.
317. Reichtein, H. Untersuchungen zum Actionstrahl und zum Revierverhalten der Feldmaus *Microtus arvalis* (Pall.) Markierungsversuche / H. Reichtein // *Z. Säugetierkunde.* – 1960. – V. 25. – № 3–4. – P. 150–169.
318. Revilla, E. Characteristics, location and selection of diurnal resting dens by Eurasian badgers (*Meles meles*) in a low density area / E. Revilla, F. Palomares, N. Fernandez // *Journal of Zoology.* - 2001. – V. 255, – P. 291–299.
319. Robbers, Y. Temporal behaviour profiles of *Mus musculus* in nature are affected by population activity / Y. Robbers, E.A.S. Koster, D.I. Krijbolder, A. Ruijs, S. van Berloo, J.H. Meijer // *Physiol. Behav.* – 2015. – № 139. – P. 351–360.
320. Robinson, R.A. The diet of seed-eating birds on lowland farmland / R.A. Robinson // *British Birds.* – 2004. – V. 97: – P. 464–467.
321. Roll, U., Dayan, T. Kronfeld-Schor, N. On the role of phylogeny in determining activity patterns of rodents / U. Roll, T. Dayan, N. Kronfeld-Schor // *Evol. Ecol.* – 2006 – V. 20. – P. 479–490.
322. Rubtsov, A.M. Hibernation: protein adaptations // Cell and molecular responses to stress / A.M. Rubtsov // Amsterdam: Elsevier science. – 2001. – № 2. – P. 57–71.
323. Rusin, M. The common hamster (*Cricetus cricetus*) in Ukraine: evidence for population decline / M. Rusin, A. Mishta, A. Banaszek // *Folia Zool.* – 2013. – V. 62. – № 3. – P. 207–213.
324. Rusak B. Pathways for photic entrainment of mammalian circadian rhythms / B. Rusak, Z. Boulos // *Photochemistry and Photobiology.* – 1981. - V. 34. - №2. - P. 267-273
325. Samosh V.M. The common hamster – object of a secondary fur-trade in Ukraine / V.M. Samosh // Materials of 7th All-Union conference on natural foci of animal diseases and animal protection, Kirov, USSR: 1972: – P. 123–124. (in Russian).

326. Saper, C.B. The central circadian timing system / C.B. Saper // *Current Opinion in Neurobiology*. – 2013. – V. 23. – P. 747-751.
327. Schaap, J. Opposing effects of behavioural activity and light on neurons of the suprachiasmatic nucleus / J. Schaap, J.H. Meijer // *Eur. J. Neurosci.* – 2001. – V. 13. – № 10. – P. 1955–1962.
328. Schmelzer, E. Surface activity patterns in a population of European hamsters (*Cricetus cricetus*) in an urban environment / E. Schmelzer, E. Millesi // In: G. Nechay [ed.] *The Common Hamster in Europe. Ecology, management, genetics, conservation, reintroduction. Proceedings Meeting of the International Hamster Workgroup*. – 2008. – P. 19-22.
329. Schoener, A. The dynamics of the species-area relation in marine fouling systems: 1. Biological correlates of changes in the species-area slope / A. Schoener, T.W. Schoener // *Amer. Nat.* – 1981. – V. 118. – № 3. – P. 339–360.
330. Seluga, K. Zur Reproduktion des Feldhamsters (*Cricetus cricetus* L.) und zum Ansiedlungsverhalten der Jungtiere / K. Seluga, M. Stubbe, U. Mammen // *Abhandlungen und Berichte aus dem Museum Heineanum* – 1996. – № 3. – P.129–124.
331. Sharpe, F., Rosell, F. Time budgets and sex differences in the Eurasian beaver / F. Sharpe, F. Rosell // *Anim. Behav.* – 2003. – V. 66. – № 6. – P. 1059–1067.
332. Shilova, S. A.; Neronov, V. V.; Shekarova, O. N.; Savinetskaya, L. E. "Dynamics of colonies of the speckled ground squirrel (*Spermophilus suslicus* Guld., 1770) on the northern boundary of the habitat". *Biology Bulletin*. – 2010. – V. 37. - № 5. – P. 532–536.
333. Shilova, S.A. Abundance Control and Conservation of Sousliks in Russia (*G. spermophilus*) / S.A. Shilova // *Arid Ecosystems*. - 2011a. – V. 1. - № 4. – P. 267–272.
334. Shilova, S.A. Current Problems in Rodent Pest Population Control and Biodiversity Conservation / S.A. Shilova // *Russian Journal of Ecology*. - 2011 b. – V. 42. - № 2. – P. 165–169.
335. Sih, A. Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands / A. Sih // *Science*. – 1980 – V. 210. – P. 1041–1043.

336. Simeonovska-Nikolova, D. Some Aspects of the Behavior and Defensive Vocalization of the Romanian Hamster, *Mesocricetus newtoni* / D. Simeonovska-Nikolova, O. Dekov // *Acta Zoologica Bulgarica*. – 2013. – V. 65. – № 4. – P. 461–468.
337. Siutz, C. Torpor patterns in common hamsters with and without access to food stores / C. Siutz, E. Millesi // *J. Comp. Physiol. B*. – 2017. – № 187. – P. 881–888.
338. Smale, L. Mammalian diurnality: some facts and gaps / L. Smale, T. Lee, A.A. Nunez // *J. Biol. Rhythms*. – 2003. – V. 18. – P. 356–366.
339. Spenser J.E. The origin, nature and distribution of agricultural terracing / J.E. Spenser, G.A. Hale // *Pacific Viewpoint*. – 1961. – V.2. – №1. – P.1–40.
340. Spitzenberger F., Bauer K. Hamster *Cricetus cricetus* (Linnaeus, 1758) // In: Die Säugetierfauna Österreichs. Grüne Reihe des Bundesministeriums für Landund Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft / Ed. F. Spitzenberger. - 2001. - V. 13. – P. 406–415.
341. Stoate, C. Ecological impacts of arable intensification in Europem / C. Stoate, N.D. Boatman, R.J. Borralho, G.R. Carvalho de Snoo, P. Eden // *Journal of Environmental Management*. – 2001 – V. 63. – P. 337–65.
342. Stowe, T.J. The decline of the corncrake *Crex crex* in Britain and Ireland in relation to habitat / T.J. Stowe, A.V. Newton, R.E. Green, E. Mayes // *Journal of Applied Ecology*. – 1993 – V. 30. – P. 53–62.
343. Strumwasser, F. The interrenal rhythms of hibernators / F. Strumwasser, F.R. Schlechte, J. Streeter // In «Mammalian Hibernation III» (K. C. Fisher, A.R. Dawe, C.P. Lymaan, E. Schobaum, and F.E. South, eds.). Oliver and Doyd, Edinburgh. – 1967. – P. 110-139.
344. Stubbe M. Bestandssituation and Okologie des Feldhamster *Cricetus cricetus* (L., 1758) / M. Stubbe, K. Seluga, A. Weidling // *Tiere im Konflikt*. - 1997. – V. 5. – P. 5-60.
345. Stumpf C. Ontogenetic development of the circadian aktivty rhythm in Djungarian hamsters (*Phodopus sungorus*) / C. Stumpf, D. Weiner // In: 18th Meeting of the International Hamster Workgroup. 2011. From fundamental research to

population management: refining conservation strategies for the European hamster. 2011. - 25 p.

346. Surov, A. Dramatic global decrease in the range and reproduction rate of the European hamster *Cricetus cricetus* / A. Surov, A. Banaszek, P. Bogomolov, N. Feoktistova, S. Monecke // *Endangered species research*. – 2016. – № 31. – P. 119-145.

347. Surov A., Feoktistova N., Tovpinetz N., Siutz C., Hoffmann I. Comparison of Common hamster (*Cricetus cricetus*) habitats in Vienna (Austria) and Simferopol (Ukraine). Proceedings of the 20th Meeting of the International Hamster Workgroup. The European hamster . new problems and prospects of their solution. Poznan, Poland: 2013. - 34 p.

348. Surov, A.V. Circle of life: the common hamster (*Cricetus cricetus*) adaptations to the urban environment / A.V. Surov, E.A. Zaytseva, A.V. Kuptsov, E.A. Katzman, P.L. Bogomolov, A.S. Sayan, E.V. Potashnikova, N.N. Tovpinetz, E.V. Kuznetsova, A.Y. Tsellarius, N.Y. Feoktistova // *Integrative Zoology*. – 2019. – V. 14. – № 4. – P. 383–395.

349. Sutherland, W.J. Identification of 100 fundamental ecological questions / W.J. Sutherland, R.P. Freckleton, J. Godfray, S.R. Beissinger, T. Benton, D.D. Cameron, Y. Carmel, D.A. Coomes, T. Coulson, M.C. Emmerson, R.S. Hails, G.C. Hays, D.J. Hodgson, M.J. Hutchings, D. Johnson, G. Jones, M.J. Keeling, H. Kokko, W.E. Kunin, X. Lambin, O.T. Lewis, Y. Malhi, N. Mieszkowska, E. J. Milner-Gulland, K. Norris, A. B. Phillimore, D.W. Purves, J.M. Reid, D.C. Reuman, K. Thompson, M. J. Travis, L.A. Turnbull, D.A. Wardle, T. Wiegand // *Journal of Ecology*. – 2013. – V. 101. – № 1. – P. 58–67.

350. Tchabovsky, A. Timing is the only thing: Reproduction in female yellow ground squirrels (*Spermophilus fulvus*) / A. Tchabovsky, N. Vasilieva // *Canadian Journal of Zoology*. – 2014. – V. 92. - № 8. – P. 737-747.

351. Tchabovsky, A. The effect of vegetation cover on vigilance and foraging tactics in the fat sand rat *Psammomys obesus* / A. Tchabovsky, B. Krasnov I.S. Khokhlova G. Shenbrot // *Journal of Ethology*. – 2001. – V. 19. - № 2. – P. 105-113.

352. Tchabovsky, B. The effect of vegetation cover on vigilance and foraging tactics in the fat sand rat *Psammomys obesus* / A. Tchabovsky I. Krasnov S. Khokhlova, G. Shenbrot // *Journal of Ethology*. – 2019. – V. 2. – P. 105-113.
353. Tchabovsky, A. Breeding versus survival: proximate causes of abrupt population decline under environmental change in a desert rodent, the midday gerbil (*Meriones meridianus*) / A. Tchabovsky, L. Savinetskaya, E. Surkova // *Integrative Zoology*. 2019; vol. 00:, pp. x–x. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12372>
354. Thompson, S.D. Spatial utilization and foraging behavior of the desert woodrat, *Neotoma lepida lepida* / S.D. Thompson // *J. Mammal*. – 1982. – V. 63. – № 4. – P. 570–581.
355. Tissier, M.L. Diets derived from maize monoculture cause maternal infanticide esintheen dangered European hamster due to a vitamin B3 deficiency / M.L. Tissier, Y. Handrich, O. Dallongeville, J-P. Robin, C. Habold // *Proc.R.Soc.B*. - 2017. – V. 284. – P. 1-17.
356. Tissier, M.L. Weeds as a predominant food source: a review of the diet of common hamsters (*Cricetus cricetus*) in farmlands and suburban habitats / M.L. Tissier, C. Habold, Y. Handrich, J. Eidenschenck, C. Kourkgy // *Mammal Review*. – 2019. – V.49. - № 2. – P. 152-170.
357. Toland, B.R. The effect of vegetative cover on foraging strategies, hunting success and nesting distribution of american kestrels in central Missouri / B.R. Toland // *J. Raptor Res*. - 1987. – V. 21. – P. 14–20.
358. Tomotani, B.M. Field and laboratory studies provide insights into the meaning of day-time activity in a subterranean rodent (*Ctenomys aff. knighti*), the tuco-tuco / B.M. Tomotani, D.E. Flores, P. Tachinardi, J.D. Paliza, G.A. Oda // *PLoS One*. – 2012. – V. 7. – № 5. – P. 1-8.
359. Tovpinetz, N.N. Distribution and ecology of the common features of the hamster in the Crimea / N.N. Tovpinetz, A.F. Alexeev // *Rodent.s synanthropy and rodent control*. Moscow, IPEE: - 1992. – P. 393-407 (in Russian).
360. Tovpinetz, N.N. Habitude to synanthropy of common hamster (*Cricetus cricetus*) based on investigations in the Crimea / N.N. Tovpinetz, I. Evstafiev, E.

Karaseva // Fauna in anthropogenic environments. Luhansk, Ukraine: 2006: – P. 136-145 (in Russian).

361. Turbill, C. Hibernation is associated with increased survival and the evolution of slow life histories among mammals / C. Turbill, C. Bieber, T. Ruf // Proc. R. Soc. B. – 2011. – V. 278. – № 1723. – P. 3355–3363.

362. Turbill, C. Daily torpor is associated with telomere length change over winter in Djungarian hamsters / C. Turbill, S. Smith, C. Deimel, T. Ruf // Biol. Lett. – 2012. – V. 8. – № 2. – P. 304–307.

363. Twente, J.W. Regulation of hibernation periods by temperature / J.W. Twente, J.A. Twente // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1965. – № 54. – P. 1058–1061.

364. Twente, J.W. Regulation of arousal from hibernation by temperature in three species of *Citellus* / J.W. Twente, J. Twente, R.M. Moy // Am. J. Physiol. – 1977. – V. 42. – № 2. – P. 191–195.

365. Valentinuzzi, V.S. Circadian pattern of wheel-running activity of a South American subterranean rodent (*Ctenomys cf knightii*) / V.S. Valentinuzzi, G.A. Oda, J.F. Araujo, M.R. Ralph // Chronobiol. Int. – 2009. – V. 26. – № 1. – P. 14-27.

366. Van der Vinne, V. Cold and hunger induce diurnality in a nocturnal mammal / V. Van der Vinne, S.J. Riede, J.A. Gorter, W.G. Eijer, M.T. Sellix, M. Menaker et.al. // Proc Natl Acad Sci USA. – 2014. – V. 111. – № 42. – P. 15256–15260.

367. Van der Vinne, V. Diurnality as an energy-saving strategy: energetic consequences of temporal niche switching in small mammals / V. Van der Vinne, J.A. Gorter, S.J. Riede, R.A. Hut // J. Exp. Biol. – 2015. – № 218. – P. 2585–2593.

368. Van Veen, M.P. Halting the loss of biodiversity by 2010 / M.P. Van Veen, B.J.E., Ten Brink, L.C. Braat, T.C.P. Melman // Wageningen, Wageningen University and Research Center. 2008.

369. van Weik, R. Movement characteristics of the common hamster (*Cricetus cricetus*) in Limburg, the Netherlands / R. van Weik, M.J.J. La Haye, R.J.M. van Kats, G.J.D.M. // In: Angermann, R., Gurrner, M., Stubbe, M. (Eds.), Proceedings of the 16th and 17th Meeting of the International Hamster Workgroup, 2009, Ranis, Germany,

2010, Gúdollo, Hungary. Sdugetierkundliche Informationen Band, Heft, 2011. - 79–92 pp.

370. Verdolin, J.L. Meta-analysis of foraging and predation risk tradeoffs in terrestrial systems / J.L. Verdolin // *Behav. Ecol. Sociobiol.* – 2006. – V. 60. – P. 457–464.

371. Verdu, J.R. Interactions between rabbits and dung beetles influence the establishment of *Erodium praecox* / J.R. Verdu, C. Numa, J.M. Lobo, M. Martinez-Azorin, E. Galante // *Journal of Arid Environment.* - 2009. – V. 73. – P. 713–718.

372. Villemey, A. Testing restocking methods for an endangered species: effects of predator exclusion and vegetation cover on Common hamster (*Cricetus cricetus*) survival and reproduction / A. Villemey, A. Besnard, J. Grandadam, J. Eidenschenck // *Biol. Conserv.* – 2013. – № 158. – P. 147–154.

373. Virgós E., Cabezas-DHáz S., Lozano J., Is the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) a threatened species in Spain? Sociological constraints in the conservation of species / E. Virgós, S. Cabezas-DHáz, J. Lozano // *Biodiversity and Conservation.* – 2007. – V. 16 – P. 3489–3504.

374. Vispo, C.R. The influence of thermal conditions on the surface activity of thirteen-lined ground squirrels / C.R. Vispo, G.S. Bakken // *Ecology.* – 1993. – V. 74. – P. 377–389.

375. Vivanco, P. Two steady-entrainment phases and graded masking effects by light generate different circadian chronotypes in *Octodon degus* / P. Vivanco, M.A. Rol, J.A. Madrid // *Chronobiol. Int.* – 2009. – V. 26. – № 2. – P. 219–41.

376. Vogel, P., Frey, H. L'hibernation du muscardin *Muscardinus avellanarius* (Gliridae, Rodentia) en nature: nids, frequence des reveil settemperatur ecorporelle / P. Vogel, H. Frey // *Bull. Soc. Vaudoise Sci. Nat.* – 1995. – V. 83. – № 3. – P. 217–230.

377. Vogel, P. Hibernation of recently captured *Muscardinus*, *Eliomys* and *Myoxus*: a comparative study / P. Vogel // *Nat. Croat.* – 1997. – № 6. – P. 217–231.

378. Vohralík V. New records of *Cricetus cricetus* in the Czech Republic (Rodentia: Cricetidae) / V. Vohralík // *Lynx, n.s. (Praha).* – 2011. – V. 42. – P. 189-196 (in Czech with English summary).

379. Wang, L.C. Time patterns and metabolic rates of natural torpor in the Richardson's ground squirrel / L.C. Wang // *Can. J. Zool.* –1979. – № 57. – P. 149–155.
380. Wassmer, T. Timing of torpor bouts during hibernation in European hamsters (*Cricetus cricetus* L.) / T. Wassmer, F. Wollnik. // *J. Comp. Physiol. B.* – 1997. – № 167. – P. 270-279.
381. Wassmer, T. Body temperature and above-ground patterns during hibernation in European hamsters (*Cricetus cricetus* L.) / T. Wassmer // *J. Zool. Lond.* – 2004. – V. 262. –№ 3. – P. 281–288.
382. Weinert, D. A nonlinear interrelationship between period length and the amount of activity - age-dependent changes / D. Weinert, T. Weiss // *Biol. Rhythm Res.* – 1997. – V. 28 – № 1. – P. 105-20.
383. Weinert, D. Activity rhythms of wild and laboratory golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) under entrained and free-running conditions / D. Weinert, P. Fritzsche, R. Gattermann // *Chronobiol. Int.* –2001. – V. 18. –№ 6. – P. 921–32.
384. Weinert, D. Circadian activity rhythms of dwarf hamsters (*Phodopus spp.*) under laboratory and semi-natural conditions / D. Weinert, K. Schöttner, A.V. Surov, P. Fritzsche, N.Y. Feoktistova, M.V. Ushakova // *Russ. J. Theriol.* – 2009. – V. 8. – № 1. – P. 47–58.
385. Weinhold, U. Viability of the common hamster in Western Europe - population decline and conservation effort. In: Conference proceedings of the International Hamster Workgroup Meeting, 12th Edition, 2004. - 16–18 p.
386. Weinhold, U. Der Feldhamster *Cricetus cricetus* / U. Weinhold, A. Kayser // *Die Neue Brehm Bücherei* Bd. 625, Westarp Wissenschaften, Hohenwarsleben. – 2006.
387. Weinhold, U., 2009. European Action Plan for the conservation of the Common ham-ster (*Cricetus cricetus* L. 1758). Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. Strasbourg, Council of Europe. Documents of the 28th meeting T-PVS/Inf (2008) 9 rev.

388. Wendt, W. Zum Aktivitätsverhalten des Feldhamsters, *Cricetus cricetus*, im Freigehege / W. Wendt // Säugetierkundliche Informationen. -1989. – V. 3. - № 13. – P. 3-12.
389. Wilson, J.D. A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change / J.D. Wilson, A.J. Morris, B.E. Arroyo, S.C. Clark, R.B. Bradbury // Agriculture, Ecosystems and Environment. – 1999. – V. 75. – P. 13–30.
390. Wilson, D.E. Mammal Species of the World / D.E. Wilson, D.M. Reeder // 3rd Ed. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins Univer. Press. 2, 2005. - 142 pp.
391. Wilson, J.D. The management of crop structure: A general approach to reversing the impacts of agricultural intensification on birds? / J.D. Wilson, M.J. Whittingham, R.B. Bradbury // Ibis. – 2005. – V. 147. – P. 453–63.
392. Williams C.T. Entraining to the polar day: circadian rhythms in arctic ground squirrels / C.T. Williams, B.M. Barnes, L. Yan C.L. Buck // Journal of Experimental Biology. – 2017. – V. 220. –P. 3095-3102.
393. Wollnik, F. Seasonal and change in the temporal organization of wheel-running activity in the European hamster, *Cricetus cricetus* / F. Wollnik, A. Breit, D. Reinke // Naturwissenschaften. – 1991. – № 78. – P. 419-422.
394. Wollnik, F. Seasonal and daily rhythms of body temperature in the European hamster (*Cricetus cricetus*) under semi-natural conditions / F. Wollnik, B. Schmidt // J. comp. Physiol. Bbiochem syst. environ. Physiol. – 1995. – V. 165. – № 3. – P. 171–182.
395. Yigit N. Morphological and biometrical comparisons of *Mesocricetus* Nehring, 1898 (Mammalia: rodentia) species distributed in the palaeartic region / N. Yigit, E. Çolak, R. Gattermann, K. Neumann, S. Özkurt, M.M. Gharkheloo, P. Fritzsche, R. Çolak // Turk. J. Zool. – 2006. – № 30. – P. 291–299.
396. Yigit, N. Hibernation Pattern and Importance of Superoxide Dismutase for the Turkish Hamster, *Mesocricetus brandti* (Mammalia: Rodentia) / N. Yigit, D. Erten, N. Gül // Turk. J. Zool. – 2008. – № 32. – P. 421–425.

397. Young, P.J. Hibernating patterns of free-ranging Columbian ground squirrels / P.J. Young // *Oecologia* – 1990. – № 83. – P. 504– 511.
398. Zimmerman, D. Gain scores in research can be highly reliable / D. Zimmerman, W. Williams, H. Richard // *Journal of Educational Measurement*. – 1982. – V. 19. – № 2. – P. 149-154.
399. Ziomek, J. Chomik europejski / J. Ziomek, A. Banaszek // *Monografie Przyrodnicze*. Wyd. Klub Przyrodników Lubuskich, Świebodzin. 2008. – 79 p.
400. Ziomek J. Czy chomik europejski *Cricetus cricetus* powinien znaleźć się w „Polskiej Czerwonej Księdze Zwierząt”? / J. Ziomek, A. Banaszek // *Chrońmy Przyr. Ojcz.* - 2009. – V. 65. - № 5. – P. 341–346.
401. Ziomek, J. Chomik europejski *Cricetus cricetus* (L.) w mozaikowym krajobrazie rolniczym południowej Polski / J. Ziomek // *Wydz. Biol. UAM w Poznaniu, Biologica Silesiae*, Wrocław, 2011. – 124 p.
402. Ziomek, J. Circadian and seasonal activity of the Common hamster in a mosaic of arable fields in Central Europe / J. Ziomek, A. Banaszek, G. Stachurski // In: 18th Meeting of the International Hamster Workgroup. From fundamental research to population management: refining conservation strategies for the European hamster. – 2011. – 45 p.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых журналах из списка ВАК:

1. Ушакова М.В., Омаров К.З., Суров А. В., Фритцше П., **Чунков М. М.-Р.** Влияние характера землепользования на состояние популяций хомяка Радде (*Mesocricetus raddei avaricus* Ognev et heptner, 1927) в Дагестане // Вестник Дагестанского научного центра РАН. – 2010. – №38. – С. 31–38.
2. Клевезаль Г.А., Ушакова М.В., **Чунков М.М.**, Феоктистова Н.Ю., Суров А.В. Запись зимней спячки на поверхности резцов хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 91. – №6. – С. 714–720.
3. **Чунков М.М.**, Ушакова М.В., Омаров К.З., Суров А.В., Минаев А.Н., Фрицше П. Методы и подходы к изучению активности и пространственной структуры хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) // Вестник Дагестанского научного центра РАН. – 2013. – №51. – С. 73–77.
4. **Чунков М. М.**, Ушакова М. В., Омаров К. З., Суров А. В., Фритцше П. Изменение стереотипа поведения и использования территории при снижении плотности популяции у хомяка Радде – *Mesocricetus raddei* (*Cricetidae*, *Mammalia*) // Поволжский экологический журнал. – 2014. – №4. – С. 642–649.
5. Fritzsche P., **Chunkov M.M.**, Ushakova M.V., Omarov K.Z., Weinert D., Surov A.V. Diurnal surface activity of the Ciscaucasian hamster (*Mesocricetus raddei*) in the field // *Mammalian biology*. – 2017. – 85. – P.1–5.
6. Клевезаль Г.А., **Чунков М.М.**, Щепоткин Д.В., Омаров К.З. Запись зимней спячки на поверхности резцов хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*, *rodentia*, *cricetidae*) из Дагестана // Зоологический журнал. – 2018. – Т. 97. – №5. – С. 591–598.
7. Феоктистова Н.Ю., Мещерский И.Г., Богомолов П.Л., Мещерский С.И., Поплавская Н.С., **Чунков М.М.**, Юферева В.В., Тельпов В.А., Суров А.В. Обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*) в Предкавказье: генетическая структура городских и пригородных популяций // Генетика – 2019. – Т. 55. – № 3. – С. 312–324.

8. Клевезаль Г.А., Зайцева Е., Щепоткин Д.В., Феоктистова Н.Ю., **Чунков М.М.**, Суров А.В. Есть ли запись зимней спячки на поверхности резцов у Обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) // Зоологический журнал. – 2020. – Т. 99. – №1 – С. 104–112.
9. Zaytseva E. A., **Chunkov M. M.**, Omarov K. Z. Hibernation Records on the Incisor Surface in the Turkish Hamster (*Mesocricetus brandti*) (*Rodentia, Cricetidae*) // Поволжский экологический журнал. – 2020. – № 1. – С. 44 – 51.

Статьи в сборниках и тезисы конференций:

1. Omarov K.Z., Surov A.V., Ushakova M.V., **Chynkov M. M-R.**, Ryurikov G.B. The status of the population and character of the usage of the territory by hamsters from the genus *Mesocricetus* in the conditions of reduction of sowings in Mountainous Dagestan // Proceedings of the international conference "Biological diversity and conservation problems of the fauna of the Caucasus". Yerevan, Armenia: «АСОГИК», 2011. P. 220-223.
2. Ushakova M.V., Surov A.V., Chynkov M. M-R., Omarov K.Z. Hibernation of ciscaucasian hamster(*Mesocricetus raddei*) // Proceedings of the international conference "Biological diversity and conservation problems of the fauna of the Caucasus". Yerevan, Armenia: «АСОГИК», 2011. P. 303-305.
3. **Чунков М.М.**, Ушакова М.В., Омаров К.З., Суров А.В. Роль плотности популяции в формировании пространственно-этологической структуры хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) в агроландшафтах Горного Дагестана // III науч. конф. "Поведение и поведенческая экология млекопитающих". Мат-лы конф. - М.: Товарищество научных изданий КМК, - Черноголовка, 14-18 апреля 2014, с. 141.
4. Fritzsche P., Ushakova M.V., **Chunkov M.M.**, Omarov K.Z., Weinert D and Surov A.V. Daily activity patterns of hamster species differ in the laboratory and the field - new data from *Mesocricetus raddei* // 14th Rodens et Spatium. International

Conference on Rodent Biology. - Lisbon, – Portugal. 28th July – 2nd August, 2014, – P. 141.

5. **Чунков М.М.**, Ушакова М.В., Фрицше П. Сравнительный анализ суточной активности хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) в природе и лабораторных условиях // Материалы конференции «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследовании молодых ученых». – Москва, 23-25 апреля 2014, с. 216-217.

6. Омаров, К.З., **Чунков, М.М.** Структура террасного земледелия Горного Дагестана, как фактор устойчивости популяций эндемичных видов хомяков рода *Mesocricetus* // Мат-лы Всероссийского форума с международным участием "Эколого-экономический потенциал экосистем Северо-Кавказского федерального округа, причины современного состояния и вероятные пути устойчивого развития социоприродного комплекса". - Махачкала: Типография ИПЭ РД, Эко-пресс, 24-27 сентября 201, с. 342-348.

7. Поплавская Н.С., **Чунков М.М.**, Юферева В.В., Тельпов В.А., Тельпов В.А., Емкужева М.М., Феоктистова Н.Ю., Суров А.В. Обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*) в Предкавказье // Межд. совещ. «Териофауна России и сопредельных территорий» (X Съезд ТО РАН). - М.: ТНИ КМК, 1–5 февраля 2016, с. 336.

8. **Чунков М.М.**, Ушакова М.В., Омаров К.З., Суров А.В. Структура земледелия в Горном Дагестане как фактор устойчивости популяций хомяков рода *Mesocricetus* // Межд. совещ. «Териофауна России и сопредельных территорий» (X Съезд ТО РАН). - М.: ТНИ КМК, 1–5 февраля 2016, с. 454.

9. **Чунков М.М.**, Омаров К.З. Суточная активность хомяка Радде (*Mesocricetus raddei* Nehring, 1894) в Горном Дагестане // Мат-лы науч. конф. «Актуальные вопросы современной зоологии и экологии». - Пенза: Издательство ПГУ, 2016, с. 110.

10. **Чунков М.М.**, Омаров К.З. Состояние популяций и основные факторы депрессии численности хомяков рода *Mesocricetus* в Горном Дагестане // Мат-

лы конф. «Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России». Махачкала: ИПЦ ДГУ, 4-7 ноября 2017, с. 530-534.

11. Ушакова М.В., **Чунков М.М.**, Омаров К.З., Фрицше П., Вейнер Д. Лабораторные и полевые исследования активности животных: проблема интерпретации данных // VI Всероссийская конференция по поведению животных. КМК, 2017, с. 161.

12. **Чунков М.М.**, Омаров К.З. Ритм суточной активности самцов и самок хомяка радде *Mesocricetus raddei avaricus* в весенне-летний период в агроландшафтах с. Мочох (Дагестан) // Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России г. Махачкала, 6-8 ноября 2018, с. 526.

13. **Чунков М.М.** Влияние характера землепользования на популяцию хомяка Радде (*Mesocricetus raddei avaricus*) во Внутреннегорном Дагестане и в частности в окрестностях природного парка «Хунзахский» // Межрегиональная научно-практическая конференция «Актуальные проблемы особо охраняемых природных территорий». - Махачкала, 12-13 апреля 2018, с. 310.

14. Феоктистова Н.Ю., Клевезаль Г.А., **Чунков М. М.**, Щепоткин Д.В., Зайцева Е.А., Суров А.В. Особенности записи зимней спячки на поверхности резцов у гызунов п/сем. *Cricetinae* // Материалы 4-й научной конференции «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» М.: Тов-во научных изданий КМК. г. Черноголовка, 11–15 ноября 2019, с. 95.