

Прикаспийский институт биологических ресурсов – обособленное
подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Дагестанского федерального исследовательского центра Российской академии
наук

На правах рукописи

Чунков Магомед Магомедрасулович

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

Специальность: 03.02.08 – экология (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
доцент Омаров К.З.

Москва - 2020

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР.....	9
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	34
2.1. Место и время проведения исследования.....	34
2.2. Методы исследования.....	35
2.3 Методы статистической обработки данных.....	42
ГЛАВА 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	44
ГЛАВА 4. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ХОМЯКА РАДДЕ В УСЛОВИЯХ СОКРАЩЕНИЯ ПОСЕВОВ ЗЕРНОВЫХ НА ХУНЗАХСКОМ ПЛАТО.....	48
4.1. Ареал и систематический статус.....	48
4.2. Современное состояние и условия обитания хомяка Радде в районе исследования.....	51
4.3. Современное состояние и условия обитания хомяка Брандта (<i>Mesocricetus brandti</i>) в Дагестане.....	59
ГЛАВА 5. ОСОБЕННОСТИ ХАРАКТЕРА ПРОТЕКАНИЯ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ ХОМЯКА РАДДЕ И ДРУГИХ ВИДОВ ХОМЯКОВ.....	63
5.1. Особенности спячки хомяков Радде и Брандта.....	63
5.2. Изменения массы тела и особенности использования зимних запасов.....	80
5.3. Запись зимней спячки на резцах.....	85
ГЛАВА 6. СУТОЧНАЯ И СЕЗОННАЯ АКТИВНОСТЬ ХОМЯКА РАДДЕ.....	93
6.1. Суточная активность хомяка Радде в 90-х г. и в 2010-2014 гг.	93
6.2. Суточная активность хомяков в лабораторных условиях.....	107
ГЛАВА 7. ХАРАКТЕР ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ <i>M. RADDEI</i>	114
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	127
ВЫВОДЫ.....	128
СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ.....	129
БЛАГОДАРНОСТИ.....	130

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	131
СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ	174

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 исследовать изменения экологии конкретных видов в ответ на трансформацию среды, чтобы оценить перспективы их сохранения и выживания в будущем.

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 свою численность (Lidicker, 1989). К их числу относятся и такие широкоареальные 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 видов и обеспечивает более полную картину их биологии. 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).

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*), т.к. специальных исследований не проводилось. Эти данные очень важны для получения полной картины экологии средних хомяков. В отличие от обыкновенного хомяка, они населяют горные территории, где многие абиотические условия и фенология растительности кардинально отличаются, что не может не отражаться на особенностях зимней спячки. В связи с этим в данной работе этому аспекту экологии хомяка Радде будет уделено особое внимание.

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

Для достижения данной цели были поставлены **следующие задачи**:

1. Провести анализ современного состояния популяции хомяка Радде в Горном Дагестане в связи с изменениями в сельском хозяйстве на рубеже

XX-XXI вв.

2. Изучить особенности и характер протекания зимней спячки хомяка Радде в естественных условиях.
3. Выявить динамику суточной и сезонной активности хомяка Радде в современных условиях землепользования.
4. Изучить характер использования пространства у хомяка Радде в современных условиях землепользования.

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

Теоретическая и практическая ценность работы. Проведенное исследование расширяет наши представления о характере ответных реакций видов-агрофилов на изменения режима землепользования. Выявлен тип суточной активности и характер использования пространства хомяком Радде при различных уровнях кормообеспеченности и плотности популяции. Разработанные методики регистрации активности, описания пространственной структуры и зимней спячки могут быть использованы для комплексных исследований экологии зимоспящих видов грызунов, для разработки 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 семеноядных зимоспящих видов 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. В связи с этим он особо чувствителен к изменению внешних условий и к калорийности потребляемых кормов, необходимых для накопления жира и создания запасов, используемых им в весенний период.

2. Радикальное изменение культуры земледелия в Горном Дагестане (в том числе, соотношения злаковых и овощных культур) качественно ухудшило условия жизни хомяка Радде (сократилась численность), что повлекло за собой, для компенсации утраченных ресурсов, изменение ряда биологических показателей: бюджета двигательной активности, характера использования территории и др.

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 19 печатных работ, из них 7 – статьи в рецензируемых отечественных и зарубежных журналах, рекомендованных ВАК и 12 – тезисы и материалы всероссийских и международных конференций.

Личный вклад автора. Автор принимал личное участие в проведении

экспериментальных исследований в естественной среде обитания и в лабораторных условиях, включая подкожное чипирование животных для изучения суточной активности и использования пространства; изготовление коробов для зимней спячки; проводил внутрибрюшинную имплантацию термонакопителей и их извлечение, статистическую обработку и анализ полученных данных. Анализ резцов проведен д.б.н. Г.А. Клевезаль, за что автор выражает ей глубокую благодарность.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 177 страницах и состоит из 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 40 рисунками. Список литературы включает 402 наименования, 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 глобального сокращения 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 ключевым 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, 2006; Омаров, 2008).

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

До конца прошлого столетия охране мелких млекопитающих не уделялось должного внимания, и это несмотря на то, что приблизительно 42% всех видов млекопитающих в мире - грызуны, насчитывающие около 2270 видов (Wilson, Reeder, 2005). Однако обзор состояния грызунов показал, что некоторые виды, которые были в изобилии и даже воспринимались как вредители, либо стали редкими, либо резко сократили свою численность (Lidicker, 1989). Причем далеко не всегда в категорию уязвимых попадают экзотические редкие виды грызунов с узкими ареалами. Такие распространенные виды, как европейский суслик, полевка-экономка, обыкновенный хомяк и даже черная крыса, попали в преввую десятку уязвимых видов грызунов Европы (Pucek, 1989). Около 40% известных видов грызунов были включены в Красную книгу СССР (Orlow, 1989). Ряд ранее широко распространенных видов в результате реализации программ по борьбе с вредителями попали 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), обыкновенный хомяк (Kayser, Stubbe, 2000; Monecke, 2013; Surov et al., 2016) и др.

Не меньшие проблемы возникли и у такой, казалось бы, благополучной экологической группы грызунов как агрофилы. 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 сокращают численность. Причиной этого может быть изменение технологии и структуры сельского хозяйства, приводящего к смене посевов традиционных для данной местности сельскохозяйственных культур на новые, как правило, менее калорийные, что в свою очередь приводит к ландшафтной фрагментации среды (Ulrih, Kayser, 2004; Meinig, Voue, 2009; Weinhold, 2009). Кроме того, есть и многие другие угрозы, с которыми сталкиваются виды, обитающие на сельскохозяйственных угодьях, включая воздействие пестицидов (Brühl et al., 2013; Lenhardt et al., 2014; Millot et al., 2017), механизацию (Stowe et al., 1993; Müller et al., 2005) и гомогенизацию ландшафта за счет посевов монокультур (Benton et al., 2003; Wilson et al., 2005). Это приводит 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), защитных условий и усиление пресса хищников (Benton et al., 2003; Wilson et al., 2005), изменение 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 на стерне 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 - достаточно 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 от пустынь до высокогорий. Среди важнейших факторов, определяющих характер распространения и выбор местообитаний наиболее изученным видом обыкновенным хомяком, выделяют структуру почвы, главным образом ее 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 обыкновенного хомяка (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 многих видов являются посевы сельскохозяйственных культур. Это было показано на следующих видах: 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 aurarus*) (Gatterman, 2001; Fritzsche, 2008) хомяк Ньютона (*Mesocricetus newtoni*) (Namar, 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. Численность многих видов хомяков в агроландшафтах, 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 Эверсмманна (*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 Эверсмманна 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 60-70 гг. прошлого века, отмечался присущий хомякам стабильный тип динамики численности (Petzsch, 1952; Eibl-Eibesfeldt, 1953; Samosh, 1972; Gorecki, 1977), то за последние 50 лет ареалы 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, 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). Также 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). Также 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). 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 к сокращению численности обыкновенного хомяка в Западной Европе из-за не достаточности витамина В3, который необходим для репродукции (Tissier et al., 2017).

Во многих работах 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 и осенью, когда начинается сбор урожая (Kayser et al., 2003; Out et al., 2011). Показано увеличение численности хомяков внутри огороженной территории по сравнению с неохраняемой (La Haue, 2005). В некоторых странах Европы для сохранения обыкновенного хомяка приняты специальные программы. Например: в Германии введены ограничения на использование пестицидов, сроки сборов урожая, фонды выделяют финансовую помощь фермерам, если на их территории замечены хомяки (Nechay, 2000; Kayser, Stubbe, 2002; Matysek, 2013). В Голландии сельскохозяйственные работы (выращивание пшеницы, ячменя, люцерны и т.д.), направлены на сохранение популяции обыкновенного хомяка (Out et al., 2011). Во Франции также действует программа по защите и восстановлению обыкновенного хомяка (Losinger, Petiteau, 2004; Medde, 2012; Villemey et al., 2013). Наиболее эффективными мерами по его восстановлению во всех странах Европы считается сохранение осенью необработанных участков на полях злаковых культур (Stubbe et al., 1997; Backbier et al., 1998; Kayser, Stubbe, 2002).

Исследования на некоторых других видах грызунов показали, что слабый растительный покров также негативно влияет на численность (Kayser et al., 2003).

Например, исследования, проведенные на дневной песчанке (*Psammomys obesus*), показали, что тактика поиска кормов самками отличалась между двумя средами обитания: с плотными высокими кустарниками (с высоким процентом покрытия) и открытой террасой (Tchabovsky et al., 2001). С уменьшением урожая грызуны вынуждены преодолевать большие расстояния, что в свою очередь приводит к их более легкому обнаружению на убранных полях хищниками (Toland, 1987; La Haye et. al., 2010).

Хомяки часто становятся добычей хищников, таких как обыкновенная ласка (*Mustela nivalis*), 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 на них охотятся канюк (*Buteo buteo*), красный коршун (*Milvus milvus*), кайт (*Milvus migrans*) и филин (*Bubo bubo*) (Grulich, 1980; Stubbe et. al., 1997; Kayser, Stubbe 2003; La Haye, 2005). В список потенциальных хищников можно также добавить собак и домашних кошек.

Эффекты сельскохозяйственного управления могут быстро изменить условия жизни грызунов. Знание таких регуляторов является решающим для сохранения исчезающих видов (Macdonald et al., 1999). Как уже говорилось выше, снижение высоты растительного покрова (или уборка урожая) может увеличить смертность от хищников. Кроме того, снижение высоты растительного покрова снижает доступность кормов, и может поставить под угрозу зимние запасы и, соответственно, выживание в зимний период у обыкновенного хомяка (Kayser et al., 2003; La Haye et al., 2010). Кстати, аналогичные закономерности найдены и для других видов грызунов – пенсильванской полевки (*Microtus pennsylvanicus*) и горной полевки (*Microtus montanus*) (Jacob, 2008).

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 других 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 влиянием 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 всех хомяков 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, Zaytseva et al., 2020), *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: нажировка 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 регуляции их популяций, т.к. это предполагает, что такие популяции выводятся из под влияния кормового фактора т.к. 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 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 происходят 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 наживки 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 ее нарастание.

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 (*Spermophilus undulatus*) 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 детенышей выживает (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*) (Bouma 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 (*Erinaceus roumanicus*) (Рутовская и др., 2019). Отсутствие

зимней спячки было показано у серого хомячка (*Cricetulus migratorius*) (Ушакова и др., 2012). Круглогодичная активность, прерываемая кратковременными торпорами, характерна для 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. Суrowым с соавторами (2019) было показано, что обыкновенные хомяки, обитающие в городских условиях, проводят в гипотермии меньше времени по сравнению с обитающими в других биотопах; и предполагается, 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), которые показывают 3 – 4 дневные периоды гипотермии, но с достаточно продолжительным временем в нормотермии.

Одновременно с термолонггингом ход зимней спячки можно выявить и по «записи» на поверхности резцов животных. В настоящее время подтвержден 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, Ruckman, 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 адаптированы к экологической нише конкретного вида.

В целом сформулировалось 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 данных говорит 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-Никифоров, Формозов, 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 довольно плохо (Daan, 1984), но суточные ритмы привлекли к себе значительное внимание специалистов по циркадным часам (Rusak, Boulos, 1981).

В отличие от литературных данных, описывающих механизмы, лежащие 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. 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 (Mrosovsky, 2003; Dunlap et al., 2004; Gattermann, 2008; Fritzsche, 2009; Simeonovska-Nikolova, Dekov, 2013). 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, поскольку 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 активны 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, главным образом, чтобы снизить давление хищников (Halle, 1993; Moreno et al., 1996; Levy et al., 2012; Gerkema et al., 2013; Van der Vinne et al., 2015). Фенн и Макдональд (1995) наблюдая за суточной активностью серых крыс (*Rattus norvegicus*) обнаружили, что они были активны в течение дня, чтобы избежать нападения активных в ночное время 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, активность сместилась на более светлое время суток (Kitchen et. al., 2000). Таким образом, выживаемость зимоспящих животных в летний активный период зависит, как от их способности избегать хищников, так и от количества времени, проведенного в поле для наживки и запасания кормов (Sih, 1980; McNamara, Houston, 1987; Lima, Dill, 1990). Животные сталкиваются с дилеммой,

в которой 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 одновременно решить свои энергетические проблемы. Так, для большинства мелких млекопитающих активность дневная с тем, чтобы избежать пресса хищников (Halle, 1993; Moreno et al. 1996; Gerkema et al. 2013). При необходимости, например, в ответ на дефицит кормов или действие других факторов, возможны и временные изменения суточной активности (Roll et al. 2006; Van der Vinne et al., 2014; Bennie et al., 2014). В целом, многим млекопитающим свойственна большая пластичность и лабильность ритма активности, что позволяет им приспосабливаться к меняющимся условиям среды и обеспечить наилучшую выживаемость.

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 хомячков намного сложнее и чувствительнее к факторам окружающей среды, чем предполагалось ранее (Fritzsche, 2008; Gatterman et. al., 2008).

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 (Ралль, 1941; Eibl-Eibesfeldt, 1953; Aschoff, 1973; Nehay et. al., 1977; Веревкин, Миронов, 1984; Gattermann, 1984; Refinetti, 1992; Wollnik, Schmidt, 1995; Mrosovsky, 1998; Wynne-Edwards, 1999; Smale et al., 2003; Weinert, 2009).

Один из классических видов млекопитающих, используемых для

исследования ритмов активности, является сирийский хомяк (*Mesocricetus auratus*). В то время как, в лабораторных условиях для сирийского хомяка характерна ночная форма активности (Gattermann, 1983; Refinetti, 1992; Mrosovsky, 1998; Gatterman et al., 2008), в дикой природе самки были активны исключительно в дневное время, а самцы - в течение 24 - часового периода (Weinert et al., 2001; Johnston, 2005, 2006). 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 нападений хищников и потенциальный тепловой стресс.

Объясняя различия между активностью животных в природе и в неволе Леви с соавторами (2007) обнаружили, что лабораторные золотые колочие 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 различается 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 (Decoursey, 1964; Ashby, 1972; 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 (Smale et al., 2003; Morgan, 2004; Calisi, Bentley, 2009). 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).

Для различных видов хомяков показаны 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, когда он находится глубоко в норе, куда не поступает информация о времени. Тем не менее, в начале весны возобновляется его репродуктивная система, которая была неактивной в течение всей зимы, 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 (Телицына и др., 1998; Monecke, Wollnik, 2004a; Ziomek et al., 2011). А по данным других авторов обыкновенным хомякам в большей степени свойственна ночная форма активности (Górecki, 1977; Berdyugin, Bolshakov, 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, Шиляева, 1965; Wendt, 1989a). Кроме того, 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, активен 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), у этого вида не выражена определенная картина активности, он встречается на поверхности в течение всего дня.

Хомяк Радде по данным С.И. Огнева (1924), Л.Б. Беме (1925), Н.Н. Дюкова (1927) и М.Г. Яковлева и др. (1954), считается сумеречным животным. К.З. Омаров (1995), наблюдая за хомяком Радде в августе показал бимодальную картину активности с пиком в утренние и вечерние часы. Таким образом, до сих пор нет четкой картины суточной активности хомяка Радде в разные сезоны года. 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 необходимы целенаправленные исследования этого параметра, 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.

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 для понимания 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 изучение 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 высокую плотность, превышающую 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 внутривидовой фактор, который активно регулирует плотность через ингибирование размножения и увеличение 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).

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 (Суров 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 полевым (Никитина, 1971). Самая дальняя точка от норы, на которую отходили забайкальские хомячки - 140 м (Соколова и др., 1989), 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; Reichstein et al., 1960).

Объект нашего исследования хомяк Радде (*Mesocricetus raddei avaricus* Ognev et Neptner, 1927), относящийся к роду средних хомяков. В работе К.З Омарова (1995) показано, что хотя хомяку Радде присущи 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 в 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) культурами. 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 выяснение того, как хомяк Радде сотни лет назад адаптировавшийся к существованию в агроценозах и достигавший здесь предельно высоких плотностей сохранил способность функционировать при отсутствии этих условий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Место и время 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 ареалов во Внутреннегорном и Горном Дагестане в 2009-2018 гг. были проведены 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 $42^{\circ} 40' 30''\text{N}$, $46^{\circ} 37' 55''\text{E}$, высота 1680 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 ЕУ использовали метод термологгинга, совмещенный с методом выявления «зоны спячки» на резцах. Для наглядности возможных социальных контактов между хомяками внеоры 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 1990-е годы встречались хомяки: естественные луга, сельскохозяйственные 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 1,0 га.

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

На сельскохозяйственных 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 30 м на 350 м.

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 особи и вживили в им внутрибрюшинно радиопередатчики (Чунков и др., 2013). Через день мы выпустили их в свои норы и визуально отслеживали затем в течение нескольких суток все передвижения с помощью приемников, 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 также использовалась радиотелеметрия (Омаров, 1995).

Метод повторных отловов. При мечении животных применяли: 1) жестяные ловушки с двумя падающими шиберами, которые настораживаются на подвижном коромысле, соединенном с подвижным дном ловушки, 2) железные пружинные живоловки (вьетнамки), 3) выливание животных из нор. В качестве приманки использовали семечки, морковь и корки хлеба с подсолнечным маслом. Хомяки ловились на все приманки примерно одинаково. Обычно ловушки проверялись 3-4 раза за сутки. В журнале учетов для всех отловленных хомяков регистрировали массу тела, возраст и половую принадлежность. Всех отловленных животных метили путем ампутацией фаланг пальцев по определенной системе и выпускали около норы.

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

Это метод подробно изложен 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» (Чунков и др., 2013).

«Таким образом, система позволяла одновременно и дистанционно наблюдать за перемещением, внеуровневой активностью и социальными взаимодействиями всех меченых чипами особей в поселении. В том 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 внеуровневой 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 случаи, когда хомяк отсутствовал в норе больше 30 минут.

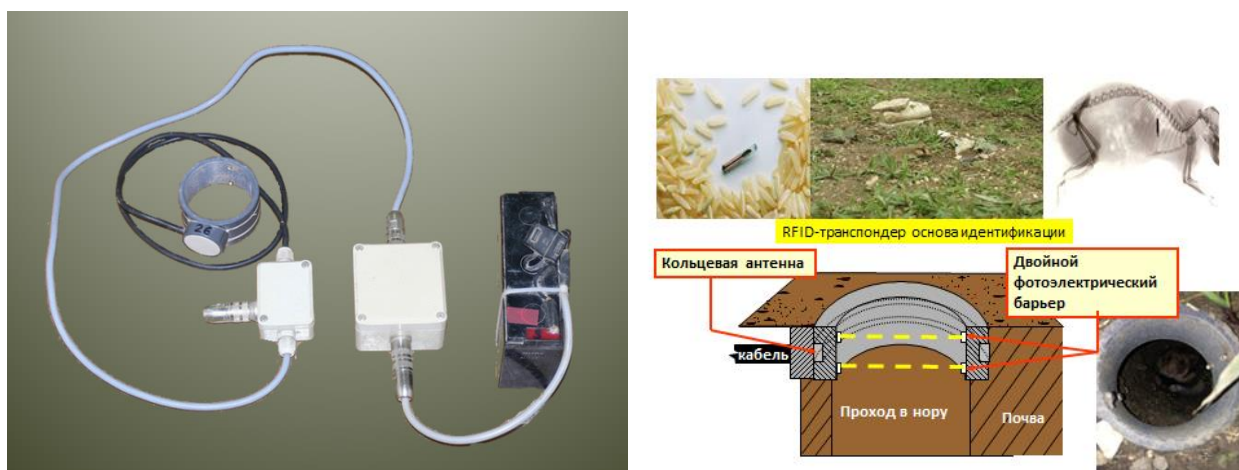


Рис. 2. Схема работы метода идентификации животных в поле.

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 1,5 г. 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 этого прооперированные особи с датчиками в течение нескольких дней содержались в отдельной клетке до полного восстановления после операции. 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 групп 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 который в последующем выпускались хомяки перед залеганием в спячку. Короб был вкопан в землю так, что 30 см его высоты оставалась на поверхности. Внутри короба был поставлен домик с запасом корма. Таким образом, хомяк не мог покинуть пределы клетки и впадал в спячку внутри клетки. Такой вариант эксперимента мы провели четыре раза и во всех случаях хомяки благополучно выходили из спячки (2 самца и 2 самки). В одном случае термонакопитель дал сбой, и удалось прочитать только начальный этап спячки. В другом случае, в июле 2010 года на НЭБ Черноголовка, мы выпустили четырех хомяков в вольер 400 м^2 . Впоследствии удалось изъять одного самца и снять полностью данные с термологгера.

В ЕУ мы провели этот эксперимент четыре раза, но не смогли весной вновь поймать хомяков с термодатчиками. У 4 особей был проанализирован 78 период гипотермии на длительность пребывания животных при температуре тела в диапазоне от 1 до 28°C . Началом остывания считали момент, когда температура тела начинала устойчиво понижаться не менее чем на 0.05°C за 20 мин, а началом разогрева, когда температура тела начинала подниматься со скоростью не менее 0.05°C за 20 мин. В аналогичных условиях для сравнения 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 ($42^{\circ}33'17''$ с.ш., $46^{\circ}42''$ в.д., высота 1695 м н.у.м.) и 2 хомяков из агроландшафтов с. Мочох ($42^{\circ}40'3''$ с.ш., $46^{\circ}37'55''$ в.д., высота 1680 м н.у.м.) Хунзахского р-на Республики Дагестан, которые у нас ушли в спячку в жестяном коробе с термонакопителями. Один хомяк (№ 3) 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 изъят, и 5 июня 2017 г. хомяка умертвили» (Клевезаль, Чунков и др., 2018).

Второго самца с термонакопителем с июля 2010г. содержали в ЕУ в огороженном полигоне размером 400 м² на научной экспериментальной базе ИПЭЭ РАН «Черноголовка» Московской области. 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 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 мкм. 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» в июле получены паттерны активности хомяка Радде. Исследования проводились на самцах и самках разного возраста пойманных в 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 60 см и длиной 1 м. 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 зависимых 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). Также с использованием дисперсионного анализа (ANOVA) мы проанализировали данные по посещению нор хомяками в течение всех месяцев, на протяжении которых они были активны на поверхности (фактор влияния числа посещающих нор хомяков и месяц).

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 = 10, 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 ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

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. Исследования проводились на межевых склонах террас, которые предпочитают хомяки в связи с составом кормов и более выгодным расположением нор по сравнению с сельскохозяйственными 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 (1700 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 $-0,7^{\circ}\text{C}$, а самый холодный месяц – январь ($-2,8^{\circ}\text{C}$). В марте и в апреле температура держится на уровне $2,4 - 6,3^{\circ}\text{C}$, в мае среднемесячная температура составляет $12,5^{\circ}\text{C}$. К этому времени, приурочен выход хомяков из спячки. Средняя температура в июне и июле, когда проводились основные наши полевые наблюдения составила $16,1^{\circ}\text{C}$, с минимумом $5,5^{\circ}\text{C}$ и максимум $28,0^{\circ}\text{C}$. Постепенно снижаясь среднемесячная температура в октябре составила $5,8^{\circ}\text{C}$, (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 (горнолуговые черноземовидные). Генезис этих почв обусловлен двумя типами явлений: естественными процессами денудации, включающими перемещение и накопление материала в результате обваливания, осыпания, смыва и антропогенными, включающие искусственно направленное человеком движение 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 (Агаларов, 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)» (Агаларов, 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 основными 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 сокращается: 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 сельскохозяйственных полях до 2005 года по всему горному Дагестану сажали посевами 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 накопить жир 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 отразились на состоянии популяции хомяка Радде.

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

1.1. 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 (Hamar, Shutova, 1966; Yigit et al., 2006; Neumann et al., 2017) (рис. 5). Все эти виды в большей или меньшей степени привязаны к сельскохозяйственным полям (Hamar, Schutowa, 1966; Омаров, 1995; Gattermann, et al., 2001; Yigit et al., 2006; Neumann et al., 2017; Омаров, Чунков, 2019).

Наибольший географический ареал 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.

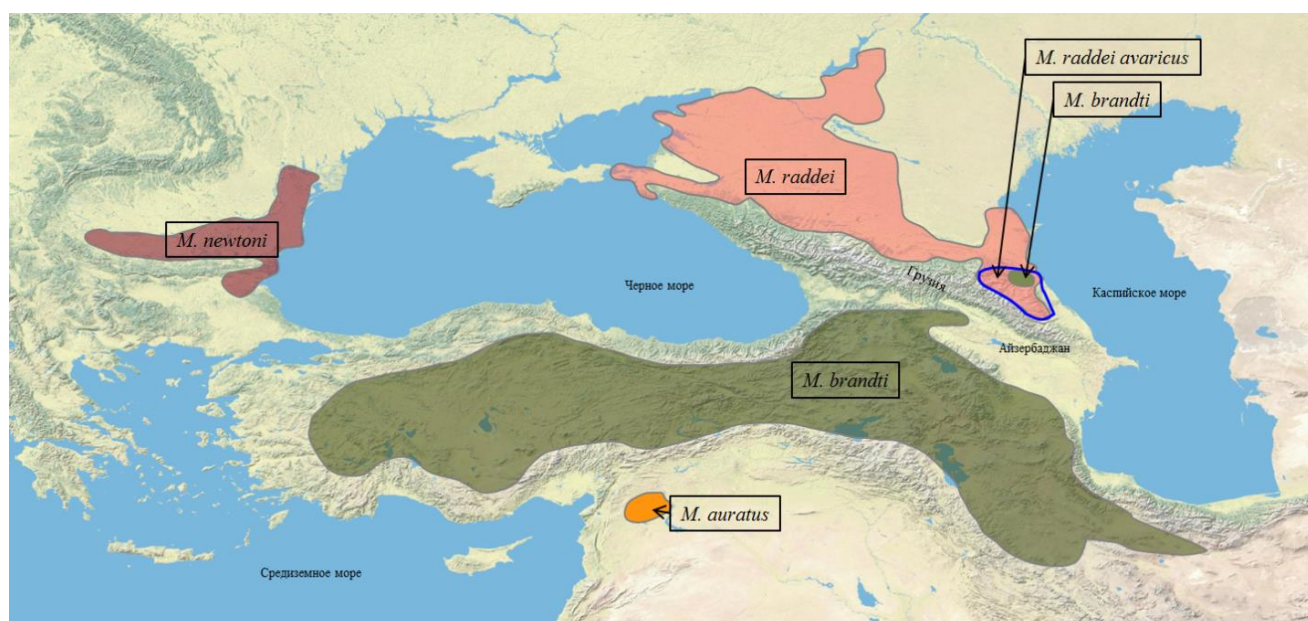


Рис. 5. Распространение хомяков рода *Mesocricetus* в палеарктическом регионе (по Neumann et al., 2017).

На основе данных анализа ДНК род *Mesocricetus* делится на две основные группы. К одной из них относятся *M. raddei* и *M. auratus*, а ко 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 диплоидное число 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 более мелкий - *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 внешнего вида, но в настоящее время предполагают, что это все же один вид, без разделения на подвиды (Neumann et al., 2017). *M. r. nigriculus* генетически очень близок *M. r. avaricus*. Незначительные морфологические различия между двумя «подвидами», вероятно, являются результатом экологических адаптаций. Маленький по размерам *M. r. nigriculus* встречается на низменности, тогда как *M. raddei avaricus* приурочен к горным районам в центральной части Дагестана (Yigit et al., 2006).

На территории Дагестана род *Mesocricetus* представлен двумя видами - *Mesocricetus raddei* Nehring, 1894 и *Mesocricetus 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. 6.). 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; 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. Так в июне-июле здесь представлено богатое разнотравье 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).

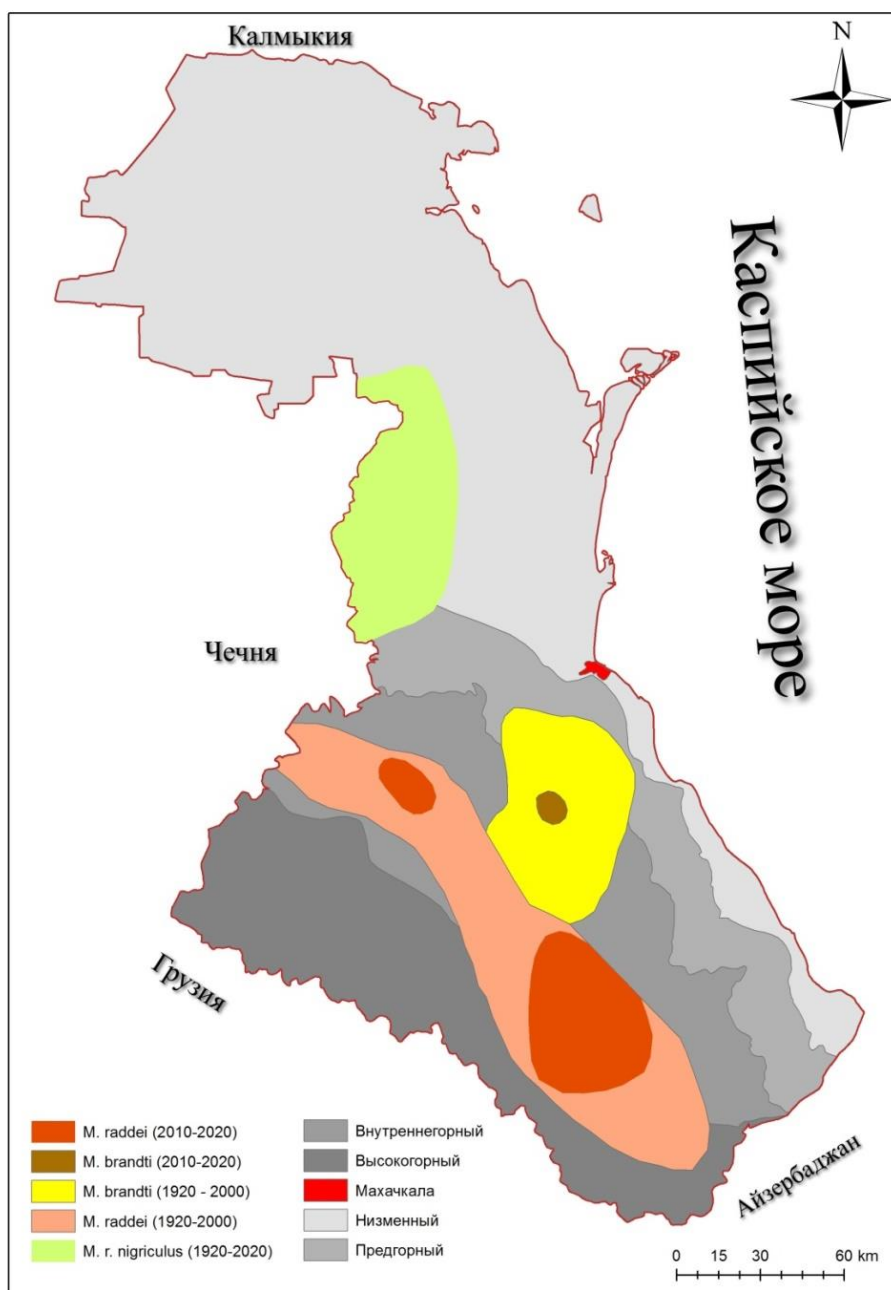


Рис. 6. Распространение хомяков рода *Mesocricetus* в Дагестане, (по данным Л.Б. Беме, 1925; Н.Н. Дюков, 1927; Лавровский, Колесников, 1956; К.З. Омаров, 1995; наши данные).

1.2. 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, характерна 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 ограниченный, в отличие от горных подвидов, 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 в 90-е г. на небольшие наделы посевов зерновых, которые не связаны между собой. 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 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 – с. Харахи и с. Гонох (табл. 2). Все это привело к тому, что некогда сплошной ареал хомяка Радде в Хунзахском районе стал фрагментированным, а его 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.).

Одновременно сократился и спектр населяемых 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 нажироваться и сделать зимние запасы.

Таблица 2. Изменение встречаемости и численности 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.

Поэтому на с/х полях норы единичны, а обследование естественных биотопов, где раньше встречались хомяки показало, 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).

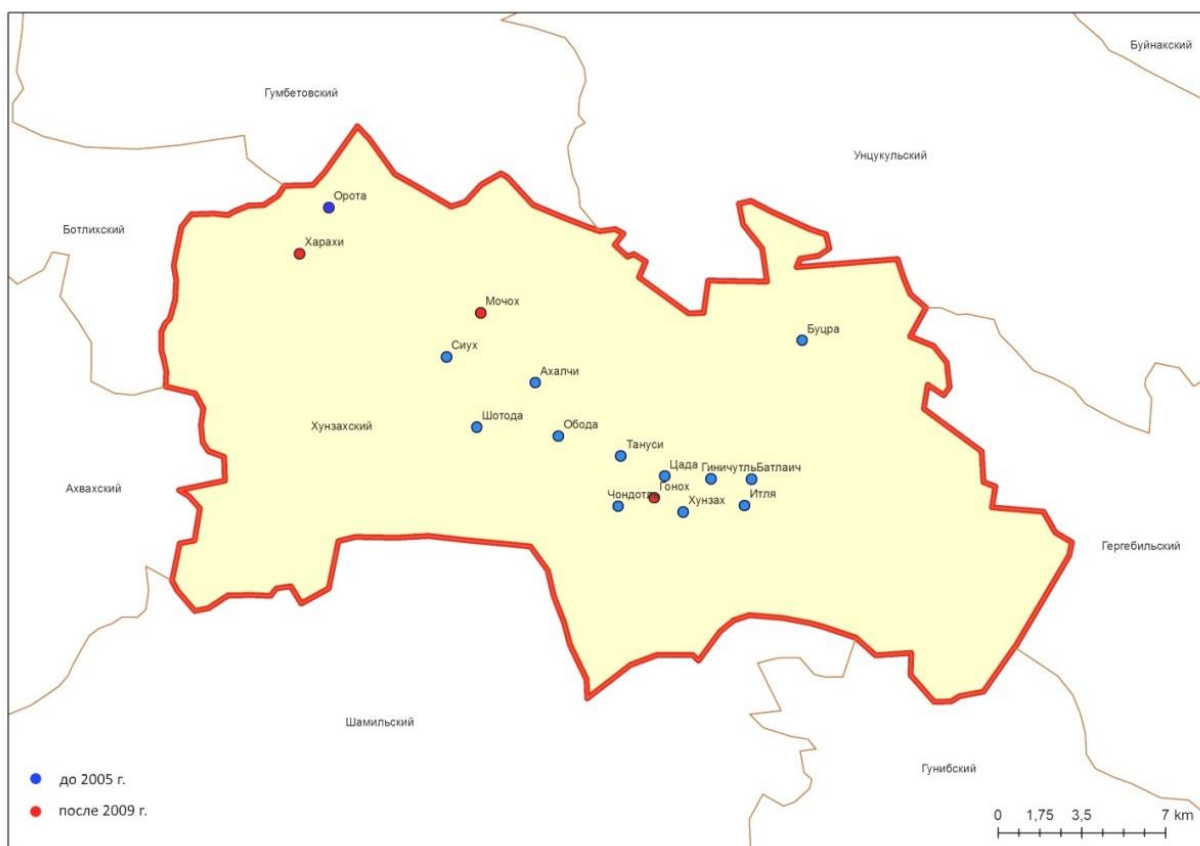


Рис. 8. Карта-схема расположения населенных пунктов Хунзахского района, где хомяк Радде был обычен до 2005 года и где встречается в 2009-2018 годы.

«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 ые луга	1,7 ± 0,41	0	---	0	2,3 ± 1,7	0

¹Дано по Омарову К.З (1995). ²Дано по архивным данным СПК Мочохская и Хосрехская, с. Мочох и с.Хосрех; ³По 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 в Кулинском районе 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 с. Кули и с. 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 хомьяка 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 (ANCOVA) показал, что доля зерновых сильно и положительно влияет на численность хомьяка (рис. 9; $F_{1,10} = 15.5.$, $p = 0.003$).

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

Период (N)	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, $p < 0.00001$

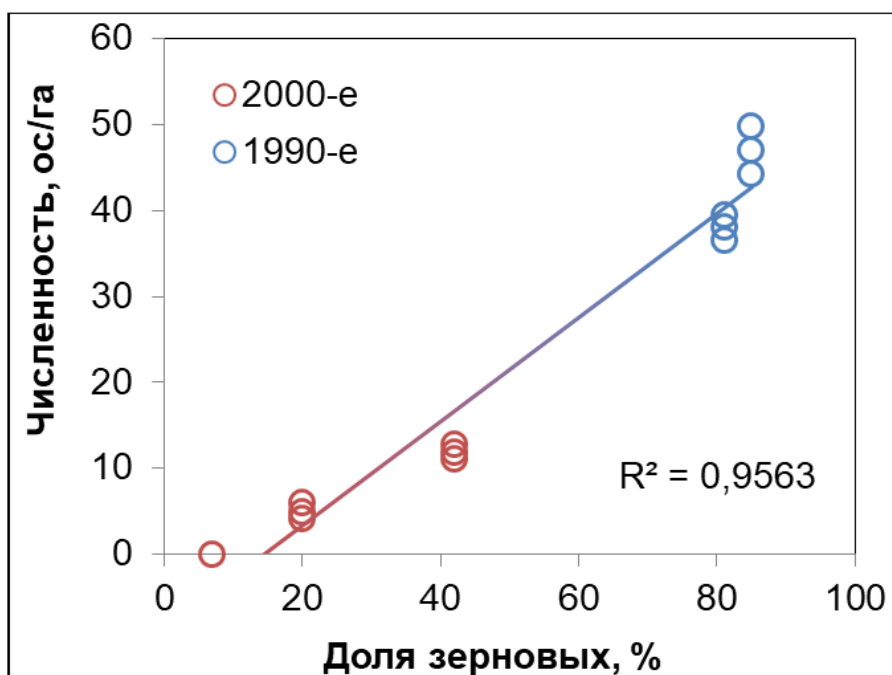


Рис. 9. Численность хомяка Радде в разные периоды (1990-е и 2000-е годы) и в зависимости от доли посевов зерновых.

1.3. 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 хомяка 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 являются станциями 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. Агрорландшафты 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) характерен для 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 параметрами (продолжительность нормы и гипотермии) зимней спячки животных (Петровский и др., 2008). Насколько произошедшие изменения в характере землепользования и соответственно в кормообеспеченности могли отразиться или не отразиться на этом процессе 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 6 особях в лаборатории (см. 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 живленным термонакопителем зафиксировано 6 эпизодов гипотермии. К сожалению, в 2009 г. практически все животные погибли, когда температура окружающей среды снизилась до -6°C .

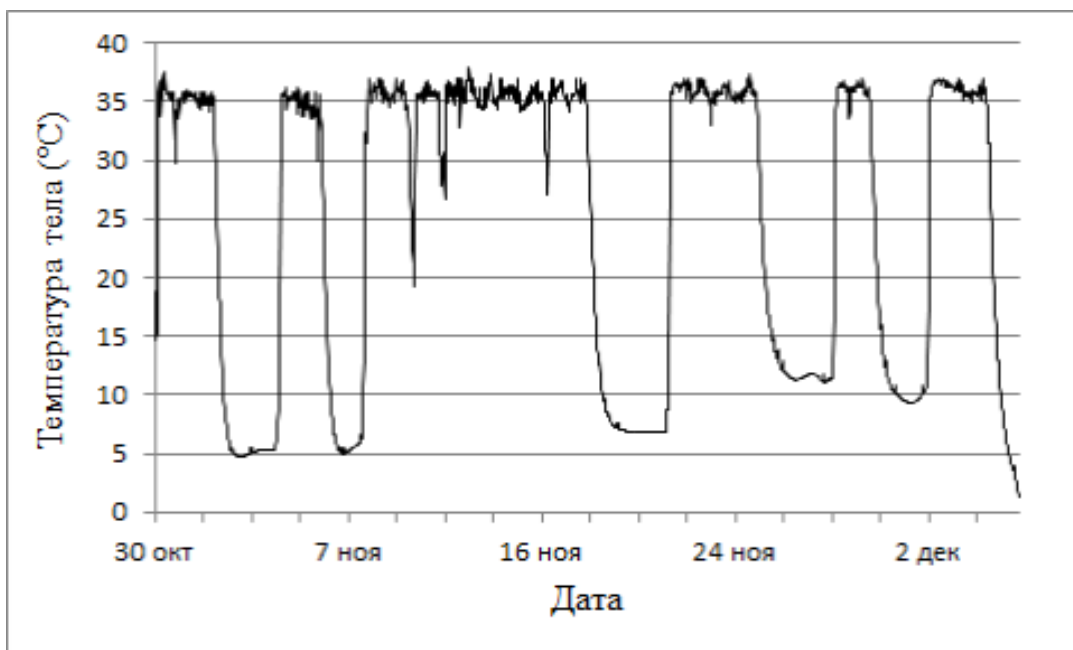


Рис. 12. Динамика температуры тела самца хомяка Радде № 14 в течение периода спячки в лаборатории.

К сожалению, аналогичная ситуация в 2019 г. произошла и с 5 особями хомяка Брандта, которые находились в клетках в гараже и когда в ноябре температура окружающей среды снизилась до -10°C , они также погибли. Это ясно показывает, что, подобно другим гибернаторам (Buck, Barnes, 2000; Heldmaier et al., 2004), хомяки способны реагировать на внешние стимулы во время спячки. В период зимней спячки температура тела снижается практически до уровня температуры внешней среды, лишь. Животные, уйдя в спячку, не смогли разогреться, так как в природе (в норе) 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 последующие годы нами были проведены наблюдения в условиях, максимально приближенных к естественным условиям (ЕУ). Первые данные по самцу №1 хомяка Радде показали, что с середины августа у него начались периоды гипотермии, которые повторялись вплоть до его гибели (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 температура 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 гибели 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 погиб. За период записи с августа до марта всего зарегистрирован 31 баут спячки (рис. 13).

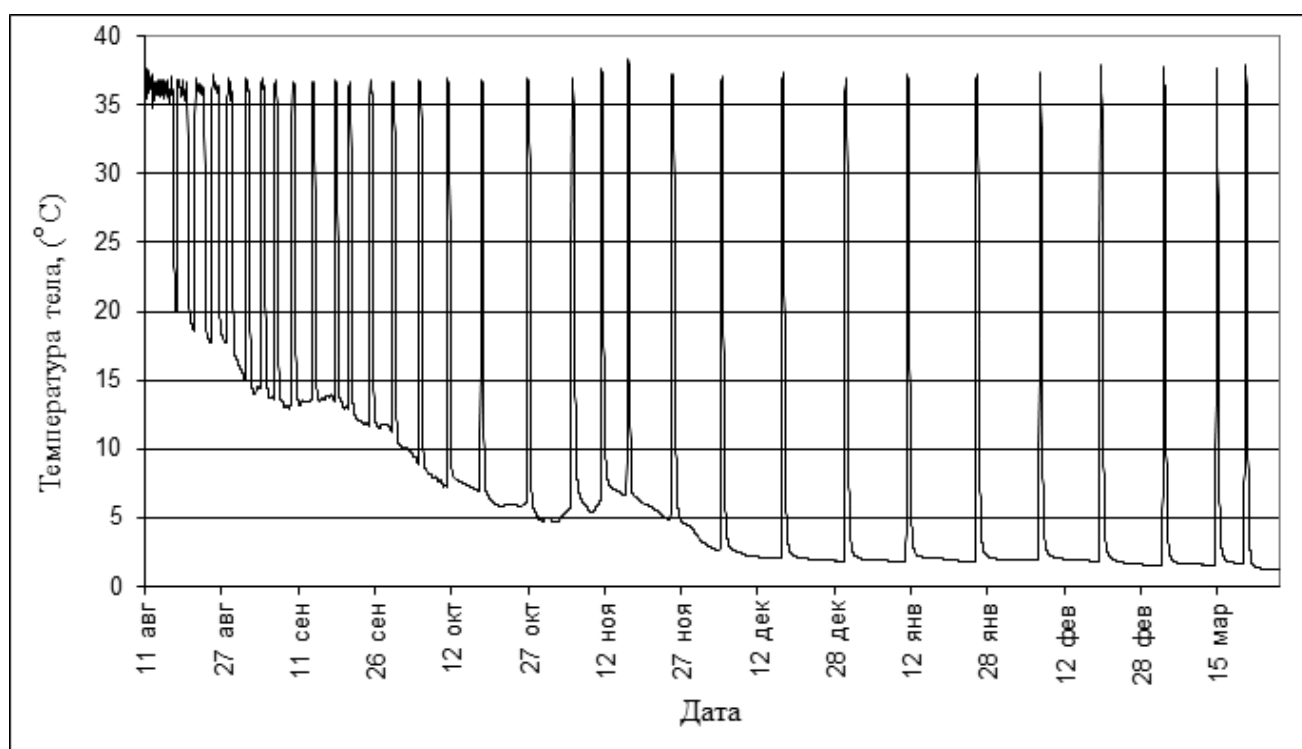


Рис. 13. Динамика температуры тела самца хомяка Радде № 1.

Как мы уже отметили выше, хомяк № 3 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 было 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 него наблюдался первый период гипотермии. С ноября по май у него было 25 периодов гипотермии с понижением температуры до +9°C – +1°C. (рис. 14, №3).

Хомяка №2 выпустили в короб 10 сентября. Как и у хомяка №3 в октябре, у хомяка №2 отмечалось 3 кратковременных падения температуры до 33°C. Число периодов гипотермии у этого самца доходило 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 термонакопителя 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 колебалась от 16°C до 3°C. Заметим, что данные по температуре в норе были получены только для одного случая из четырех и этим объясняется то, что на графиках температура тела хомяков опускалась ниже 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.

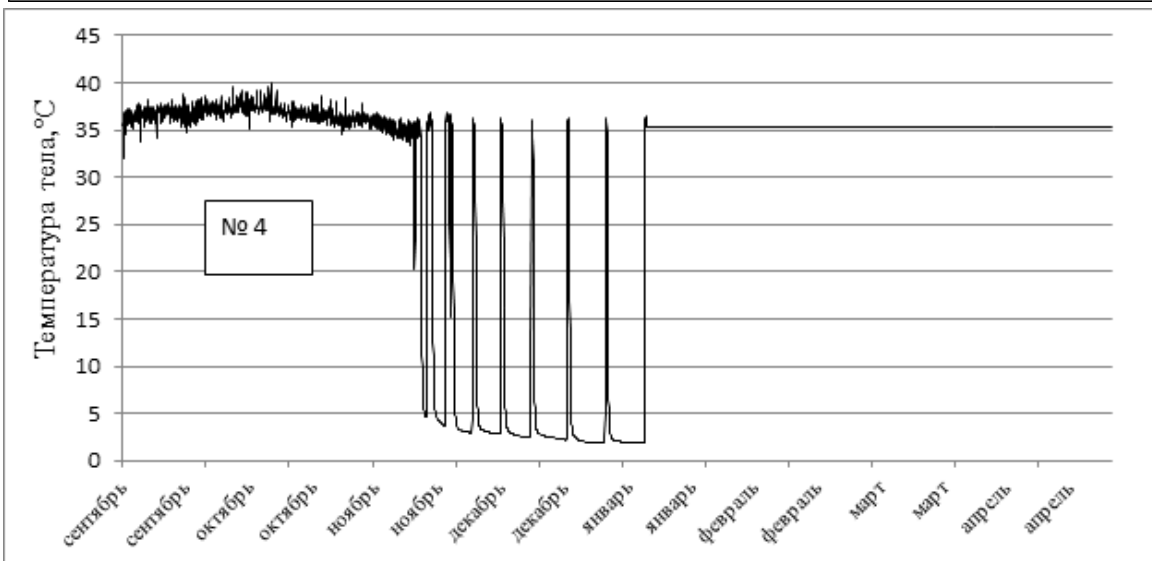
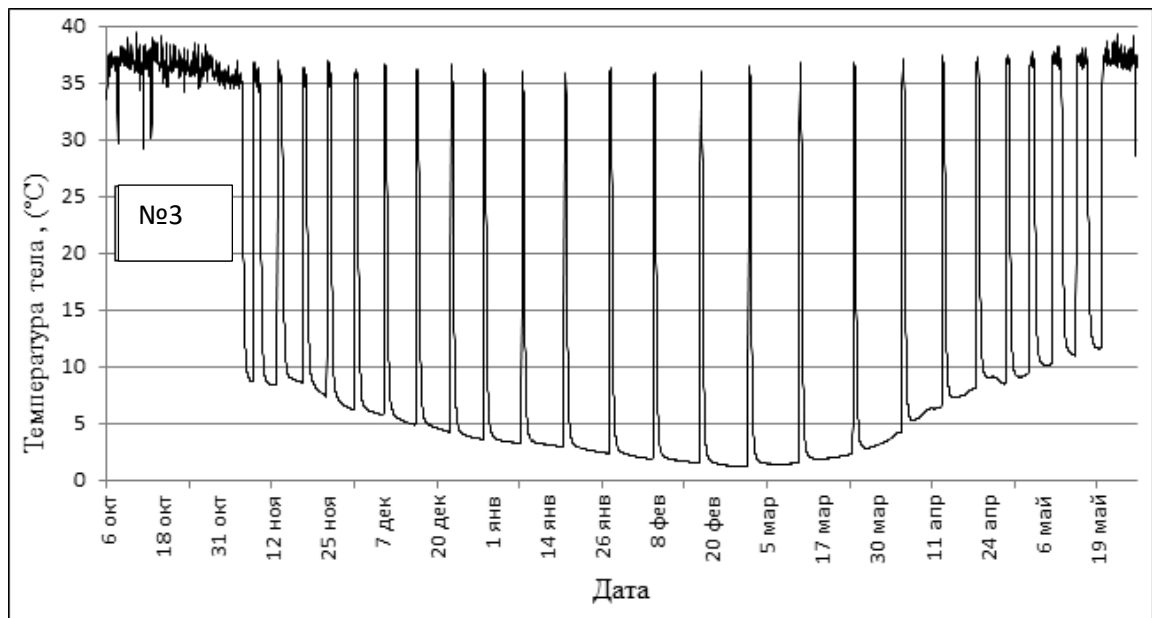
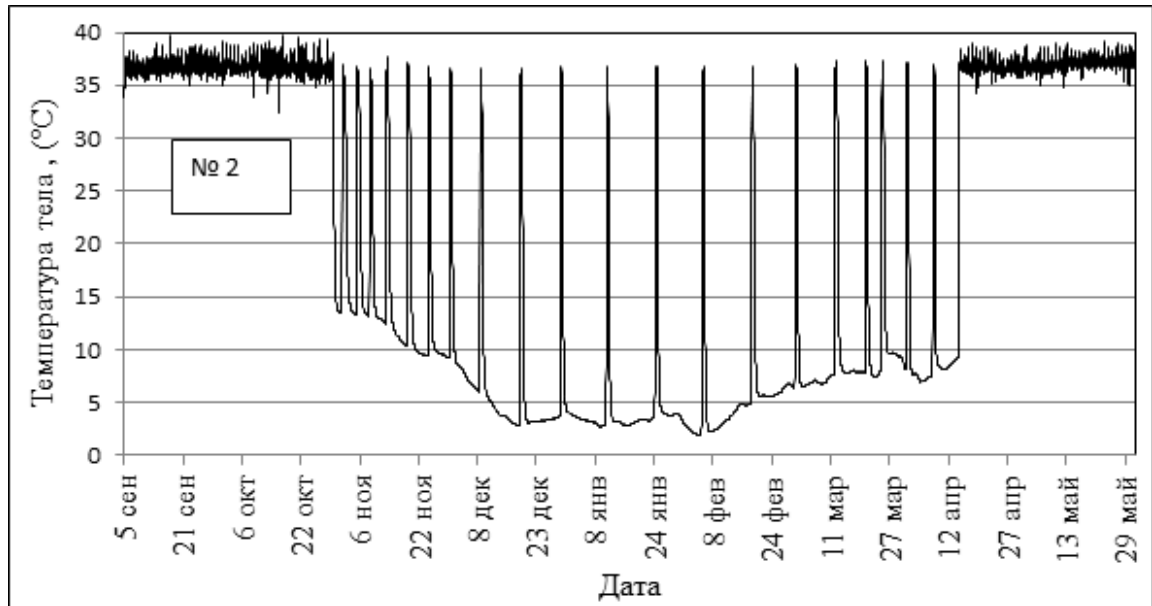


Рис. 14. Динамика температуры тела хомяков Радде №2, №3 и №4 в ЕУ.

Отметим, что с постепенным увеличением времени проведенного в состоянии гипотермии у хомяка Радде наблюдается постепенное снижение времени в состоянии нормотермии (рис. 15). Так, если на начальном этапе время нахождения в нормотермии было 18 - 40 часов, то с увеличением продолжительности гипотермии уменьшалось время нормотермии. Минимальные значения достигались в середине февраля (8 – 12 часов). При этом периоды гипотермии продолжались в среднем 275 ± 14 часов.

С марта начинается постепенное увеличение периодов нормотермии, которые в конце мая могут достигать 70 часов. Средняя продолжительность одного периода гипотермии у хомяка Радде была 166 ± 9 часов (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.

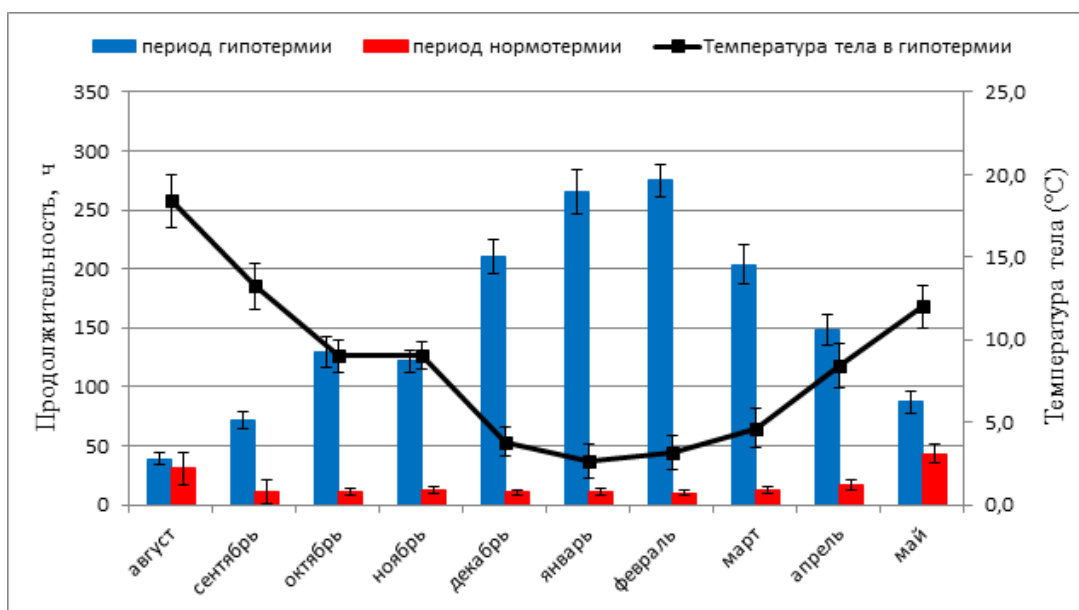


Рис. 15. Длительность периодов гипотермии и нормотермии хомяка Радде (усредненные данные по 4 особям, $n=156$).

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 с поздним запуском хомячков в короба. Как видно на

рис. 16, длительность периодов гипотермии отрицательно коррелирует с температурой тела подопытных животных.

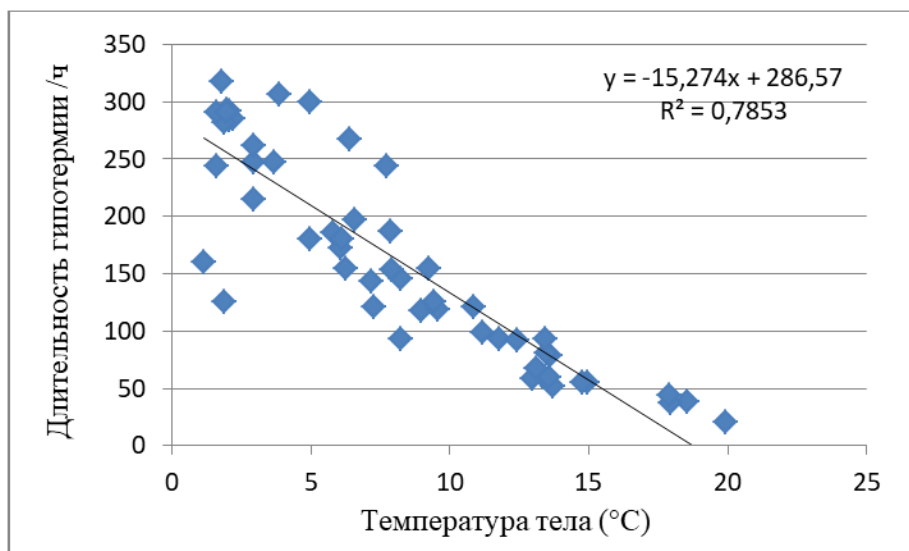


Рис. 16. Положительная корреляция между длительностью периодов гипотермии и температурой тела у хомяка Радде в период зимней спячки (усредненные данные по 4 особям).

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. 17). 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 подъема 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. ($t=15,7$; $n=75$; $p<0,001$).

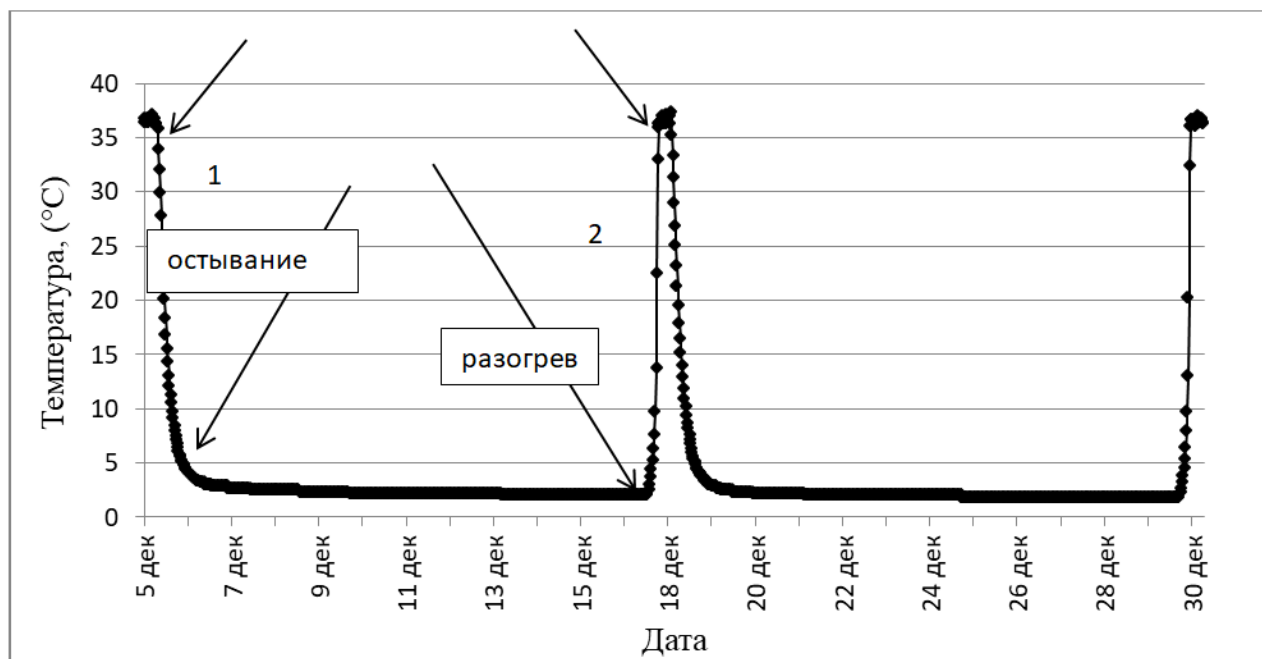


Рис. 17. Периоды гипотермии хомяка Радде. Интервалы с продолжительностью 30 минут отмечены черными точками.

С постепенным понижением температуры тела в баутах у хомяка №3 наблюдается и постепенное снижение температуры в нормотермии (рис. 18). 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 при гипотермии начинала увеличиваться, и соответственно с ним происходило повышение температуры и в нормотермии.

Переломным моментом в физиологии организма и в поведении спящих хомяков становятся в конец марта – начало апреля. В это время происходит учащение спонтанных пробуждений, уменьшение продолжительности баутов сна и увеличение двигательной активности (рис.14).

Выход хомяков из состояния гипотермии, как и переход в состояние оцепенения, связано с подготовительным периодом, которое занимает около двух недель. В течение 7-14 дней предшествующих спячке средняя температура тела животных составляла $36.4 \pm 0.48^\circ\text{C}$ (с разбросом от 35°C до $37,5^\circ\text{C}$), а в течение двух недель после окончания спячки - $37.4 \pm 0.59^\circ\text{C}$ (с разбросом от 36°C до $39,5^\circ\text{C}$) (рис. 15). Практически у всех видов зимоспящих хомяков, температура тела во время нормотермии поднимается до $35\text{-}38^\circ\text{C}$ (Ушакова и др. 2010), в отличие от зимоспящих беличьих, у которых температура тела во время пробуждения между периодами гипотермии не поднимается выше $32\text{-}35^\circ\text{C}$ (Ануфриев, 2008).

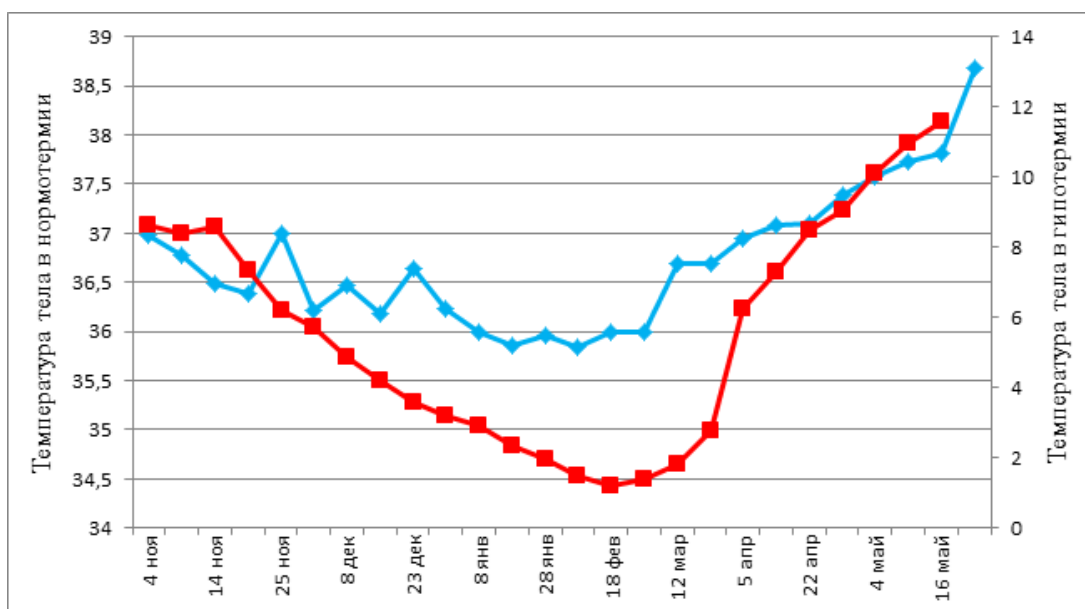


Рис. 18. График температуры тела хомяка №3 в нормотермии (слева, на графике выделен красным цветом) и в гипотермии (справа, на графике выделен синим цветом).

Аналогичные сравнительные данные по изменению температуры тела во время спячки в сходных климатических условиях были проведены с близкородственным видом хомяком Брандта (рис. 19, б) и обыкновенным (рис. 19, а). Анализ изменения температуры тела в период спячки показал сходство протекания спячки у хомяка Радде и хомяка Брандта и отличие от обыкновенного хомяка. 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).

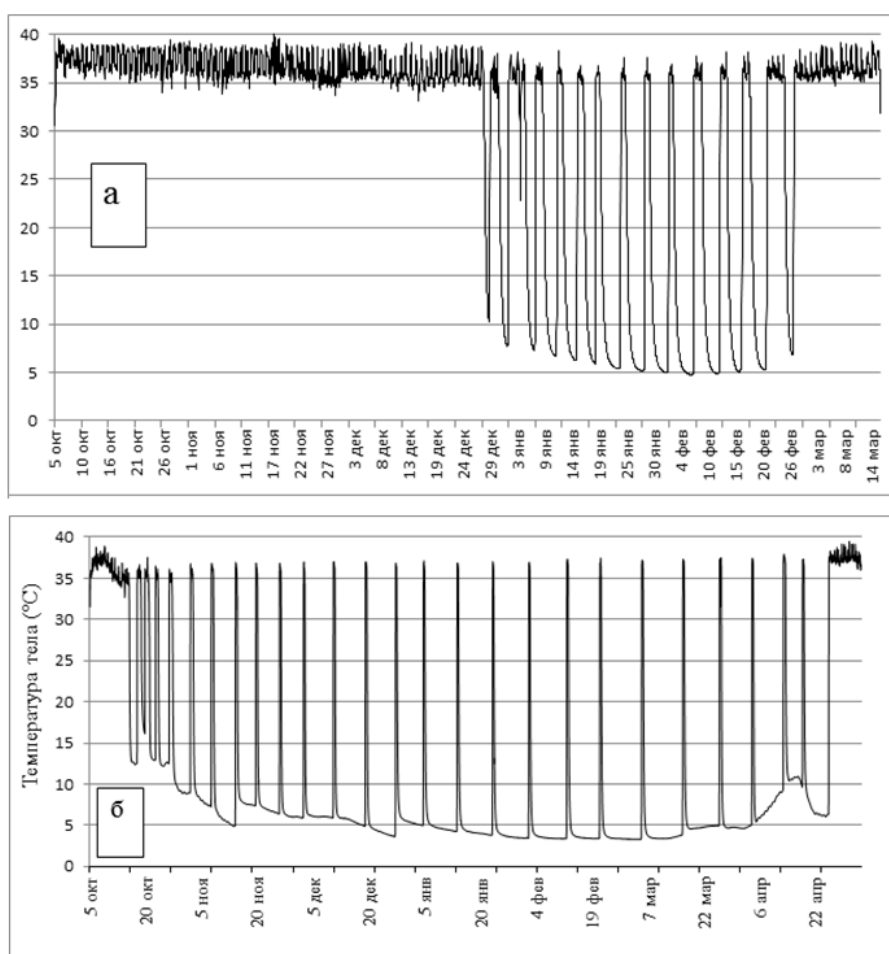


Рис. 19. Динамика температуры тела: а – Обыкновенного хомяка, б – хомяка Брандта по данным термонакопителя во время спячки.

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 двух обыкновенных хомяков перезимовавших в Дагестане длительность периодов гипотермии постепенно увеличивались, но не превышали 6 суток и менялись незначительно (как пример, самец 1550 рис. 19, а и рис. 20). 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 продолжительность периодов нормотермии была у обыкновенного хомяка значительно больше и варьировала в пределах 24-30 часов.

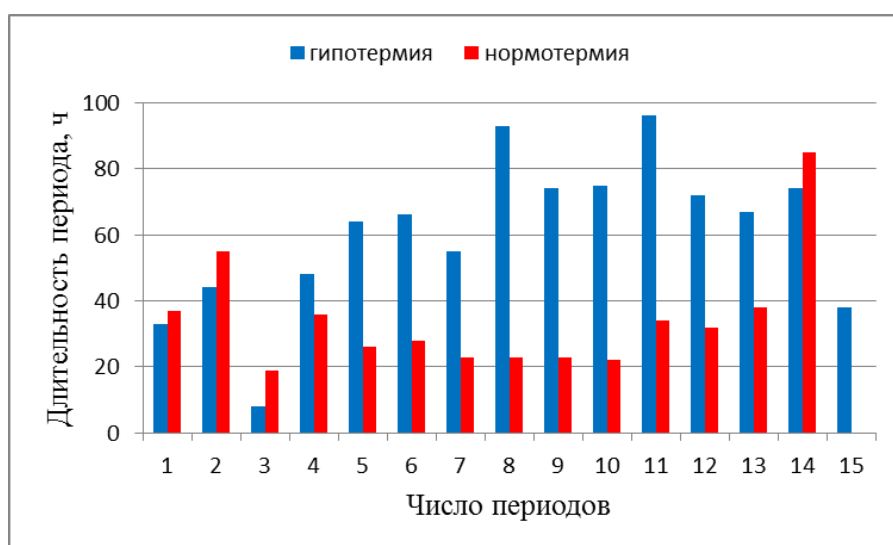


Рис. 20. Длительность периодов нормотермии и гипотермии у самца №1550 обыкновенного хомяка.

Еще один немаловажный 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.

У хомяка Радде в Дагестане, перезимовавшего с термодатчиком в ЕУ, межбютные 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. 21, а). Интересно, что характер протекания спячки хомяка Брандта в ЕУ очень похож на картину спячки хомяка Радде и отличается от опубликованных ранее данных для этого вида (Batavia et al., 2013) (рис. 21, 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 сутки, остальные меньше (рис. 20).

У хомяка Радде периоды нормотермии только в 5 случаях, в начале и в конце спячки, были больше суток (рис. 21,а), а у обыкновенного хомяка только в одном случае периоды нормотермии длились чуть меньше суток, в остальных больше (рис. 20). У хомяка Брандта период нормотермии больше суток отмечен

только один раз в начале спячки и время между периодами гипотермий вплоть до выхода из спячки держится примерно на одном уровне (рис. 21, б).

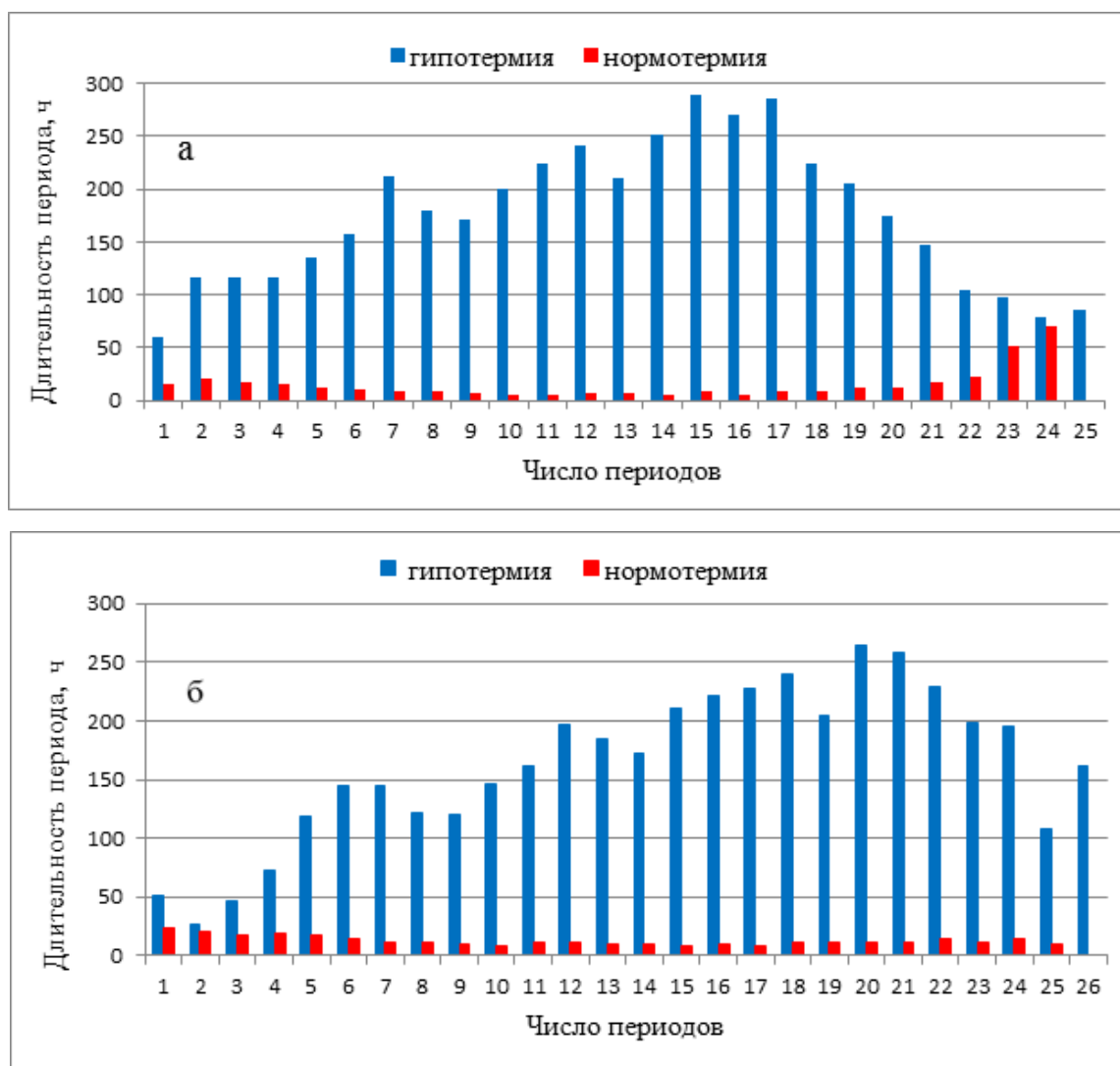


Рис. 21. Длительность периодов гипотермий и нормотермий: а – хомяка Радде, б – хомяка Брандта.

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 (Chayama 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 Аляскинскому сурку (*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 parryi*) (Williams et al., 2013).

Впервые полученные данные по спячке в ЕУ хомяка 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). 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 гипотермии 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 отличает их 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 гипотермии (Wollnik, Schmidt, 1995; Siutz, Millesi, 2017). Более длительные периоды гипотермии 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. Например: различных видов ежей 3–4 ч. (Dmi'el, Schwarz, 1984; Fowler, Racey, 1990), суслика Ричардсона 2-6 ч. (Wang, 1979), и золотистого 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 $23,8 \pm 4,4$ часа (Wollnik, Schmidt, 1995), тогда как у других видов данные значительно различались, например: 8-12 часов у двух видов ежей (Dmi'el, Schwarz, 1984; Fowler, Racey, 1990), 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 связана с климатическими особенностями, 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, и обыкновенного хомяка 3.4 – 7.9°С (Wollnik, Schmidt, 1995; Клевезаль и др., 2020), 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 сходно 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, и проводит достаточно много времени в состоянии нормотермии, не теряет массу тела в период спячки и выходит на поверхность в период 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 № 3 выходил из норы, но потом ушел обратно в спячку вплоть до 24 мая), в то время как остальные выходили из нор только после полного завершения спячки, и мы предполагаем, что связано это с теплой погодой. Для некоторых видов, выход из нор в период зимней спячки не является проблемой, например: для горного кукуса (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). Твенте и др., (1965), изучали бюджет времени, потраченный на различные виды деятельности во время зимней спячки золотистым сусликом (*Spermophilus lateralis*) в лаборатории и выяснили, что средняя продолжительность нормотермии составляет 10 часов, из которых 92,3% суслики провели неподвижно 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 недостаточными 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 ненормированно и считанное количество раз за

зиму, а 4 хомяка, которые содержались в приближенной к ЕУ уходили в спячку регулярно.

Очень интересным и дискуссионным моментом во время зимней спячки являются периодические спонтанные пробуждения животных. И, хотя существует ряд предположений, объясняющих этот удивительный феномен (Strumwasser et al., 1967; Galster, Morrison, 1970; Zimmerman, 1982; Buck, Barnes, 2000; Ануфриев, 2008), окончательного ответа на вопрос, зачем это нужно животному, все-таки нет. Основные гипотезы сводятся к тому, что пробуждение животных с периодическим подъемом температуры тела вызвано тем, что при низких температурах тела невозможно нормальное протекание ряда обменных процессов (Daan et al., 1984; French, 1990; Larkin, Heller, 1999; Geiser, 1993; 2013).

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 него, как днем, так и ночью. В то время как вход в спячку у обыкновенных, сирийских и хомяков Брандта происходил преимущественно в темное время суток, а выход из спячки мог происходить в любое время (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 присуща 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. 22).

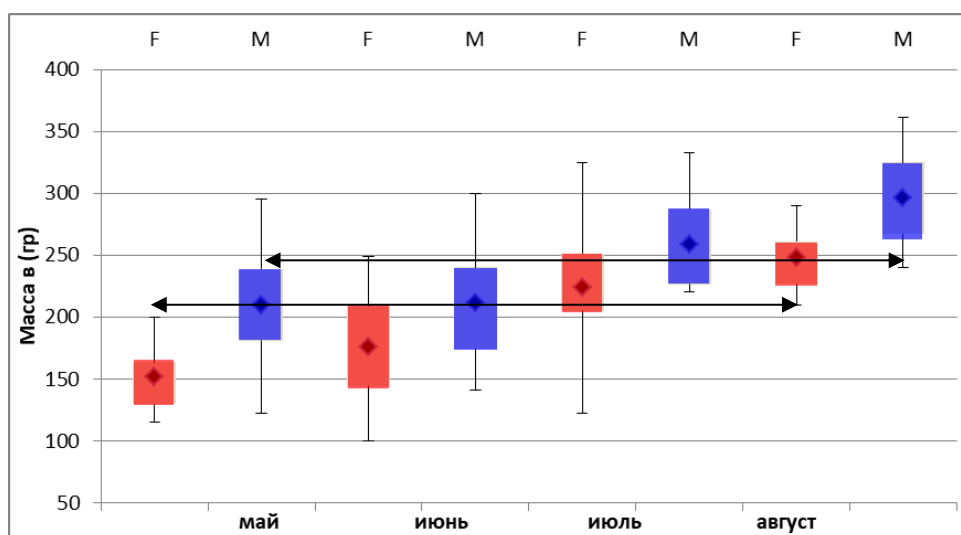


Рис 22. Масса тела самцов (синим цветом) и самок (красным цветом) хомяка Радде в различные месяцы активности. — достоверные различия массы тела самцов и самок в мае после выхода из спячки и в августе перед залеганием хомяков в спячку ($p<0,05$).

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. 23а), у *M. brandti* минимальная масса тела зарегистрирована весной после выхода из спячки. Она составляла 96 ± 10 гр., и постепенно увеличивалась, достигая максимума в сентябре, (175 ± 14 г.: рис. 23б).

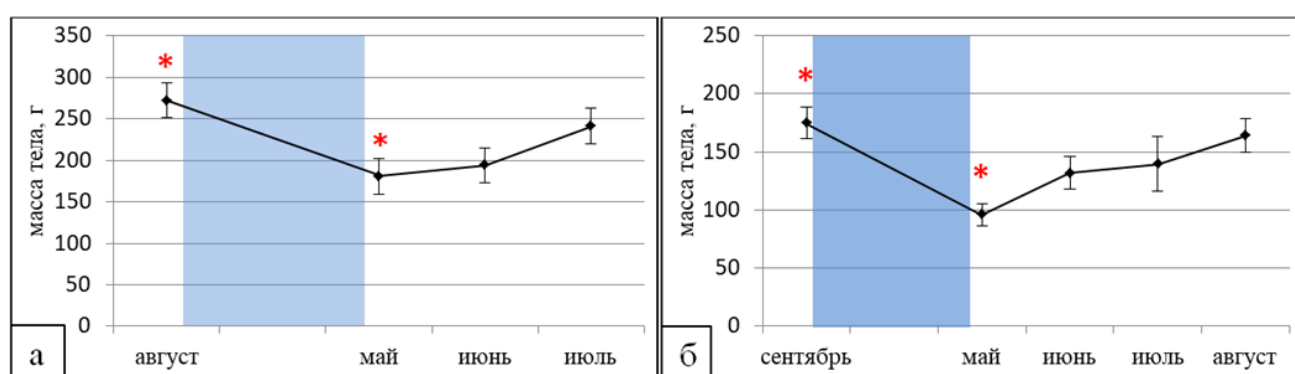


Рис. 23. Масса тела хомяков (а) – Радде и (б) – Брандта. Синим цветом обозначен период спячки; * $p < 0,001$.

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 виды теряет массу тела во время спячки (Омаров, 1995), есть и такие виды, которые не теряют массу тела во время спячки, а в некоторых случаях даже увеличивают ее. К таким видам

относятся хомячок Эверсмманна (*Allocricetulus evermanni*), 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 очень незначительное и не превышает 250–350 г. За весь период спячки относительно очень короткие периоды нормотермии, продолжительные и глубокие периоды гипотермии и значительное падение массы тела в период спячки, позволяют предположить, что хомяк Радде практически не питается 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% времени. 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.

Выходы 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 привести 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 сделавших 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, который уходит 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 ресурсов не смогут накопить жир необходимый 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 растения. Хомяк уходил в спячку в непривычных 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 непривычными условиями, не достаточным запасом жира и отсутствием зимних запасов. В то время как, остальные три ушли в спячку в конце октября. Мы это связываем с тем, что в ЕУ, набравшие необходимую массу тела и сделавшие зимние запасы хомяки, начинают уходить со сборами зерновых с полей. В нашем экспериментальном опыте максимально приближенном к ЕУ, хомяки все время были обеспечены высококалорийными кормами, что в свою очередь оказало на хомяков некоторое влияние и они 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 нечем питаться веноры и они могут погибнуть, если у них не будет достаточных зимних запасов, а на равнине к моменту выхода хомяков из спячки, поля успевают зарости зеленью, 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 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 10-15кг (Свириденко, 1957; Nechay, 2000), питаются своими запасами во время пробуждения, о чем свидетельствуют 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., 2019; 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 Haye).

Таким образом, отличия в изменениях 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, 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 еще и потому, что 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: сурках, 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 Радде № 3 на поверхности медиальной стенки резцов можно было различить очень неконтрастные приросты, и лишь примерно в середине длины резца приросты были более заметны (рис. 24).



Рис. 24. Общий вид нижнего резца хомяка № 3 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. 25), можно считать “зоной спячки”.

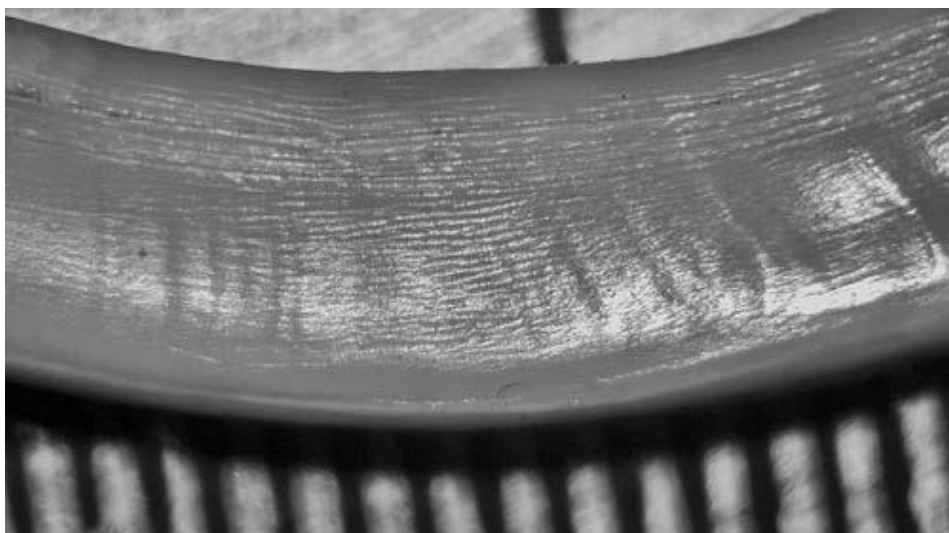


Рис. 25. “Зона спячки” на резце хомяка № 3. Бинокляр.

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. 26, а). Этот последний широкий прирост на снимках цифровым микроскопом выглядел как два отдельных прироста.

Наши исследования показали, что как и у хомяка Радде № 3, так и № 1 общая картина изменения ширины приростов “зоны спячки” совпала с изменением длительности периодов нормотермии перезимовавших с термодатчиками в ЕУ (рис. 26,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.

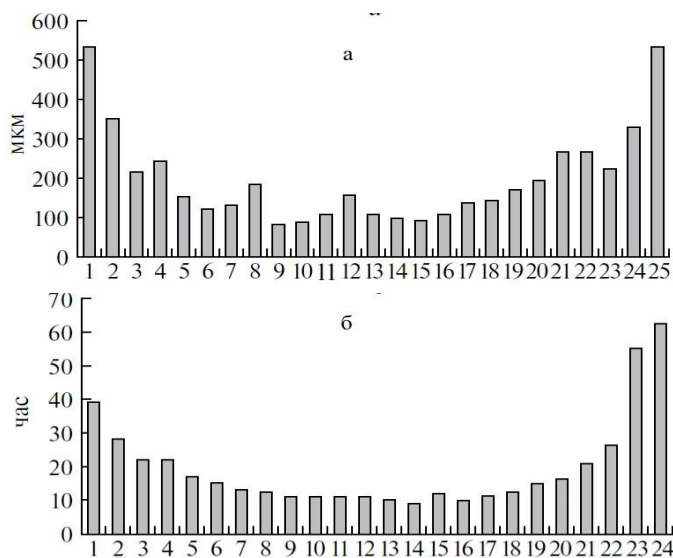


Рис. 26. Изменение ширины приростов “зоны спячки” от апикальной к базальной ее части по данным цифрового микроскопа; по оси абсцисс – порядковый номер прироста (а) и длительность периодов нормотермии во время спячки (б) хомяка № 3.

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.

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	самка	27.04.2014	² ?	21.04.2014
3	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
3 ^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 ЕУ 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 хомяка Радде не претерпел существенных изменений за последние 30 лет. Возможно, спячка этого вида глубоко детерминирована.

Аналогичные исследования, проведенные на одной особи хомяка Брандта и двух особей обыкновенного хомяка в Дагестане, имевшими вшитые термодатчики, показали следующее. У самки хомяка Брандта 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 отсутствовали, в отличие от хомяка Радде (рис. 27).

В то же время, у обыкновенного хомяка, 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, хомяк Радде в течение зимы практически не питается и основную часть запасов (более 80%) использует в весенний период (апрель – май) после выхода из спячки. Обыкновенные хомяки питаются своими запасами в зимний период во время пробуждений, о чем свидетельствуют продолжительные периоды нормотермии, по сравнению с хомяками Радде и Брандта, 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).

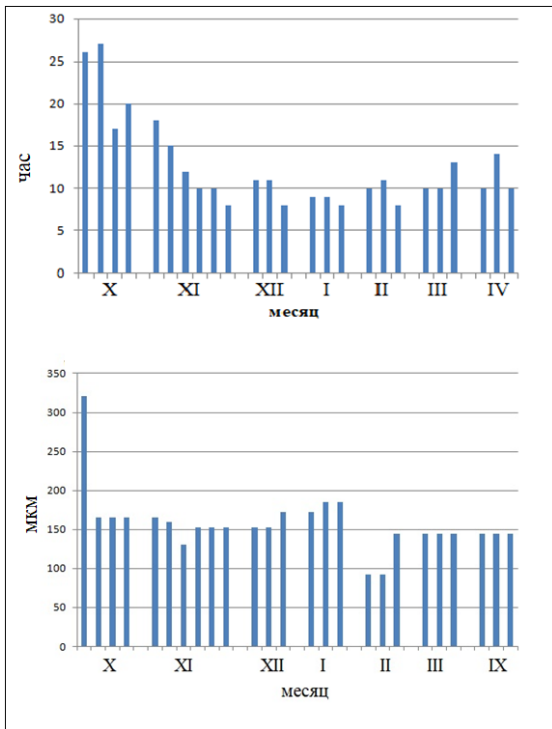


Рис 27. Изменение ширины приростов “зоны спячки” от апикальной к базальной ее части по данным цифрового микроскопа; по оси абсцисс – порядковый номер прироста (б) и длительность периодов нормотермии во время спячки (а) хомяка Брандта.

ГЛАВА 6. СУТОЧНАЯ И СЕЗОННАЯ АКТИВНОСТЬ ХОМЯКА РАДДЕ

6.1. Суточная активность хомяка Радде в 1990-х г. и в 2010-2014 гг.

Суточные ритмы различных биологических процессов играют важную роль в приспособлении млекопитающих к условиям обитания (Соколов, Кузнецов, 1978; Ермаков, 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 меняется суточная активность в условиях изменения характера землепользования. Ввиду технических сложностей и в 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; Weinert et al., 2001; Monecke, Wollnik, 2005; Fritzsche, 2008; 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 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. 28). 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 они стараются избежать жары 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.

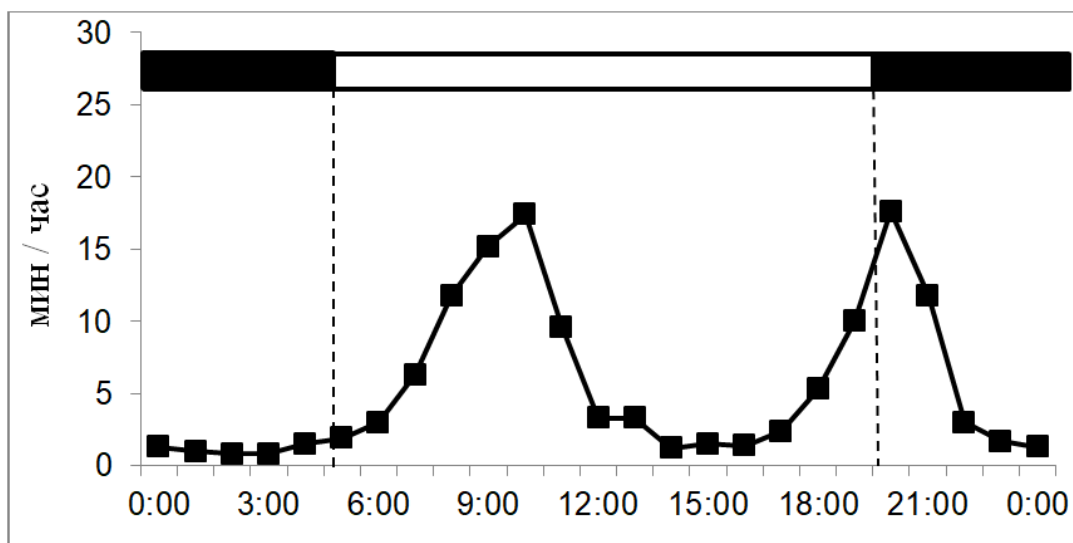


Рис. 28. Суточная активность взрослых особей хомяка Радде в августе 1991 года (по Омарову, 1995, с дополнением). Над графиком черным цветом выделено ночное время суток, а белая полоса на сумерки.

При этом, продолжительности 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 нажираться (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 пропадал 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). Этот 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 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. 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), Эверсманны

(*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 (рис. 29,а). «Самый низкий уровень суточной вненоровой активности, как для самцов, так и для самок отмечается в мае (рис. 29,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.29,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. 29,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.

Вненоровая активность самцов приходится с 8:30 – 20:00, а у самок активность начинается с 05:00 до 20:00 (рис. 29,г). По сравнению с другими месяцами вненоровая активность выше, что объясняется активной нажировкой и запасующей деятельностью хомяков.

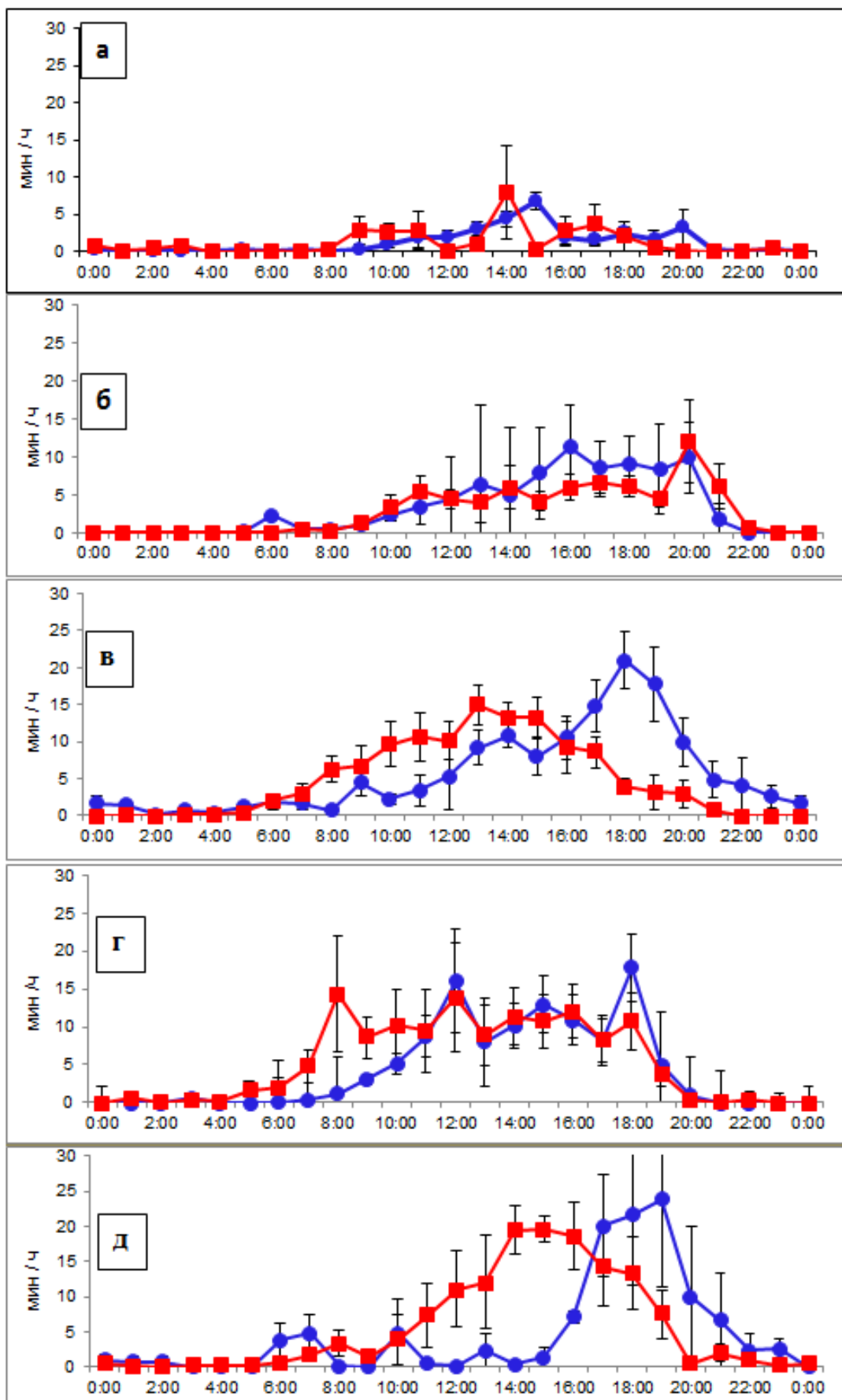


Рис. 29. Внеуровая суточная активность самцов и самок в летний период за 2012-2014гг.: а – май, б – июнь, в – июль, г – август и д - сентябрь.

Как видно из приведенных данных пик активности в июле и в августе для обоих полов приходится на самое жаркое полуденное время (рис. 29 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, соответственно, и суточная активность (Kayser, Stübbe, 2003; La Hay et al., 2005; 2010; Villemey et al., 2013). В сентябре взрослые самцы, которые уже достаточно нажировались 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. 29, 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 (непарный t-критерий; самцы: $t = 3,5$, $p < 0,01$; самки: $t = 5,2$, $p < 0,001$) (рис. 30). При этом количество отдельных выходов ночью тоже было 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, чем у самцов, различия не были значимыми.

Основная вненоровая активность как самцов, так и самок была зарегистрирована за несколько часов до захода солнца и они сокращали ее после захода солнца. В целом, в большинстве случаев хомяки оставались в своих норах в течение ночи до восхода солнца. Максимальная среднесуточная вненоровая активность для самок ровняется $12,1 \pm 1,8$ (мин/ч) и приходится на 14:00, т.е. во время яркого солнечного света. Максимальная среднесуточная вненоровая активность самцов ровняется $12,0 \pm 3,7$ (мин/ч) которая также приходится на светлое время суток, но с пиком активности в 18:00. В процентном соотношении на светлое время суток для самцов приходится $9,5 \pm 1,4\%$ вненоровой активности, в то время как на темное время суток приходится только $1,7 \pm 0,9\%$. Самки также

достоверно предпочитают светлое время суток для своей вненоровой активности $11,0 \pm 1,1\%$ от светлого времени и только $0,5 \pm 0,2\%$ приходится на ночные часы.

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

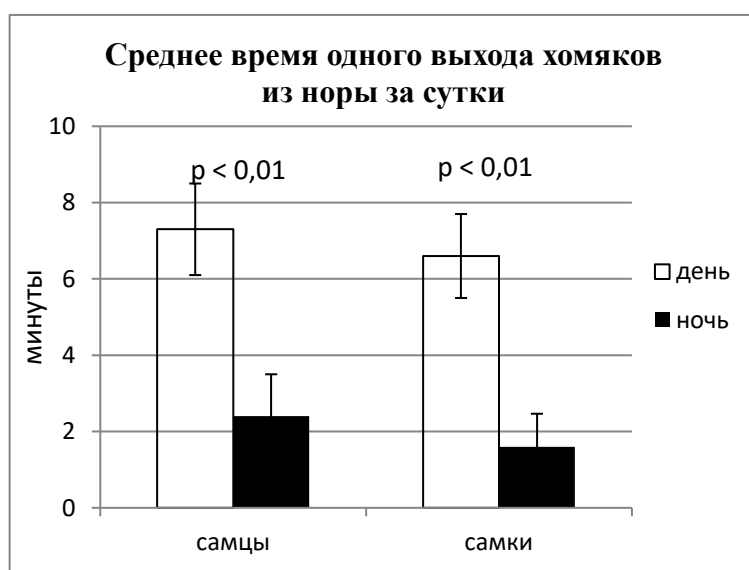


Рис. 30. Продолжительность поверхностной активности хомяка Радде ($n=29$) в светлое время суток и после захода солнца.

При анализе данных по активности за 5 месяцев, продолжительность вненоровой 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. 31а). Оказывается, что продолжительность среднесуточной вненоровой активности не значительно больше у самцов, чем у самок. Это вполне объяснимо, т.к. самцы активно ищут половых партнеров (май-июнь), более кормные территории (июль), активно нажировываются (август), а в конце августа в начале сентября начинают уходить в спячку (рис. 31а). 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, вненоровая активность самок максимальная. Как отмечалось выше вненоровая активность в мае очень низкая, а в последующие месяцы вплоть до августа отмечается рост вненоровой активности как у самцов, так и у самок, по сравнению с предыдущими месяцами, которая остается на стабильно высоком уровне до залегания в спячку (рис. 31а). С мая по август продолжительность отдельных выходов у самцов постепенно растет и достигает максимума в июле-августе, когда они начинают делать основные запасы и находится на высоком уровне до спячки (рис. 31,в). При этом у самок в течение лета больше число выходов из нор, за счет меньшего времени пребывания на поверхности (рис. 31б). Причиной этого 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 не видна на графике, 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 было зарегистрировано 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 в действительности выше, чем на графике суточной активности.

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.

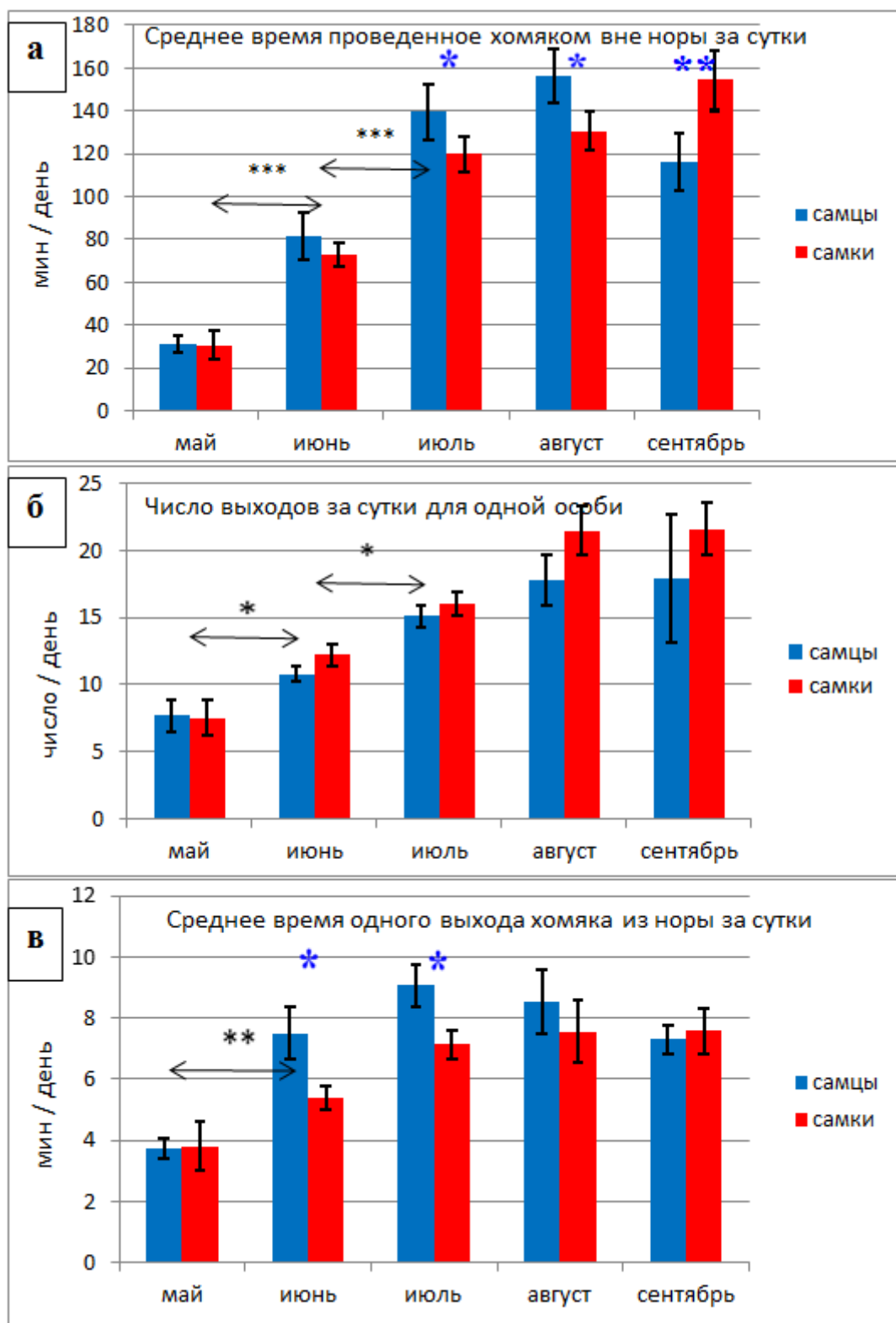


Рис. 31. Показатели суточной активности хомяка Радде.

- 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 *** - $p < 0,001$.

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. 32).

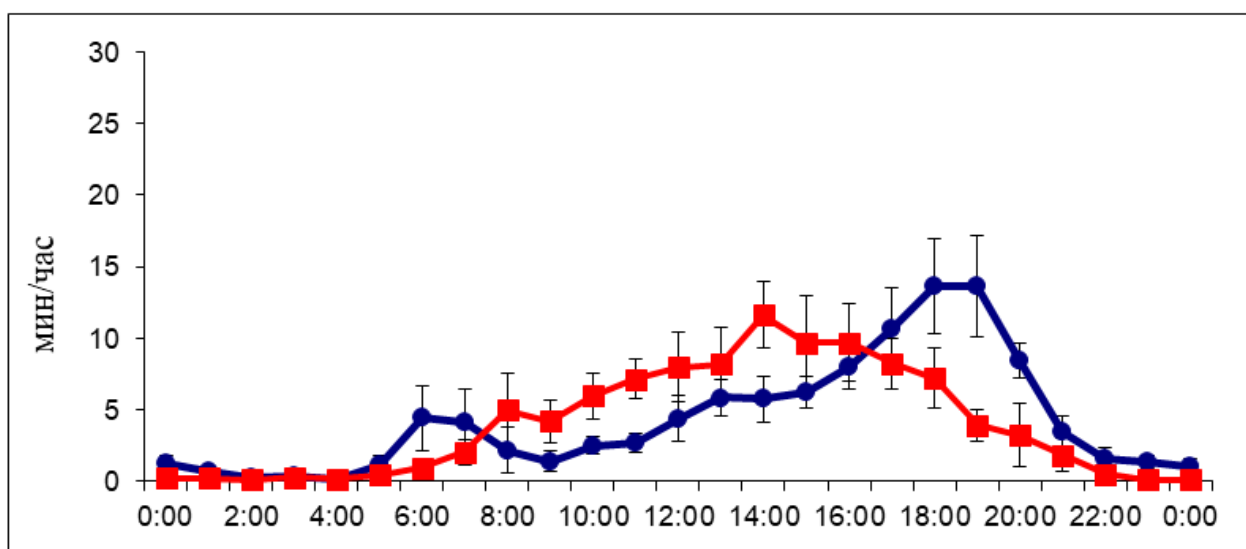


Рис. 32. Среднесуточная активность самцов и самок хомяка Радде с мая по сентябрь 2012-15 гг.

Эти данные не согласуются с данными Омарова (1995) (рис. 28), полученные в 1990-е годы. Тогда 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 вненоровой активности. «В условиях изобилия зерновых в 90-х годах дифазный тип

активности вполне позволял хомякам удовлетворить суточные потребности в кормах и запастись их перед спячкой. Очевидно, что причиной изменения вненоровой 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 времени, чем в 90х 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. 33).

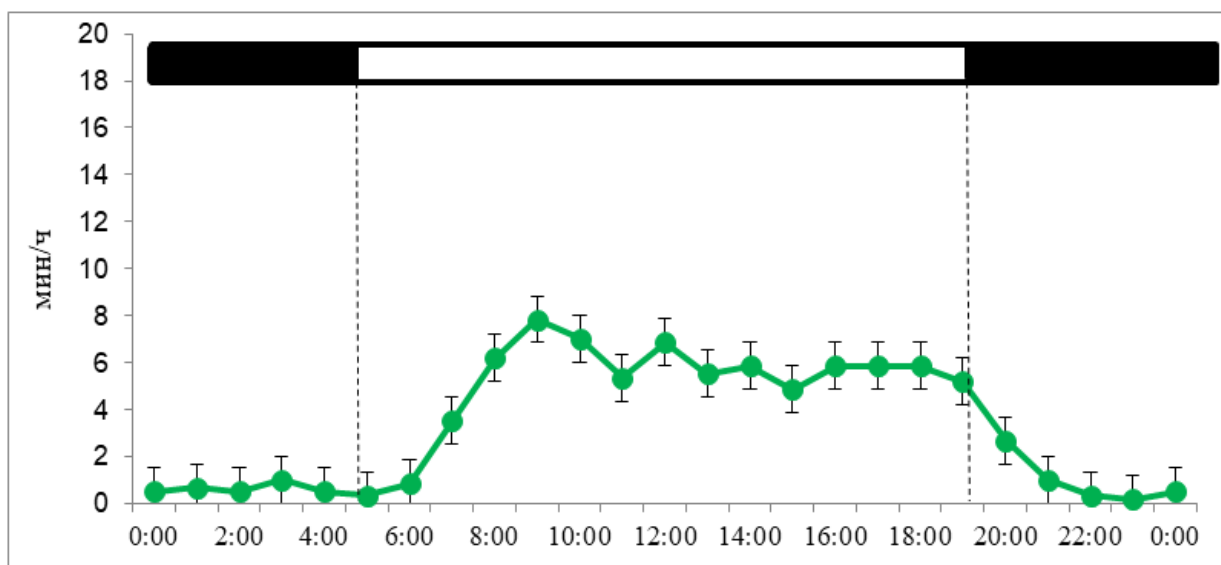


Рис. 33. Активность сеголеток с конца июля до середины августа, (выходы хомячков до расселения). Над графиком черным цветом выделено ночное время суток, а белая полоса на сумерки.

Практически весь период вненоровой активности у молодых приходится на светлое время суток и сходен с вненоровой активностью взрослых самок. Высокая вненоровая активность молодых объясняется, тем что, им не обходимо 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 далеко от норы и питаются растительностью прямо около нее, 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, Fritzsche, неопубликованные данные). 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 со 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 носила четкий дифазный характер, а активность лактирующих самок полностью повторяла 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 составляла 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, чем у хомяка Радде в некоторые сезоны года. Это объясняется тем, что обыкновенные хомяки преодолевают большие расстояния за день и отходят от норы значительно дальше (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. Как и у обыкновенного хомяка, сирийского тоже в естественной среде в большинстве случаев наблюдается 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 его 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 идентичны данным полученным нами впервые по вненоровой суточной активности хомяка Брандта в 2016-2017 гг. естественных условиях на Левашинском плато (Дагестан). Так, самки проявляли монофазный тип дневной активности с 03:00 до 20:00, с пиком с 12:00 до 17:30, а самцы - дифазный тип дневной активности с 04:00 до 10:00 и 13:00 до 20:00, с пиком в 18:00 (рис. 34). 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 отличается от данных по суточной активности хомяка Радде и сирийского хомяка (Gatterman et al., 2001) в ЕУ. 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, осадки, наличие кормов и др. (Dunlap et al., 2004).

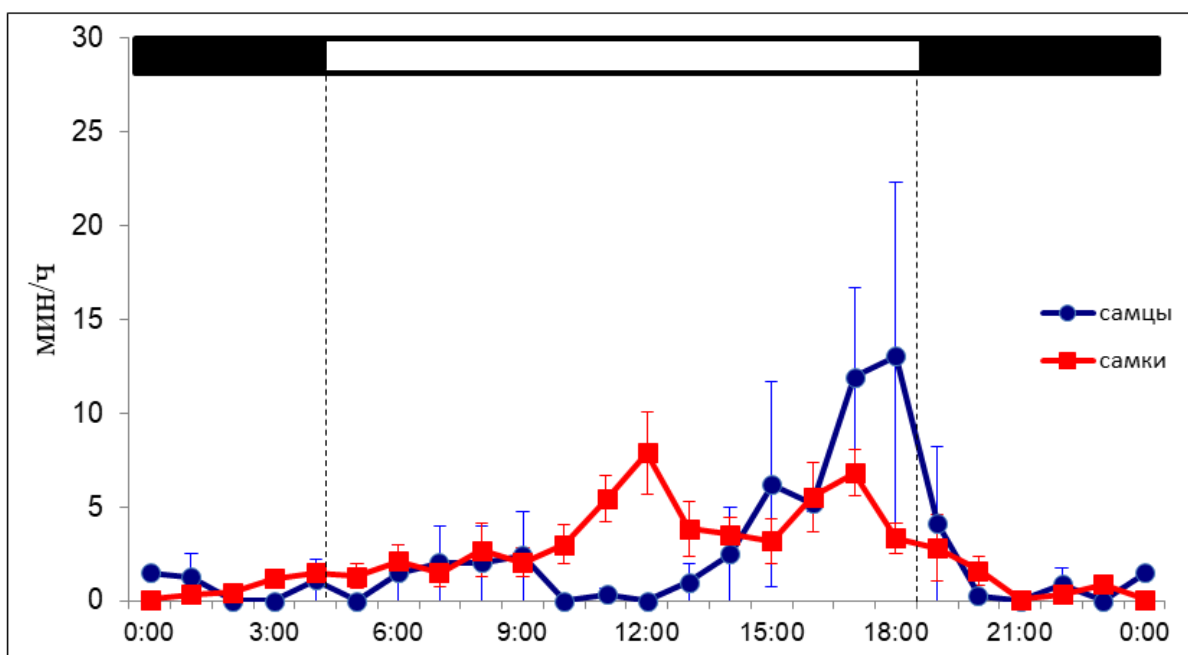


Рис. 34. Среднесуточная активность самцов и самок хомяка Брандта в июне-июле 2016-17 гг. Над графиком черным цветом выделено ночное время суток, а белым цветом дневное время.

Средняя продолжительность ежедневной вненоровой активности менее 3-4 часов у грызунов было описано как "удивительно короткое" (Kenagy et al., 2002). Ежедневная средняя продолжительность вненоровой активности хомяка Радде примерно совпадала с активностью сирийского хомяка, и хомяка Брандта, но вместе с тем, значительно уступала как обыкновенному хомяку, так и многим другим видам грызунов: европейскому суслику (*Spermophilus citellus*) Everts et al. (2004), тринадцатиполосному суслику (*Spermophilus tridecemlineatus*) Vispo, Bakken (1993), дегу (*Octodon degus*) Kenagy et al. (2002), обыкновенному бобру (*Castor fiber*) Sharpe, Rosell (2003), наяритской белке (*Sciurus nayaritensis chiricahuae*) Korpowski, Corse (2005) и др.

Как показали Райхман и Робертс, (1994), размер тела и продолжительность дневной активности имеют положительную корреляцию, и соответственно у более крупных животных продолжительность суточной активности была больше

(Reichman, Roberts, 1994). Однако низкая вненоровая активность хомяка Радде и сирийского хомяка противоречат этим данным, потому как вненоровая активность других грызунов меньших по размеру, намного выше. Вероятно, экономии вненоровой суточной активности хомяка Радде способствует, то что, он не съедает собранные корма на месте, а таскает в защечных мешках в нору.

Таким образом, суточная активность хомяка Радде очень изменчива в зависимости от внешних условий. В 1990-е годы, когда имело место изобилие зерновых кормов, суточная активность была двухфазной 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.

6.2. 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 ЕУ. 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. 35).

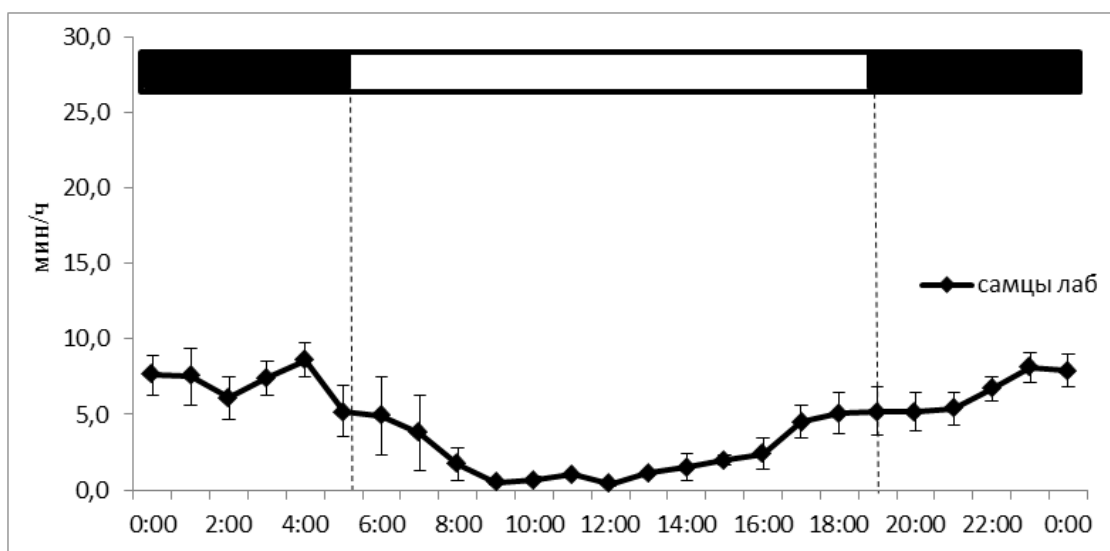


Рис. 35. Суточная активность хомяка Радде в лаборатории. Средние значения и стандартные ошибки для 8 самцов в неволе июне-июле.

Остановимся подробнее на некоторых показателях суточной активности хомяков в лабораторных условиях. В лабораторных условиях самцам хомяка Радде в июне-июле присущ 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 активном состоянии 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 проявляют максимум суточной активности около полуночи, т.е. когда в естественных условиях они практически не выходят из нор. В ЕУ пик вненоровой активности приходится на светлое время суток, а в ЛУ 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.), хомяка Брандта (Simeonovska-Nikolova, Dekov, 2013) и хомячками рода *Phodopus* (Weinert et. al., 2009).

Отметим, что различные формы активности в естественных и в лабораторных условиях у хомяка Радде не могут быть объяснены внутри и меж индивидуальными 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 ЕУ к ночной форме активности в ЛУ, так как 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).

В летние месяцы с удлинением световой фазы дня в сочетании с умеренной температурой может происходить сдвиг активности животных на светлое время суток. Некоторые исследования рассматривают конкурентов и хищников в качестве важнейших факторов для животных, в изменении их суточной активности (Fenn, Macdonald, 1995). Кроме человека, для хомяка Радде, известны несколько хищников: кошки и собаки, европейская куница (*Martes martes*), ласка (*Mustela nivalis*), и в наименьшей степени хорек (*Mustela eversmanni*), лисица (*Vulpes vulpes*), бородатый гриф (*Gypaetus barbatus*), гадюка (*Vipera berus*) и ночные активные совы, как ушастая сова (*Asio otus*) (наши наблюдения). Активность хищников в течение ночи может заставить потенциальную жертву, как хомяка 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 ЛУ, данных по суточной активности в природе довольно редки (Smale et al., 2003; Calisi, Bentley, 2009; Hut et al., 2011). Необходимо провести больше исследований в ЕУ, потому что некоторые результаты показали различия в характере суточной вненоровой 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. Интересно, что для сирийских хомяков по аналогии с хомяком Радде показано, что ночная активность в лаборатории также отличается от суточной активности в природе, которая приходится на дневные часы (Gattermann 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 ЕУ. 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, 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 вненоровая активность в природе с большей продолжительностью отдельного выхода способствует поддержанию энергетического баланса, так как, кормодобывание является одной из основных причин вненоровой активности хомяков. В некоторых случаях, хомяки должны преодолевать большие расстояния в поисках кормов, а также в поиске половых партнеров, что в свою очередь требует увеличения 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 Хатом 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 вненоровая активность может стать необходимостью для поддержания энергетического баланса и, следовательно, заставляет животных становится активными в дневное время суток.

Хат 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, животные с 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 связано с тем, что применяемые методы не позволяют получить данные о поведении хомяков внутри своих нор в ЕУ. 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 также 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 то же 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 учеными, которые ранее работали с сирийским хомяком. 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 задач 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, Суков, 1984; Соколов и др., 1989; Рюриков и др., 2003; Громов, 2008;). Как показывают лабораторные исследования, проведенные рядом авторов на представителях подсемейства *Cricetinae* при совместном ссаживании особей независимо от пола, отмечается высокий уровень агрессии. При этом исключения 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 1990-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 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 сложившиеся 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 1990-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. 36а, на межевых склонах в 1990-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 внутривидовых контактов значительно превышало пороговый уровень, приводило к формированию агрессивного поведенческого стереотипа в переуплотненной популяции хомяков в 90-е годы (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 1990-х годах две особи хомяков невозможно было содержать в одной клетке из-за их чрезвычайной агрессивности по отношению друг к другу.

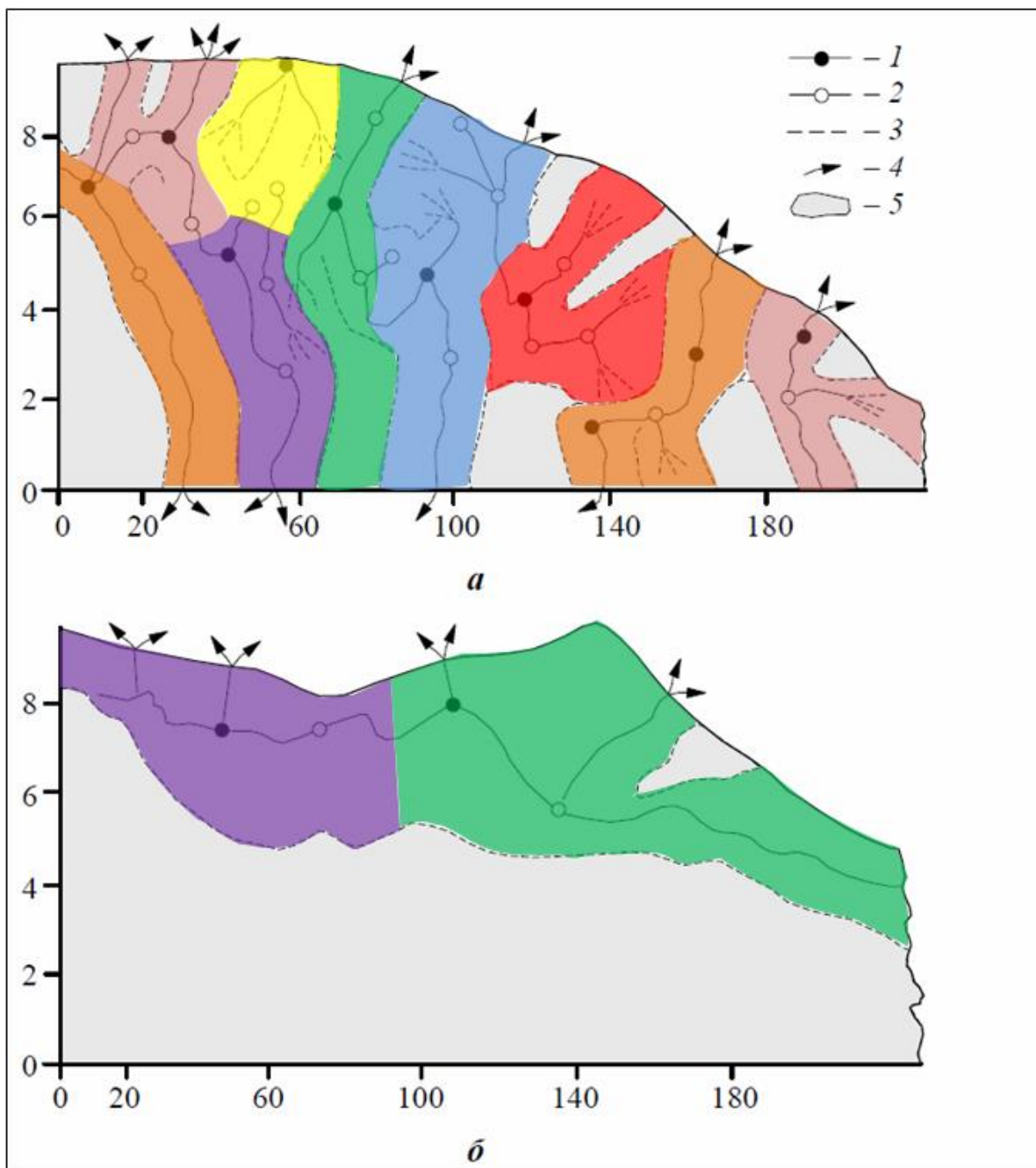


Рис. 36. Использование территории группировкой хомяка Радде на межвых склонах террас: а – в 1988 – 1995 гг. (высокая плотность) (по Омарову, 1995, с дополнениями); б – в 2009 – 2015 гг. (низкая плотность); 1 – жилая нора с тропой, 2 – временная нора (временка) с тропой, 3 – границы охраняемых участков (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.

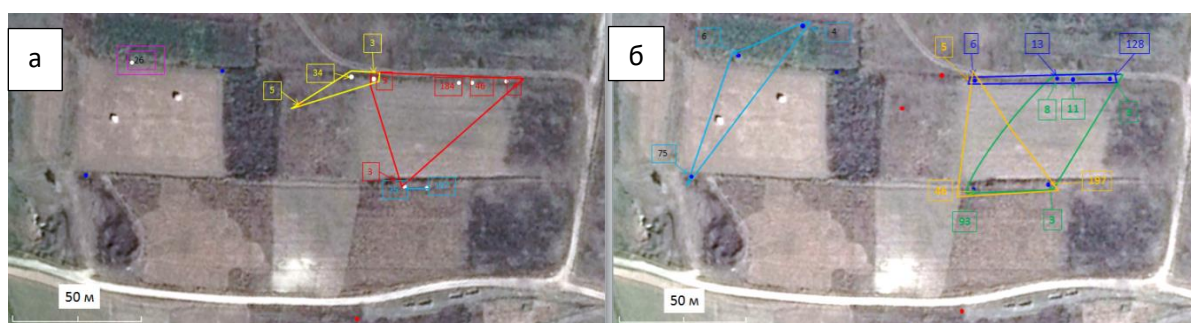
Такую же картину использования разными особями обыкновенного хомяка одних и тех же нор было показано в работе Е.В. Карасевой (1962). «Такое поведение, с одной стороны, может рассматриваться как снижающее приспособленность отдельной особи. Однако оно повышает вероятность выживания других особей (особенно 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 2010–2014 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. 36,б). 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 норových колец показали, что у самцов общая площадь участка обитания оцененная суммарно за три летних месяца составила $1567 \pm 314 \text{ м}^2$ ($n=13$), а у самок составляла $363 \pm 58 \text{ м}^2$ ($n=14$) (рис. 37, а, б) ($U=37$; $n=28$; $p < 0,05$). Самые большие участки были у двух взрослых самцов №1 В2DA – 3167 м^2 и №2 А728 – 3263 м^2 , а самые маленькие по площади участки обитания были характерны для самок №3 С045 - 227 м^2 и №4 F1AE - 191 м^2 (рис.38) 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).



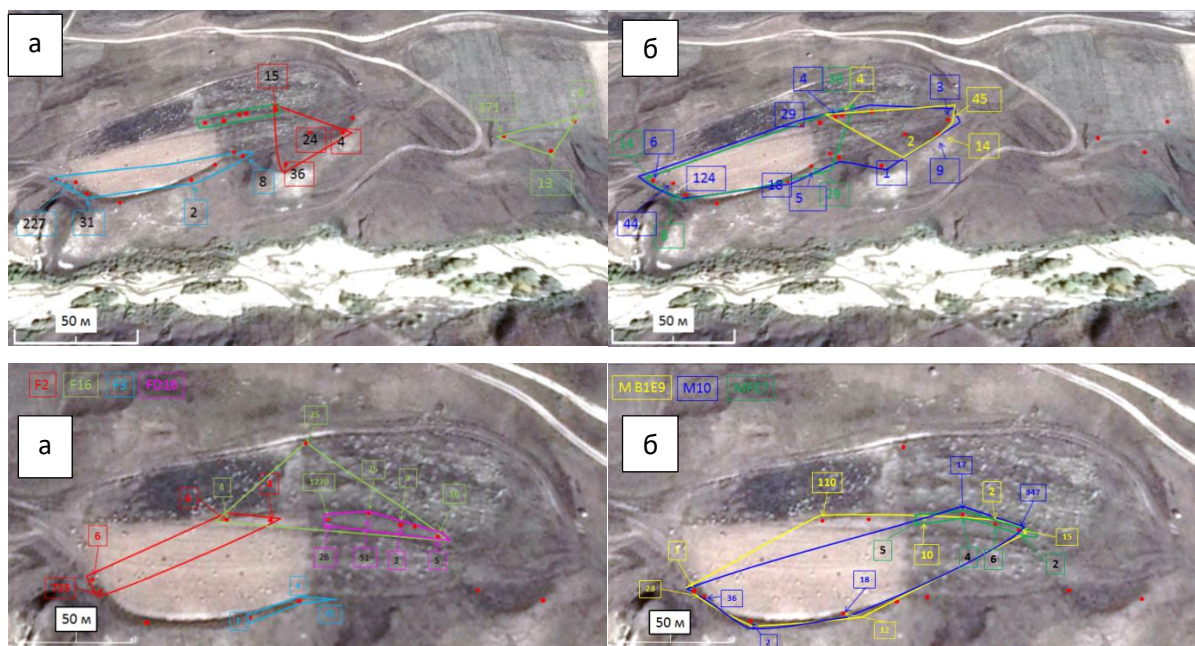


Рис. 37. Участки обитания и норы (а) - самок и (б) - самцов хомяка Радде и совместное их использование на площадке исследования в 2012, 2013 и 2014 году. Разными цветовыми контурами окрашены участки обитания разных особей.

На рисунке 38 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.

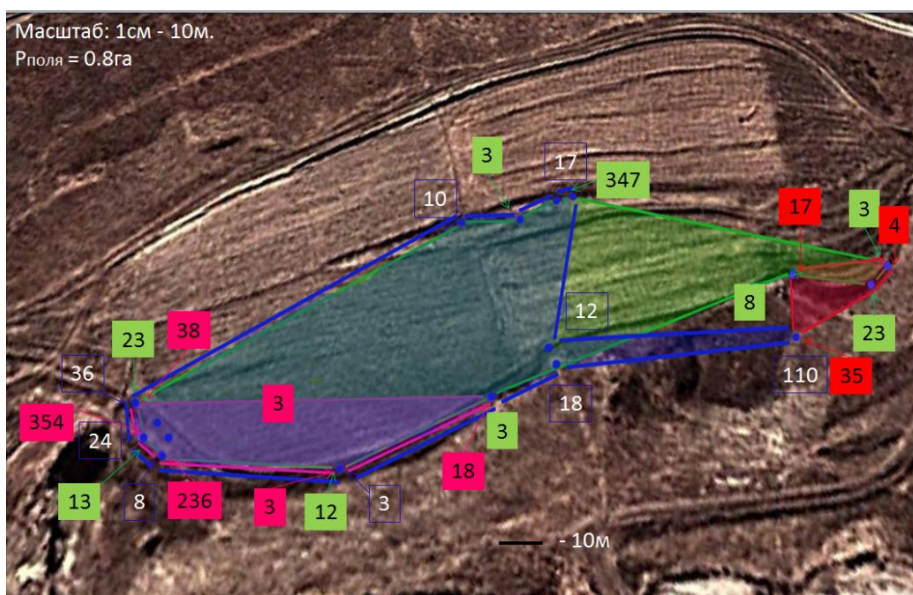


Рис. 38. Участки обитания в летний период (синим и зеленым цветом обозначены для 2-х самцов, а красным и розовым цветами для 2-х лактирующих самок в агроландшафтах с.Мочох 2012 г. В квадратах указано число посещений хомяками норы.

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 норных 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 ± 314 м² примерно совпадают с размерами участков взрослых самцов серого хомячка (*Cricetullus migratorius*) - 1000-3500 м² (Васильева, Сузов, 1984), с самцами забайкальского хомячка (*Cricetulus pseudogriseus*) 2599 ± 581 м² (Соколов и др., 1989), с самцами пустынных хомячков (*Neotoma lepida*) – 900 м² (Thompson, 1982), которые в свою очередь практически всегда перекрывались с участками особей противоположного пола, как и у хомяка

Радде. Следует заметить, что участки обитания хомяка Радде значительно меньше участков обитания обыкновенного хомяка, хомячка Роборовского и хомячка Эверсмана, хотя перекрывание участков обитания у них во многих случаях совпадают. Так, участок обитания самцов обыкновенного хомяка, выявленных методом радиотелеметрии, доходят 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 доходили 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 перекрывания 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 Яковлевым и Колесниковой (1954) по предкавказскому подвиду хомяка Радде. Они пришли к такому выводу, 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. 39), 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.

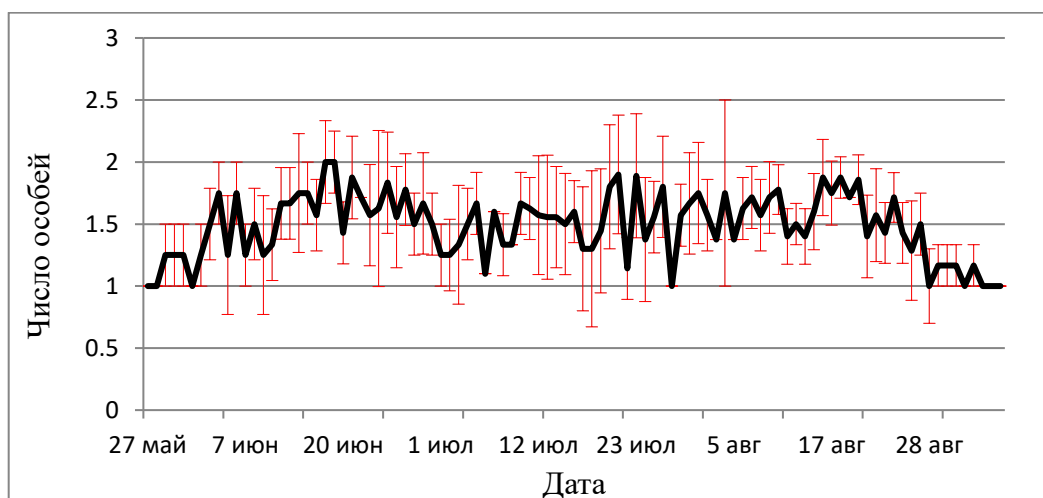


Рис. 39. Среднесуточная посещаемость нор в летний период (2012-2014гг.).

Анализ среднего числа посещений показали, что за которые приведены на три летних месяца между собой не различаются: ANOVA, $F=1.14$, $p=0.322$. При этом в мае и сентябре число посещений меньше: эти два месяца (вместе) отличаются от трех летних: ANOVA, $F=45.91$, $p \ll 0.01$.

В наших исследованиях впервые получены данные и об одновременном совместном использовании норы несколькими разнополыми особями (рис. 40). 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. 40). Гораздо реже регистрировали совместное пребывание в норе двух самцов. Причем, оно всегда было кратковременным. Это явление наблюдалось только в июне, а в июле и августе совместное пребывание в одной норе хомяков становится очень редким. В зимнюю спячку все хомяки залегают по отдельности в своей гнездовой норе с запасами корма.

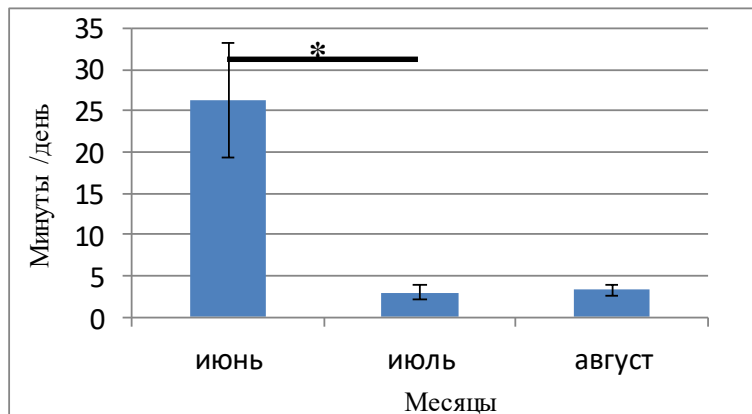


Рис. 40. Суточная и сезонная динамика совместного пребывания самцов и самок в одной норе, рассчитанная по данным, снятым системой FAIS. На диаграмме синими столбиками отмечен факт совместного пребывания животных (2012 -2013гг..). Тест Манна-Уитни, (*) – $p < 0,05$.

Таким образом, как следует из приведенных выше данных характер использования и индивидуализации территории претерпели существенные изменения по сравнению с 1990-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 эпизодами гипотермии и короткими эпизодами нормотермии.

3. Облигатная спячка записывается на резцах в виде серии более четких и близко расположенных приростов, которые совпадают по продолжительности с эпизодами нормотермии, 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 1990-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 д.б.н. К.З. Омарову за ценные советы и всестороннюю поддержку на всех этапах выполнения диссертации. Также хочу поблагодарить всех сотрудников лаборатории экологии животных ПИБР ДФИЦ РАН и сотрудников 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».
- Проект № 20-04-00102 а «Историческая филогеография палеарктических хомяков»

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. Суоров //

- 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 Радде *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 Радде (*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 адаптаций 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 Эверсманна 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 Neptner, 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. Горпор 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 научных 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), hrabošovití (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. “GrigoreAntipa”*. – 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 Feldhams- ters, 125-136. - Wissenschaftl. Beitr. der Martin-Lu- ther-Universitat 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. Vickery, 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.* – 2010. – 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 Ko.ice 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. Singleton, 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 temperate 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. U`ber die Baue und den Winterschlaf des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.). Z. S`augetierkd. –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. Bonneau, 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 chcetus* (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. Climatemediated 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 agroecosystems / 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 flaviventris*) / 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 Elass. 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. Molecularphylogeny 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. S. ugetierkunde. - 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 Actionstratum 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 activity 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; – V.14. – № 4. – P. 366-375.
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 maizemonoculture 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-Dhaz 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-Dhaz, 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. 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** // Вестник Дагестанского научного центра РАН. – 2010. – №38. – С. 31–38.
2. 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 // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 91. – №6. – С. 714–720.
3. **Чунков М.М.** Методы и подходы к изучению активности и пространственной структуры хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) / **М.М. Чунков**, М.В. Ушакова, К.З. Омаров, А.В. Суров, А.Н. Минаев, П. Фрицше // Вестник Дагестанского научного центра РАН. – 2013. – №51. – С. 73–77.
4. **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, А.В. Суров, П. Фритцше // Поволжский экологический журнал. – 2014. – №4. – С. 642–649.
5. Fritzsche P. Diurnal surface activity of the Ciscaucasian hamster (*Mesocricetus raddei*) in the field / P. Fritzsche, **М.М. Chunkov**, M.V. Ushakova, K.Z. Omarov, D. Weinert, A.V. Surov // Mammalian biology. – 2017. – 85. – P.1–5.
6. Клевезаль Г.А. Запись зимней спячки на поверхности резцов хомяка Радде (*Mesocricetus raddei, rodentia, cricetidae*) из Дагестана / Г.А. Клевезаль, **М.М.**

Чунков, Д.В. Щепоткин, К.З. Омаров // Зоологический журнал. – 2018. – Т. 97. – №5. – С. 591–598.

7. Zaytseva E.A. Hibernation Records on the Incisor Surface in the Turkish Hamster (*Mesocricetus brandti*) (*Rodentia, Cricetidae*) E.A. Zaytseva, **M.M. Chunkov**, K.Z. Омаров // Поволжский экологический журнал. – 2020. – № 1. – С. 44 – 51.

Статьи в сборниках и тезисы конференций:

1. Омаров 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., Омаров 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.**, Омаров 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 2015, с. 342-348.

7. **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.

8. **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.

9. **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.

10. 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.

11. **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.

12. **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.
13. Феокистова 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.