

*На правах рукописи*

**ЧУНКОВ МАГОМЕД МАГОМЕДРАСУЛОВИЧ**

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

Специальность: 03.02.08 – экология (биологические науки)

**Автореферат**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва – 2021

Работа выполнена в лаборатории экологии животных Прикаспийского института биологических ресурсов – обособленного подразделения Федерального государственного бюджетного учреждения науки Дагестанского федерального исследовательского центра Российской академии наук

**Научный руководитель: Омаров Камиль Зубаирович**

доктор биологических наук, доцент, главный научный сотрудник лаборатории экологии животных Прикаспийского института биологических ресурсов – обособленного подразделения ФГБУН ДФИЦ РАН

**Официальные оппоненты: Жигарев Игорь Александрович**

доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой зоологии и экологии Института биологии и химии ФГБОУ ВПО Московский педагогический государственный университет (МПГУ)

**Титов Сергей Витальевич**

доктор биологических наук, профессор, декан факультета физико-математических и естественных наук, заведующий кафедрой "Зоология и экология", ФГБОУ ВПО Пензенский государственный университет

**Ведущая организация:** Федеральное государственное бюджетное учреждение науки ФИЦ Южный научный центр Российской академии наук» (ЮНЦ РАН), г. Ростов-на-Дону

Защита диссертации состоится «\_\_\_\_\_» 2021 года в 14 час. 00 мин. на заседании диссертационного совета Д 002.213.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33. Тел./факс: +7(495)952-35-84, e-mail: admin@sevin.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук Российской академии наук по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33; на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: [www.sev-in.ru](http://www.sev-in.ru) и на сайте Высшей аттестационной комиссии по адресу [vak.minobrnauki.gov.ru](http://vak.minobrnauki.gov.ru).

Автореферат разослан «\_\_\_» 2021 года

Ученый секретарь диссертационного совета  
кандидат биологических наук

Кацман Елена Александровна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**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). Причем 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. В связи с этим представляет большой интерес выяснить как к новым условиям адаптировалась популяция хомяка Радде и насколько это отразилось на характере зимней спячки, суточной активности и использовании пространства. Зимняя биология средних хомяков слабо изучена. Нет полной ясности какой тип зимней спячки у хомяка Радде и хомяка Брандта (*Mesocricetus brandti*), которые, в отличие от обыкновенного хомяка, населяют горные территории, где многие абиотические условия и фенология растительности кардинально отличаются. 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 значимость 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.

#### **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.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ВВЕДЕНИЕ

Во введении обоснована актуальность темы, сформулированы цель и задачи исследования, защищаемые положения, научная новизна, теоретическая и практическая значимость полученных результатов.

### ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе представлен обзор ключевых работ, посвященным влиянию антропогенного воздействия на изменение различных сторон экологии грызунов, в основном на примере представителей семейства хомякообразных (Северцов, 1998; Васильев и др., 2000 и др., Marris, 2011 и др.). Приводится история описания средних хомяков рода *Mesocricetus*, а также дан детальный анализ результатов исследований выбранного модельного вида – хомяка Радде (Беме, 1925; Дюков, 1927; Лавровский, Колесников, 1954; Омаров, 1995; Neumann et al., 2017 и др.). Особое внимание уделено характеру изученности зимней спячки, суточной активности и использования пространства хомяков.

**Объект исследования.** Объект нашего исследования подвид хомяка Радде (*Mesocricetus raddei avaricus*) – типичный агрофил, приуроченный к высококалорийным посевам зерновых культур. За исключением агроландшафтов, хомяки нигде не заселяют сплошь больших территорий. В 90-х годах прошлого века хомяк Радде достигал высокой численности в агроландшафтах Горного Дагестана, имел сплошной ареал и рассматривался как вредитель с/х культур. В настоящее время численность хомяка Радде резко сократилась, а ареал стал фрагментированным.

### ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Полевые и лабораторные исследования проводили в 2010 – 2018 гг.

Лабораторные исследования проведены с особями, добытыми из природной популяции (рис. 1):

- **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. лабораторные исследования (ЛУ). НЭБ «Черноголовка»

ИПЭЭ РАН (пос.Черноголовка, Ногинский р-он, Московская обл.).

Исследования хода зимней спячки проводили методом термолонггинга, как в приближенных к естественным условиям (ЕУ) обитания, где хомяков содержали в коробе с площадью 100×100 и высотой 130 см, который был вкопан в землю так, что 30 см его высоты оставались на поверхности и они могли рыть себе нору, так и на НЭБ «Черноголовка» в ЛУ, где животных содержали в жестяной клетке (размер 100×30×30 см).



Рис. 1. Агроландшафты с.Мочох, с площадками исследования; • – норы, рядом с которыми были пойманы хомяки при выполнении данной работы.

Животные были в избытке обеспечены зерновыми и овощными кормами. Взвешивание животных проводили один раз в месяц после выхода из спячки до следующего ухода в спячку. Для анализа динамики температуры тела животным под наркозом внутрибрюшинно имплантировали оригинальные термонакопители (Петровский и др., 2008), которые позволяли регистрировать температуру тела с интервалом в 20 минут с точностью не ниже 0,2°C. Для измерения  $t^{\circ}$  в норе использовали специальные почвенные термонакопители, которые закапывали перед уходом хомяков в спячку. У 4-х особей был проанализирован 78 периодов гипотермии на длительность пребывания животных при температуре тела в диапазоне от 1 до 28°. Началом остывания считали момент, когда  $t$  тела начинала устойчиво понижаться не менее чем на 0,05°C за 20 мин, а началом разогрева, когда  $t$  тела начинала подниматься со скоростью не менее 0,05°C за 20 мин. Для сравнения характера протекания спячки в 90-х гг. и в настоящее время у хомяков использовали данные по записи спячки на резцах из остеологической коллекции ПИБР (Клевезаль и др., 2018). В аналогичных условиях были проведены исследования и для двух других видов *M. brandti* и *C. cricetus*.



В лабораторных условиях для изучения суточной активности использовали инфракрасные датчики движения (PIR).

**Полевые исследования.** В полевых условиях применяли радиотелеметрию, метод повторных отловов и использовали фотоловушки. Полевые данные по суточной активности и характеру использования территории хомяком Радде получили с использованием метода электронных колец (FAIS – система идентификации животных в поле). Метод основывается на использовании подкожных электронных чипов и считывающих колец. Кольца оборудованы датчиками в два фотоэлектрических барьера друг над другом. При прохождении чипированных особей через кольцо автоматически фиксируется их индивидуальный номер, время и направление прохода. Данные сохраняются на прилагаемом к каждому кольцу регистрирующем устройстве. На площадке исследования метят всех особей и наносят на карту все норы. При этом за площадь участка обитания особи принимали минимальный выпуклый многоугольник – MBM (Shoener, 1981), в углах которого расположены норы, хотя бы однократно использованные данной особью.

**Методы статистической обработки данных.** Для статистической обработки данных использовались программы (Statistica 10.0), а для обработки данных термонакопителей Петровского – программы Ecologger 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.

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

Влияние периода наблюдений на изменение зависимых переменных (фактор

на долю зерновых и численность хомяка) мы проанализировали с использованием дисперсионного анализа (ANOVA и ANCOVA).

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

Методы исследования и объем проведенных полевых и лабораторных 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 в ЛУ (8♂ и 1♀)	240 часов для каждой особи
фотоловушки	n = 3, (1♂ и 2♀)	364 фото; 56 видео

### ГЛАВА 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводились в террасных агроландшафтах в двух районах Дагестана (Хунзахский и Кулинский), отличающихся долей зерновых в посевах. Первый участок исследования находился в Хунзахском районе (1700 м н.у.м.), где в настоящее время, как и на большей части территории Горного Дагестана, в посевах существенно преобладают (70–75 %) овощные культуры (морковь, картофель, капуста), а на посевах зерновых приходится не более 7% площади. Второй участок исследования находился в Кулинском районе (2200 м н.у.м.), где, в отличие от большинства других горных районов, доля зерновых в посевах

осталась относительно высокой и составляла около 40%. Модельные участки для детальных исследований были выбраны в Хунзахском районе, что позволяло использовать для сравнительного анализа материалы К.З. Омарова (1995), полученные им в 90-х годах в той же местности при изобилии зерновых кормов.

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

В 90-х годах в условиях изобилия зерновых кормов ареал хомяка Радде был сплошным и они встречались в агроландшафтах практически всех сел Хунзахского района, а численность достигала 25–58 ос/га (Омаров, 1995). В настоящее время стабильная популяция хомяка Радде отмечена только в агроландшафтах с. Мочох, единичные особи или жилые норы отмечены еще в двух селах (Харахи и Гонох). Таким образом, ареал хомяка Радде стал фрагментированным. Тенденция снижения численности хомяков отмечается с 2005 года, что по времени совпадает с массовым сокращением посевов зернобобовых культур в Хунзахском районе. Учитывая, что все остальные абиотические и биотические факторы практически не изменились за это время, мы предполагаем, что именно изменения в структуре земледелия стали основной причиной резкого падения численности хомяка Радде в Хунзахском районе. Подтверждением этому служат наши учеты, проведенные в Кулинском районе Дагестана в 2016–2017 гг., где в отличие от Хунзахского района в агроландшафтах сохранилась высокая доля посевов зерновых до 40%. При этом плотность популяции хомяков сохранилась на относительно высоком уровне (12,5 ос/га). Интересно, что аналогичные тенденции (резкое снижение численности) после замещения посевов зерновых на овощные культуры (капуста) на Левашинском плато (Дагестан) отмечены нами и для другого, родственного вида – хомяка Брандта (Омаров, Чунков, 2019).

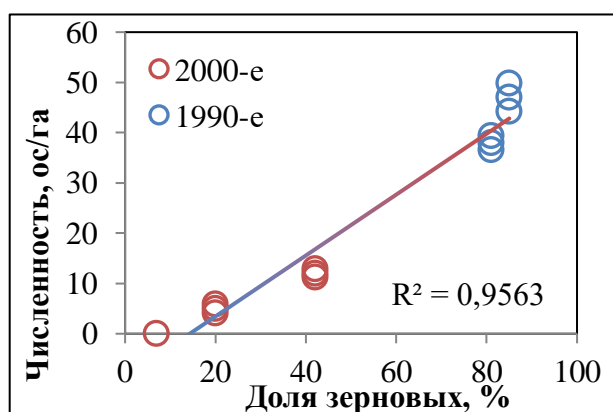
Учеты численности хомяка Радде, проведенные в разных районах Дагестана показали, что в 2000-е годы его численность сократилась в 6 раз по сравнению с 1990-ми годами (различия высоко значимы, табл. 2).

Таблица 2. Результаты сравнения доли зерновых в посевах и численности хомяка Радде (дисперсионный анализ ANOVA) 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
$F_{1,11}$	<b>87,8, <math>p &lt; 0,00001</math></b>	<b>157,7, <math>p &lt; 0,00001</math></b>

При этом значительно сократилась и доля зерновых посевов среди сельскохозяйственных культур – более чем в 3 раза. Ковариационный анализ



(ANCOVA) показал, что доля зерновых сильно и положительно влияет на численность хомяка (рис. 2;  $F_{1,10} = 15,5$ ,  $p = 0,003$ ), тогда как временной период имеет достоверный, но меньший эффект ( $F=7,1$ ,  $p=0,023$ ).

Рис. 2. Численность хомяка Радде в разные периоды (1990-е и 2000-е годы) и в зависимости от доли посевов зерновых.

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

Для хомяка Радде характерна облигатная спячка с последовательным снижением температуры тела в каждом эпизоде гипотермии до  $+1^{\circ}\text{C}$  и наличием периодических спонтанных пробуждений с повышением температуры до  $36,6^{\circ}\text{C}$  (рис. 3). Время, проводимое в состоянии гипотермии постепенно увеличивается, и самые длительные эпизоды гипотермии наблюдались между концом декабря и серединой марта, а в последующем они начинают сокращаться в плоть до полного выхода хомяков из спячки. При всех эпизодах гипотермии снижение температуры тела происходило значительно медленнее ( $18 \pm 0,7$ ч), чем ее повышение до состояния нормотермии (за  $5 \pm 0,3$  ч.) ( $t=15,7$ ;  $n=156$ ;  $p < 0,001$ ) ( $35-37^{\circ}\text{C}$ ), стремительная фаза которого занимала всего 1,5–2 ч. Средняя продолжительность одного периода гипотермии у хомяка Радде была  $166 \pm 9$  ч (для 4 особей;  $n=86$ ), с максимальной продолжительностью – 327 ч, а средняя продолжительность периода нормотермии составила  $14 \pm 1,3$  ч. Средняя продолжительность времени, которое

одна особь провела в состоянии гетеротермии составила  $186,2 \pm 12,9$  дней (для 4 особей).

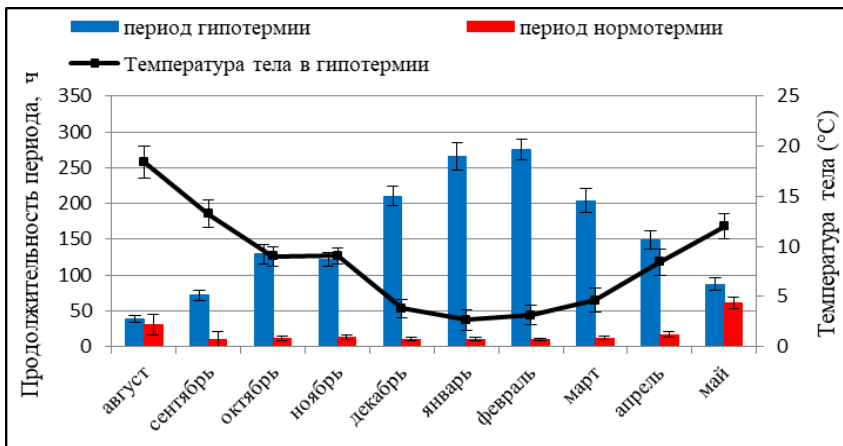


Рис. 3. Длительность периодов гипотермии, нормотермии и изменение температуры тела при гипотермии у хомяка Радде во время спячки (для 4 особей, 78 пер. гип., 74 пер. норм.).

Длительность периодов гипотермии отрицательно коррелировала с температурой тела подопытных животных ( $R = -0,88$ ,  $n = 78$ ;  $p < 0,001$ ). Так у *M. raddei* в Дагестане, перезимовавшего с термодатчиком в ЕУ, длительность нормотермии в течение 6–7 периодов уменьшалась от 34 до 15 ч, а в течение последующих 12-ти периодов менялась незначительно, в пределах 10–13 ч. Наконец, в течение последних 5 периодов повышалась с 16 до 62 ч. При этом периоды гипотермии плавно увеличивались с 2 до 13 суток ко второй половине спячки, а потом снижались. Всего, из 25 периодов гипотермии, 20 длились более 4 суток (рис. 4, а). При этом отметим, что общая картина спячки в ЕУ хомяков не зависела от места проведения исследований. Так длительность периодов гипо-

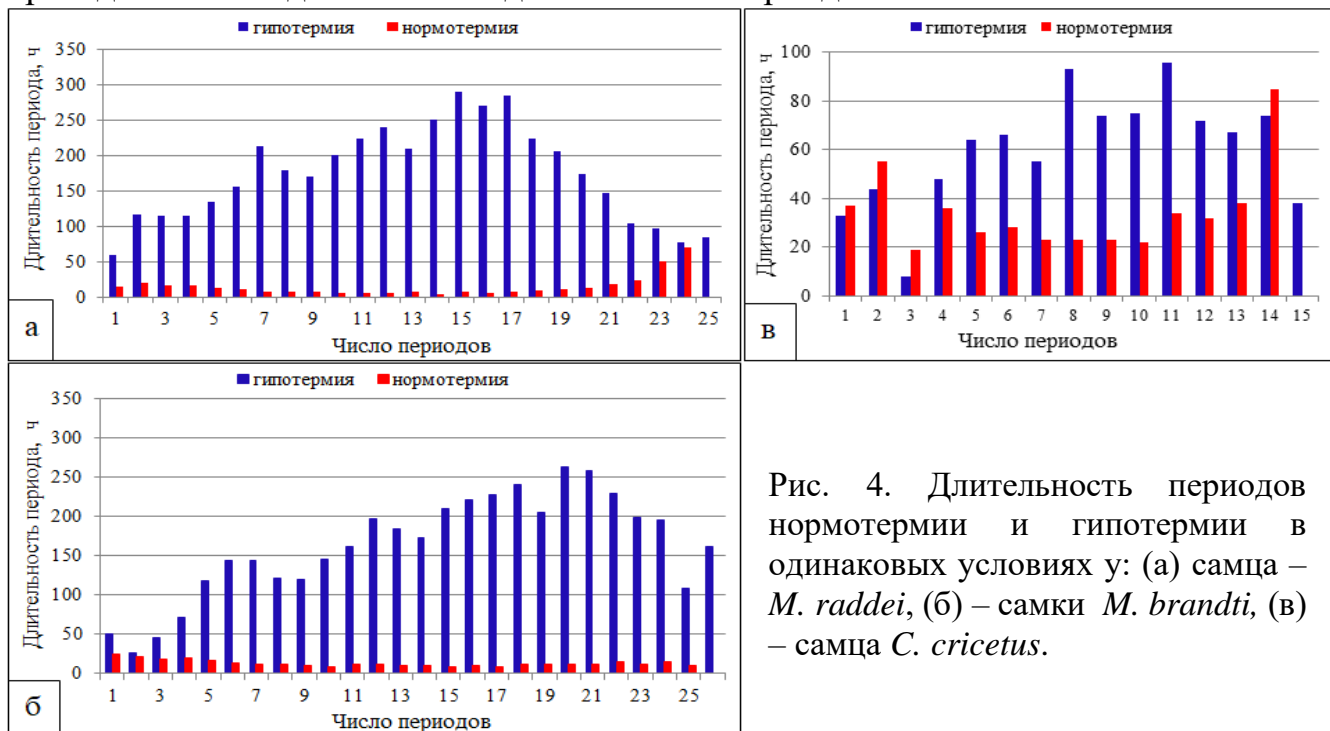


Рис. 4. Длительность периодов нормотермии и гипотермии в одинаковых условиях у: (а) самца – *M. raddei*, (б) – самки *M. brandti*, (в) – самца *C. cricetus*.

и нормотермии у особей *M. raddei* перезимовавших в с. Хунзах и у одной особи на НЭБ «Черноголовка» менялись сходным образом (Клевезаль и др., 2012; 2018).

Интересно, что характер протекания спячки *M. brandti* в ЕУ очень похож на картину спячки *M. raddei*, и отличается от опубликованных ранее данных по первому виду (Batavia et. al., 2013) (рис. 4, б). У *M. brandti*, на фоне постепенного снижения температуры тела до 3,7°C, постепенно увеличивается продолжительность периодов гипотермии. Они составляют в среднем 162,4±12,9 ч., а периоды нормотермии: 13,4±0,8 ч. В среднем *M. brandti* проводит в спячке 176±0,5 суток. У *M. raddei* периоды нормотермии только в 5 случаях, в начале и в конце спячки, были больше суток (рис. 4, а), а у *M. brandti* и вовсе только в 2 случаях, в начале спячки (рис. 4, б). Тогда как, у *C. cricetus* длительность периодов гипотермии не превышала 6 суток, а периоды нормотермии практически во всех случаях были не менее суток (рис. 4, в). В конечном итоге 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. 3).

Таблица 3. 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	<b>14,04</b>	<b>&lt;&lt;0.001</b>	<b>-8,13</b>	<b>&lt;&lt;0.001</b>
brandti VS cricetus	<b>-14,30</b>	<b>&lt;&lt;0.001</b>	<b>5,91</b>	<b>&lt;&lt;0.001</b>

Примечания. Достоверные различия выделены жирным шрифтом.

Интересно, что ход зимней спячки у хомяка Радде сходен с таковым у длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus*) и черношапочного сурка (*Marmota camtschatica*) и периоды гипотермии составляли 16 – 20 дней (Ануфриев, 2019). Еще одним отличием являлось то, что хомяк Радде и хомяк Брандта при снижении температуры в ноябре ЛУ ниже 0°C все животные погибли. В ЕУ диапазон температур в норе, при котором животные находились в спячке, составлял от +3°C до +17°C, в среднем 7,8±0,3 °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. В то же время, сурки и суслики могут находиться в состоянии гипотермии при

минусовых температурах в норе и даже понижать свою температуру тела до небольших минусовых значений (Ануфриев, 2019).

В ходе полевых исследований проводилось измерение массы тела всех отловленных хомяков. Минимальная масса тела зарегистрирована для хомяка Радде после выхода из спячки ранней весной (рис. 5, а). Так, масса тела хомяков до ухода в спячку (август–сентябрь), составляла у самцов  $296 \pm 12$  г и  $248 \pm 9$  г у самок. После выхода из спячки в мае масса тела была меньше и колебалась в пределах  $210 \pm 13$  г ( $t=5,3$ ;  $n=30$ ;  $p<0,001$ ) у самцов и  $152 \pm 9$  г ( $t=7,6$ ;  $n=22$ ;  $p<0,001$ ) у самок (рис. 5, а). Аналогично с *M. raddei* (рис. 5, а) у *M. brandti* минимальная масса тела также зарегистрирована весной после выхода из спячки и составляла  $96 \pm 10$  г. и постепенно увеличиваясь достигала максимума в сентябре ( $175 \pm 14$  г.: рис. 5, б). В то время как хомяки рода *Mesocricetus*, как и другие облигатные гибернаторы теряют массу тела во время спячки, есть виды, которые сохраняют, а в некоторых случаях увеличивают ее: хомячок Эверсманна (*Allocricetulus evermanni*), монгольский хомячок (*Allocricetulus curtatus*) и *C. cricetus* (Ушакова, 2010; Кузнецова, 2019).

Как известно, важное значение для выживания в неблагоприятные периоды имеют зимние запасы, которые характерны для многих зимоспящих видов. У хомяка Радде они составляют 2,8–4,31 кг зерна в сухом весе (Магомедов, Омаров, 1994), а у хомяка Брандта 1,5–2,5 кг зерна и картофеля (Погосян, 1951).

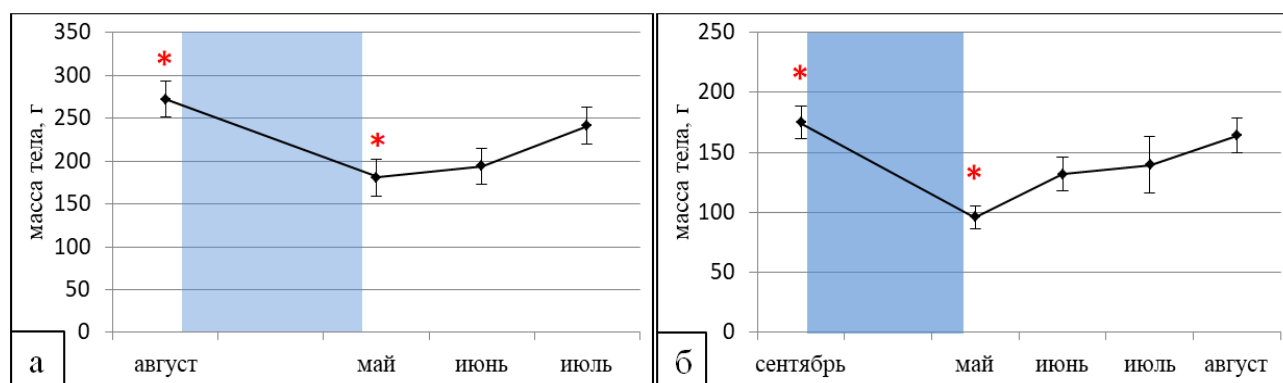


Рис 5. Масса тела хомяков (а) – *M. raddei* и (б) – *M. brandti*. Синим цветом обозначен период спячки; \* $p<0,001$ .

Как и другие облигатные гибернаторы хомяк Радде и хомяк Брандта не питаются в период спячки, а запасы в основном используют весной. Об этом свидетельствуют: кратковременные периоды нормотермии, падение массы тела во время спячки, а также запасы, найденные в норах весной. Запасы позволяют

хомякам в Горном Дагестане в условиях короткого вегетационного периода начинать размножаться до начала вегетации. Это позволяет сеголеткам набрать необходимую массу тела и сделать зимние запасы корма, т.е. обеспечить себе успешную зимовку. Подобная стратегия характерна для *S. undulatus* (Свириденко, 1953) и для самцов арктического суслика (*Spermophilus parryi*) (Buck, Barnes, 1999; Gillis et al., 2005), которые выходят из спячки раньше самок на 7-15 дней. Ранний выход самцов в условиях короткого летнего периода необходим, для того чтобы набрать массу тела и запустить генеративную функцию на что уходит от 7 до 21 дней.

Параллельно с данными, полученными с термодатчиков, был проведен анализ «записи» зимней спячки на резцах, которая у хомяка Радде была впервые обнаружена нами (Клевезаль и др., 2018) (рис. 6). Общая динамика изменения ширины приростов «зоны спячки» совпадала с изменением длительностей периодов нормотермии во время спячки (рис. 7 а, б). Сходная «зона спячки» была обнаружена на поверхности резцов у 6 из 9 хомяков, пойманных в природе в июне – начале июля (табл. 4). Рассчитанное по числу приростов время пробуждения особей после спячки совпало с данными полевых наблюдений о времени выхода из спячки в данном регионе (Омаров, 1995).



Рис. 6. Базальная часть нижнего резца с четкими приростами. Указан первый четкий прирост; выше – приросты не четкие.

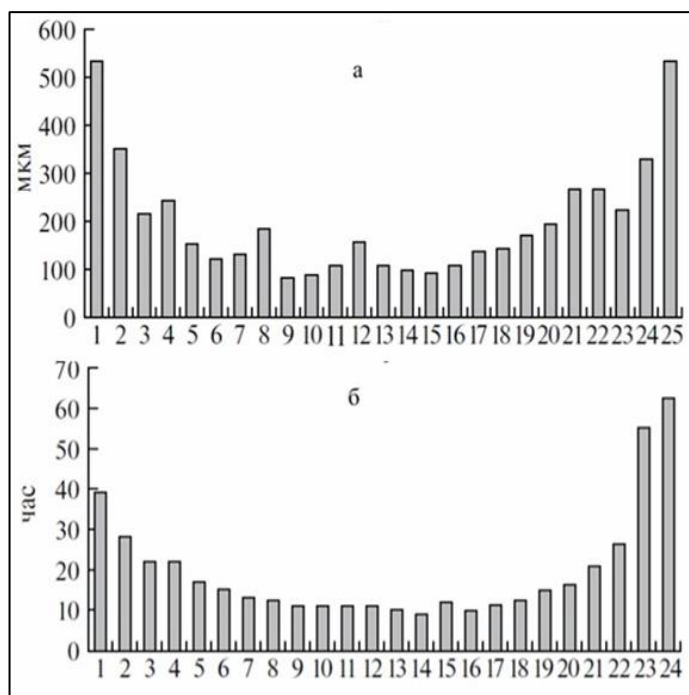


Рис. 7. Изменение ширины приростов «зоны спячки» от апикальной к базальной ее части по данным цифрового микроскопа; по оси абсцисс – порядковый номер прироста (а) и длительность периодов нормотермии во время спячки (б) хомяка № тЗ.



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 (табл. 4). Таким образом, период спячки и время выхода из нее у *M. raddei* не претерпел существенных изменений за последние почти 30 лет. Возможно, спячка этого вида глубоко детерминирована.

Таблица 4. 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
п1	самец	05.07.1990	*43	до 16.05.1990
п2	самка	06.07.1990	37	30.05.1990
п3	самец	16.06.1991	47-54	23-30.04.1991
п4	самец	17.06.1991	56	24.04.1991
п5	самка	18.06.1991	54	25.04.1991
п6	самец	19.06.1991	52	28.04.1991
п7	самка	22.06.1991	28	25.05.1991
п8	самец	22.06.1991	*39	до 14.05.1991
п9	самец	19.06.1991	*48	до 28. 04.1991
т1	самец	<sup>1</sup> 10.04.2011	погиб	28.03.2011
т2	самка	27.04.2014	<sup>2</sup> ?	21.04.2014
т3	самец	05.06.2017	12	21.05.2017
т4	самка	30.04.2012	<sup>2</sup> ?	до 27.04.2012

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

Аналогичные исследования, проведенные на одной особи *M. brandti* и двух особей *S. cricetus* в Дагестане, с вшитыми термодатчиками, показали следующее. У самки *M. brandti* на участке резца, образованном в период спячки, был четкий рисунок узких суточных приростов, число которых соответствовало количеству эпизодов нормотермии. Однако, корреляции с длительностями эпизодов нормотермии отсутствовала, в отличие от *M. raddei*. В то же время, у *S. cricetus*, рисунок суточных приростов в «зоне спячки» был явно нарушен, или не обнаружен вовсе. Хотя длительность и глубина периодов гипотермии во время спячки может влиять на формирование узких приростов на поверхности резца, вероятнее всего, определяющим фактором является длительность периодов нормотермии, во время

которых животное может питаться. Пока только можно предполагать, что наличие записи спячки на поверхности резцов одних представителей хомяков и отсутствие – у других определяется характером их питания и условиями зимовки в период спячки. Как было сказано выше, *M. raddei* в течение зимы практически не питается и основную часть запасов (более 80%) используют в весенний период (апрель – май) после выхода из спячки. *C. cricetus* питаются своими запасами в зимний период во время пробуждений, о чем свидетельствуют продолжительные периоды нормотермии, по сравнению с *M. raddei* и *brandti*, а также – сохранение массы тела во время спячки и отмечающееся исследователями появления хомяков на поверхности в зимнее время (Wassmer, 2004; Кузнецова, 2019; Surov et al., 2019; Клевезаль и др., 2020).

## ГЛАВА 6. СУТОЧНАЯ И СЕЗОННАЯ АКТИВНОСТЬ ХОМЯКА РАДДЕ

В 90-е годы, в условиях изобилия зерновых, для хомяков был характерен типичный двухфазный тип дневной активности, с пиками в утренние и вечерние часы (рис. 8, а). Такой тип активности в 90-х годах в полной мере удовлетворял как суточные потребности хомяков в кормах, так и позволяла запасать до 4–5 кг зерна, которым они питались весной после выхода из спячки (Омаров, 1995). Как показали наши исследования, в настоящее время в условиях дефицита зерновых для хомяка Радде характерен преимущественно полифазный тип суточной активности: кроме утренних и вечерних, хомяки активны также и в дневные часы (рис. 8, б).

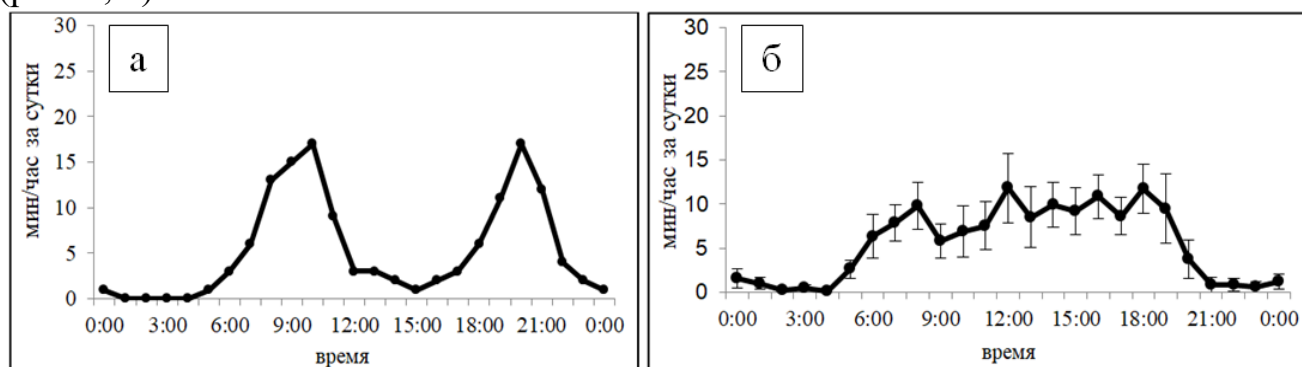


Рис. 8. Суточная активность хомяка Радде в августе (а) - с использованием радиотелеметрии и визуального наблюдения 1991 г. по Омарову (1995 с дополнениями)(n=10); (б) – наши данные в 2012-2014 гг. (для 10 самцов и 10 самок).

Самый низкий уровень суточной активности, как у самцов, так и у самок

отмечался в мае (рис. 9, а). С одной стороны, это связано тем, что у хомяков в это время еще не закончились зимние запасы (гл. 5), а с другой – с низкой продуктивностью растительности в это время в горах. Мы предполагаем, что выход хомяков из спячки уже в мае продиктован необходимостью, в условиях короткого вегетационного периода в горах, как можно быстрее начать размножение, чтобы сеголетки успели накопить жир и сделать необходимые зимние запасы.

В период гона, в июне, для самцов и самок характерен монофазный тип активности в течение суток с 09:00 до 20:00 (рис. 9, б). В июле картина в целом сохраняется, но у самцов отмечается ярко выраженный пик, который приходится на 19:00 (рис. 9, в). В августе у самцов тип активности двухфазный, а у самок – монофазный (рис. 9, г). По сравнению с другими месяцами, активность значительно выше, что объясняется активным запасанием корма. В сентябре взрослые самцы и самки, накопившие уже достаточно жира и сделавшие зимние запасы, уходят в спячку. В этот период активность тех взрослых самок, которые после лактации еще не успели набрать массу тела и сделать запасы, а также сеголеток очень высокая.

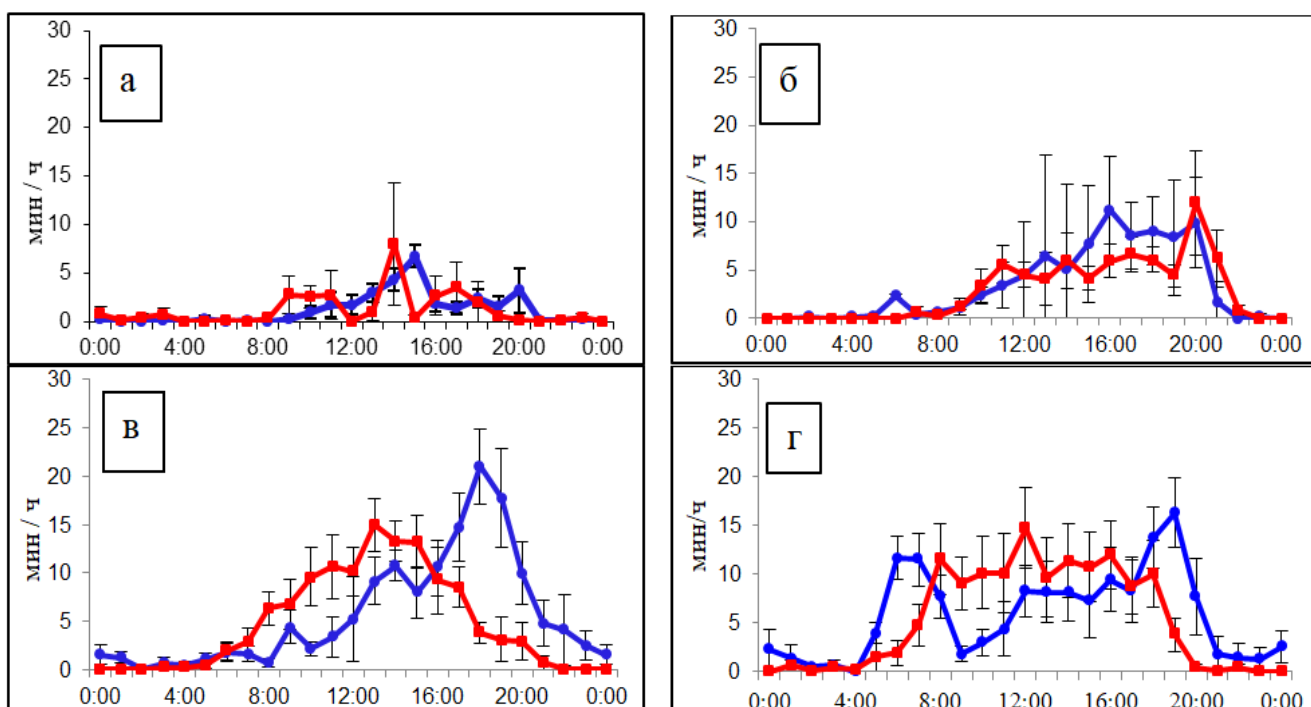


Рис. 9. Внеловная суточная активность самцов и самок в летний период: а – май, б – июнь, в – июль, г – август.

В целом, 75% времени активности самцов и 85% активности самок приходилось на светлое время суток. Различия в активности в зависимости от освещенности были достоверно значимыми (t-критерий для зависимых групп;

самцы:  $n=10$ ;  $t = 3.5$ ,  $p < 0.01$ ; самки:  $n=10$ ;  $t = 5.2$ ,  $p < 0.001$ ).

Общая продолжительность внеуровой активности составила для самцов  $105 \pm 14$  минут, а для самок  $96 \pm 11$  минут ( $t=0,41$ ;  $p=0.68$ ), изменяясь в отдельные дни от 0 до 170 минут у самцов и от 0 до 140 минут у самок (рис. 10, а).

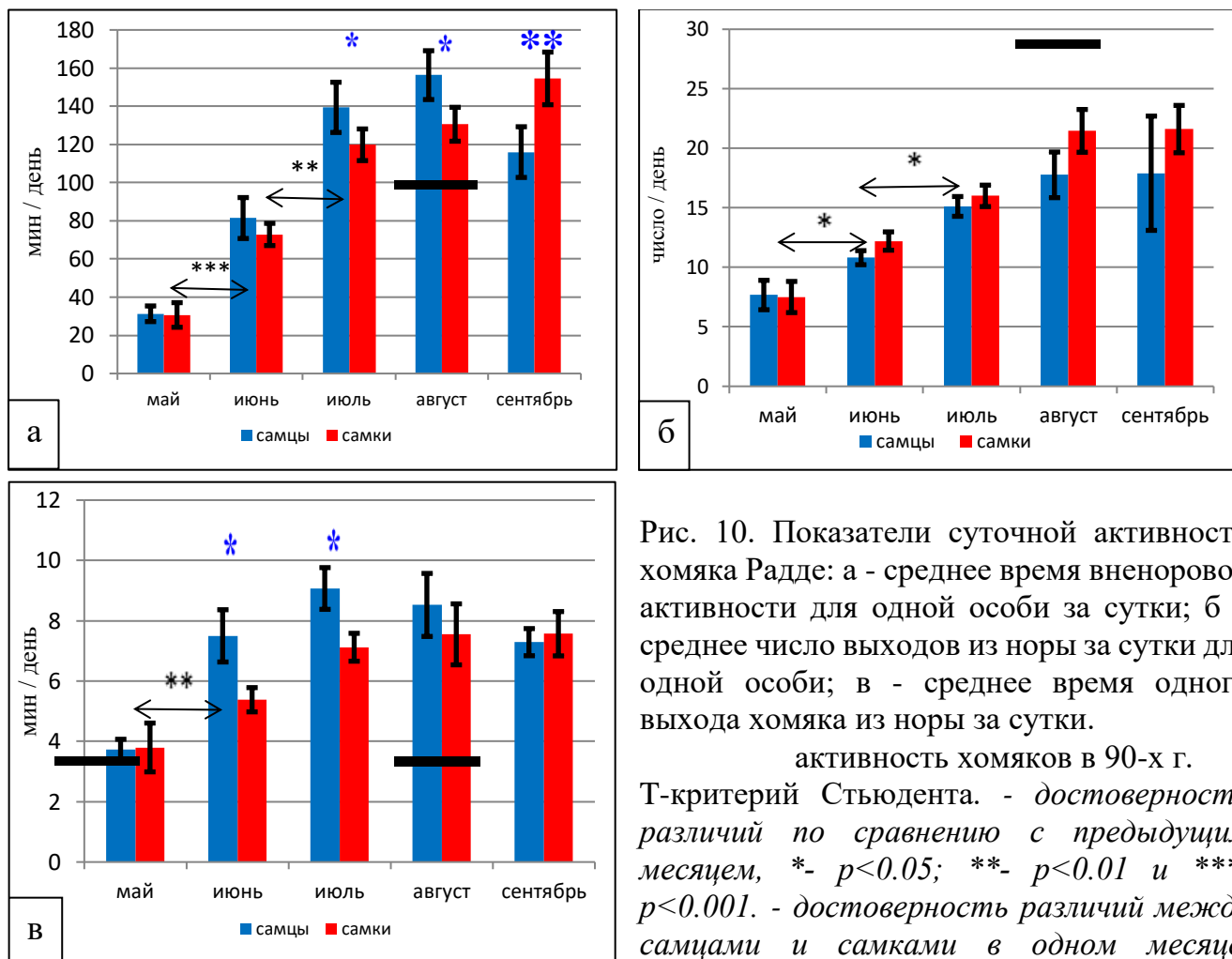


Рис. 10. Показатели суточной активности хомяка Радде: а - среднее время внеуровой активности для одной особи за сутки; б – среднее число выходов из норы за сутки для одной особи; в - среднее время одного выхода хомяка из норы за сутки.

активность хомяков в 90-х г.  
Т-критерий Стьюдента. - 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 \*\*\* -  $p < 0.001$ .

Более высокая внеуровая активность самцов объясняется тем, что у самок низкая активность в период лактации – из-за этого у них жиронакопление и запасание корма начинается позже на один месяц. В июне–июле отмечается достоверный рост внеуровой активности хомяков, по сравнению с маем ( $t = -11,2$ ;  $n=18$ ;  $p < 0,001$ ). При этом время, проведенное вне норы, остается на стабильно высоком уровне вплоть до залегания в спячку (рис. 10, а). Число выходов из нор в поле у самок больше, чем у самцов (рис. 10, б), но при этом каждый выход менее продолжителен (рис. 10, в), что, в конечном итоге, отражается на характере использования территории в разные периоды активности.

Исследования суточной активности *M. raddei*, проведенные в лабораторных условиях, показали, что, в отличие от природных условий, активность *M. raddei* смещена на ночные часы с (20.00 до 08.00) и не имеет ярко выраженных пиков активности. Среднее время активности в лаборатории было в два раза выше ночью ( $3.1 \pm 0.3$  мин/ч) по сравнению со светлым временем суток ( $1.5 \pm 0.2$  мин/ч):  $n=8$ ;  $t=3.94$ ;  $p<0.01$ .

Интересно, что как показали наши полевые исследования, проведенные в 2016-2017 гг. на Левашинском плато, показатели вненоровой активности хомяка Брандта оказались очень близкими с данными полученными для хомяка Радде. Мы видим, что в условиях низкой обеспеченности зерновыми кормами у двух близкородственных видов типы суточной активности очень схожи.

Таким образом, очевидно, что причиной изменения вненоровой активности хомяка Радде, 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 и поэтому их активность включает и дневное время суток. Кроме того, на повышение активности хомяков могла оказать влияние также необходимость устанавливать коммуникативные контакты в условиях низкой плотности популяции.

## **ГЛАВА 7. ХАРАКТЕР ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ ХОМЯКОМ РАДДЕ**

В 90-х годах в условиях обилия зерновых кормов численность хомяков была очень высокой и для них была характерна жесткая индивидуализация территории, а радиус активности ограничивался индивидуальными участками, которые не перекрывались и составляли на межевых склонах  $160-175$  м<sup>2</sup>, а на с/х  $40-45$  м<sup>2</sup> (Омаров, 1995). В настоящее время в разреженной популяции, хомяки свободно передвигаются по всей территории, не ограничивая свою активность небольшим участком. Как следствие, площадь участков обитания, оцененная суммарно за три летних месяца, увеличилась и составила у самцов  $1567 \pm 314$  м<sup>2</sup> ( $n=13$ ), а у самок  $363 \pm 58$  м<sup>2</sup> ( $U=37$ ;  $n=14$ ;  $p<0,05$ ) (рис. 11). Участки обитания самцов в большинстве случаев перекрываются (в отличие от 90-х гг.), а участки обитания взрослых самок

изолированы друг от друга. Коэффициент перекрытия участков обитания (КПУ) для самцов равнялся в среднем 0,64 – 0,72, а для самок 0,35 – 0,38. Такая стратегия использования территории самцами и самками с некоторыми модификациями характерна для многих видов семейства хомяковых (Карасева, 1962; Thompson, 1982; Васильева, Суров, 1984; Соколов и др., 1989; Суров и др., 1989; Рюриков, 2003).

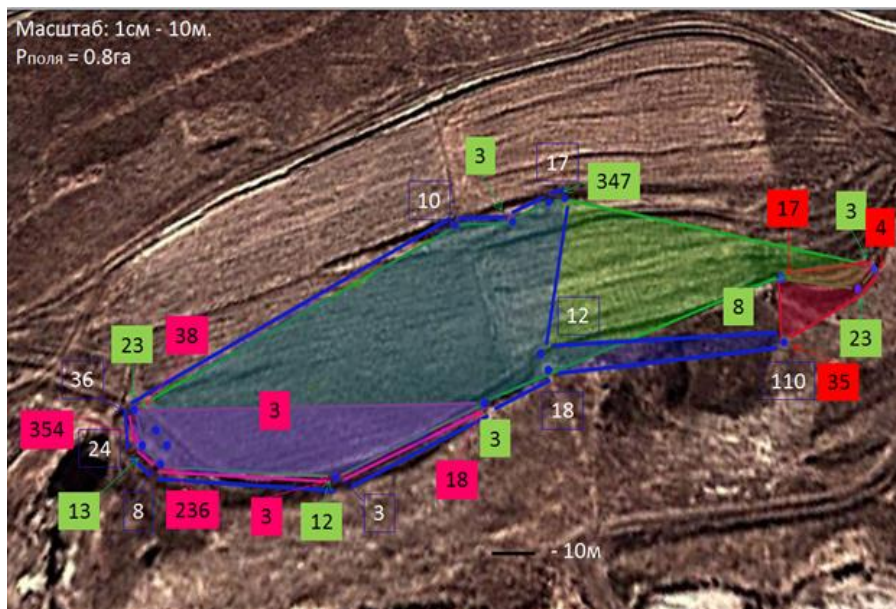


Рис. 11. Участки обитания в летний период (синим и зеленым цветом обозначены для двух самцов, а красным и розовым цветами для двух самок в агроландшафтах с. Мочох 2012 г. В квадратах указано число посещений хомяками норы.

Как мы предполагаем, другим изменением в социальном поведении хомяков по сравнению с популяцией 90-х годов, может быть увеличение коммуникабельности животных. Так, частота заходов в «чужие» норы показывает, что она не привязана к сезону спаривания, а сохраняется высокой в течение всего лета (рис. 12).

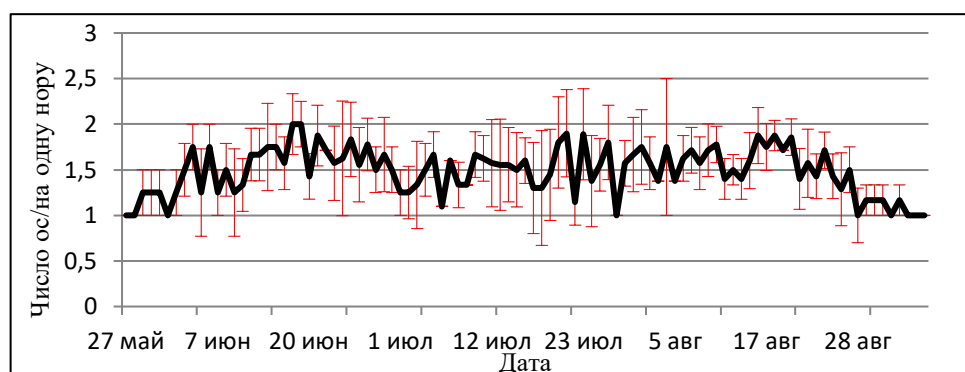


Рис. 12. Среднесуточная посещаемость нор в летний период (2012-2013 гг.).

Только в мае и сентябре число посещений было меньше: эти два месяца (вместе) отличаются от трех летних: ANOVA,  $F=45.91$ ,  $p < 0.01$ , а три летних месяца между собой не различаются: ANOVA,  $F=1.14$ ,  $p=0.322$ . Следовательно,

разрежение популяции привело к росту числа контактов между особями (рис. 12).

Как правило, одну нору одновременно использовали разнополые особи. Наибольшая продолжительность нахождения в одной норе отмечена в начале лета в период гона хомяков (рис. 13). Случаи совместного использования нор однополыми особями в течение всего периода активности регистрировались очень редко. Такое резкое увеличение числа социальных контактов, очевидно, связано с необходимостью поддерживать коммуникативные контакты в условиях низкой численности и поиском более богатых кормовых угодий.

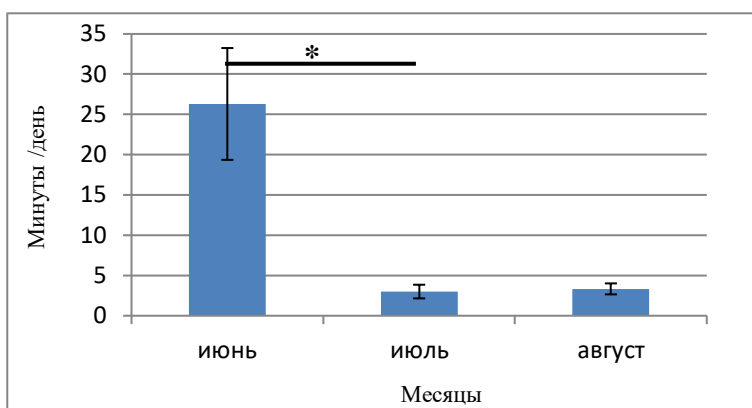


Рис. 13. Суточная и сезонная динамика совместного пребывания самцов и самок в одной норе (2012-2013 гг.). Тест Манна-Уитни, (\*) –  $p < 0.05$ .

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

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 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 и 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.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю К.З. Омарову за ценные советы и редактирование текста диссертации, а также всем сотрудникам лаборатории экологии животных ПИБР ДФИЦ РАН и сотрудникам ИПЭЭ РАН за проявленный интерес к данной работе. Отдельная благодарность А.В. Сурову, М-Р.Д. Магомедову, П. Фритцше, Н.Ю. Феоктистовой, М.В. Ушаковой, Г.А. Клевезаль, Д.В. Петровскому, Н.С. Поплавской, Н.А. Щипанову, А.В. Чабовскому и А.О. Опаеву за оказанную помощь и поддержку на различных этапах выполнения диссертации. Отдельную благодарность приносим всем жителям села Мочох за доброжелательное отношение и понимание важности проводимых исследований. Исследования были поддержаны и финансировались грантом РФФИ: № 12-04-90845-мол\_рф\_нр; № 13-04-90769 мол\_рф\_нр. и № 20-04-00102 а.

## **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. – 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. - 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, **М.М. Chunkov**, K.Z. Omarov // Поволжский экологический журнал. – 2020. – № 1. – С. 44 – 51.

Статьи в сборниках и тезисы конференций:

1. Omarov K.Z., Surov A.V., Ushakova M.V., **Chynkov M. M-R.**, Ryurikov G.B. The status of the population and character of the usage of the territory by hamsters from the genus *Mesocricetus* in the conditions of reduction of sowings in Mountainous Dagestan // Proceedings of the international conference "Biological diversity and conservation problems of the fauna of the Caucasus". Yerevan: «АСОГИК», 2011. P. 220-223.

2. Ushakova M.V., Surov A.V., **Chynkov M. M-R.**, Omarov K.Z. Hibernation of ciscaucasian hamster (*Mesocricetus raddei*) // Там же. 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. Черноголовка - М.: Товарищество научных изданий КМК, - 2014. - С. 141.

4. Fritzsche P., Ushakova M.V., **Chunkov M.M.**, Omarov K.Z., Weinert D and Surov A.V. Daily activity patterns of hamster species differ in the laboratory and the field - new data from *Mesocricetus raddei* // 14<sup>th</sup> Rodens et Spatium. International Conference on Rodent Biology. - Lisbon, 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 // Мат-лы конф. «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследовании молодых ученых». – Москва, 2014. – С. 216-217.

6. **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, 2016. - С. 454.

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

8. **Чунков М.М.**, Омаров К.З. Состояние популяций и основные факторы депрессии численности хомяков рода *Mesocricetus* в Горном Дагестане // Мат-лыкон. «Биоразнообразие Кавказа и Юга России». Махачкала:ДГУ, 2017. -С. 530-534.

9. 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.

10. **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. Махачкала: ИПЭ, 2018. - С. 526.

11. **Чунков М.М.** Влияние характера землепользования на популяцию хомяка Радде (*Mesocricetus raddei avaricus*) во Внутреннегорном Дагестане // Межрегиональная научно-практическая конференция «Актуальные проблемы особо охраняемых природных территорий». - Махачкала, 2018. С. 310.

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

Подписано в печать

Формат 60x841/16. Печать ризографная. Бумага офсетная.

Гарнитура «Таймс». Усл. п. л. 1. Тираж 100 экз.

Отпечатано в издательско-типографском участке ИПЭ РД

Дахадаева 21. Тел.: 8-988-2919-920