

**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СУТОЧНОЙ АКТИВНОСТИ
ПОЛУДЕННОЙ (*MERIONES MERIDIANUS* PALLAS, 1773)
И ТАМАРИСКОВОЙ (*M. TAMARISCINUS* PALLAS, 1773) ПЕСЧАНОК
В МЕСТАХ СОВМЕСТНОГО ОБИТАНИЯ**

С.А. Шилова, Д.Ю. Александров

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 117119, Москва, Ленинский пр., 33*

Поступила в редакцию 12.05.02 г.

Сравнительный анализ суточной активности полуденной (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) и тамарисковой (*M. tamariscinus* Pallas, 1773) песчанок в местах совместного обитания. – Шилова С.А., Александров Д.Ю. – Работа проведена в полупустыне Калмыкии (Черные Земли) в 1996 – 2000 гг. Здесь тамарисковые и полуденные песчанки занимают сходные биотопы и образуют смешанные поселения. В течение суток активность учитывалась путем отлова в живоловки зверьков, имеющих индивидуальные метки. Одновременно обследовалось пять ключевых участков. Оба вида были активны только в ночные часы. Установлено, что в течение ночи активность тамарисковых и полуденных песчанок полностью совпадает. Во всех изученных биотопах наземная активность была синхронной и не зависела от преобладания того или иного вида. Песчанки, индивидуальные участки которых перекрывались, также выходили на поверхность одновременно. Таким образом, у тамарисковых и полуденных песчанок, живущих совместно, не отмечено расхождения во времени наземной активности. Гипотеза, предполагающая, что асинхронность суточной активности может быть одним из механизмов, снижающих конкуренцию между этими видами, не подтвердилась.

Ключевые слова: полупустыня, полуденная песчанка, тамарисковая песчанка, суточная активность, изоляция во времени, Черные Земли, Калмыкия.

Comparative analysis of daily activity of Midday Gerbil (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) and Tamarisk Gerbil (*M. tamariscinus* Pallas, 1773) in areas of their joint habitat. – Shilova S.A., Aleksandrov D.Yu. – This work has been conducted in Kalmykia (Chernie Zemli) semi-desert in 1996-2000. Here tamarisk and midday gerbils inhabit the same biotops and form joint settlements. During 24 hours their activity was studied by catching of animals, having individual marks, in live-traps. Five key study sites were observed simultaneously. Both species were active during the night hours only. It was found that activity of tamarisk midday gerbils was overlapped in full. Their outside activity of these species was synchronous and it wasn't depended on prevalence of one of these species. Gerbils, having overlapped home ranges, left their burrows at the same time also. Thus any divergence of outside activity period of inhabited joint areas tamarisk gerbils and midday gerbils wasn't found. Hypothesis, supposed that daily activity asynchronism can be one of mechanism to decrease competition between these species, hasn't been confirmed.

Key words: semi-desert, Midday Gerbil, Tamarisk Gerbil, daily activity, time isolation, Chernie Zemli, Kalmykia.

Выявление экологических механизмов, обеспечивающих совместное существование близкородственных видов в зонах симпатрии, помогает вскрыть многие важные закономерности устойчивости экосистем. На протяжении нескольких лет авторы статьи изучают этот вопрос на модели полуденной (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) и тамарисковой (*M. tamariscinus* Pallas, 1773) песчанок, которые на юге Калмыкии обра-

зуют обширные совместные поселения. Динамика расселения этих видов в Калмыкии достаточно своеобразна. На протяжении последних пятидесяти лет в период масштабного опустынивания здесь образовались стабильные поселения полуденной песчанки – псаммофильного вида. Однако в конце прошлого столетия, в результате сокращения пастбищных нагрузок на всей территории юга Калмыкии, начался процесс восстановления растительного покрова и зарастания развеваемых песков. Эти изменения вызвали увеличение численности тамарисковой песчанки, в питании которой преобладают зеленые корма (Шилова и др., 2001). Интенсивность питания этого вида коррелирует с ритмом развития растительности (Магомедов, Ахаева, 1993).

В районе исследований (Черные Земли) в последнее десятилетие тамарисковые песчанки заселили практически все характерные для этой местности биотопы и стали постоянно встречаться совместно с полуденными песчанками (Исаев, Шилова, 2000). Таким образом, появилась удобная модель для изучения специфики межвидовых взаимоотношений этих близкородственных видов и выявления популяционных механизмов, обеспечивающих их совместное существование.

Как показали предыдущие исследования авторов, на юге Калмыкии оба вида песчанок образуют совместные поселения во многих биотопах (злаковое разнотравье на бугристых песках, посадки кандыма, заброшенные кошары с рудеральной растительностью и т.д.). Лишь в приозерных зарослях тамарикса с близкими грунтовыми водами встречалась только тамарисковая песчанка (Исаев, Шилова, 2000; Шилова и др., 2001.) Таким образом, не обнаружено существенной биотопической изоляции у этих видов на территории Черных Земель.

В результате изучения пространственных взаимоотношений между полуденными и тамарисковыми песчанками в смешанных поселениях было выявлено отсутствие выраженной пространственной обособленности этих видов (Чабовский, Александров, 1996; Александров, 1998). Совместные поселения не отличались четко выраженной пространственной структурой. Индивидуальные участки обоих видов перекрывались. Достоверных корреляций между частотой регистрации на экспериментальном участке особей одного или другого вида обнаружено не было.

Можно предположить, что одним из механизмов изоляции полуденных и тамарисковых песчанок в смешанных поселениях является расхождение во времени наземной активности. Известно, что этот фактор может снижать уровень межвидовой конкуренции у некоторых видов млекопитающих. Так, на модели песчанок показано, что в смешанных поселениях краснохвостых и полуденных песчанок несовпадение ритмов суточной активности в сочетании с другими факторами ограничивает межвидовые взаимодействия (Чабовский, Попов, 1994).

Многочисленные данные подтверждают, что на протяжении всего ареала как тамарисковая, так и полуденная песчанка характеризуются преимущественно ночной активностью, во всяком случае от ранней весны до поздней осени (Ралль, 1939, 1941; Веревкин, Миронов, 1984 и т.д.). Однако, несмотря на общее совпадение периода активности полуденной и тамарисковой песчанок, можно предположить, что в течение ночи в смешанных поселениях наземная активность этих видов может быть асинхронной и рассматривается как механизм снижения конкурентных отношений. Ранее, изучая внутривидовые отношения полуденных песчанок, авторы статьи показали, что у самок, участки которых перекрывались на про-

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СУТОЧНОЙ АКТИВНОСТИ

тяжении ночи, наблюдалась асинхронность наземной активности. Зверьки появлялись на одном и том же участке, но в разное время (Шилова и др., 1983). Авторы статьи пытались выявить эту же закономерность на межвидовом уровне в смешанных поселениях двух видов песчанок, предлагая следующую гипотезу: в период ночной активности появление на поверхности полуденных и тамарисковых песчанок не совпадает по времени, что обеспечивает их возможную изоляцию и снижает межвидовую конкуренцию.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в окрестностях п.Ачинеры Черноземельского района Калмыкии (Черные Земли) в ландшафте суббореальной полупустыни с начала 80-х годов: велись учеты численности, изучались биотопическое распределение и пространственно-этологическая структура обоих видов песчанок (Шилова и др., 1983; Попов, 1988; Чабовский, 1993, 1998; Шилова и др., 2000, 2001).

В качестве экспериментальных участков были выбраны площади размером в 1 га, располагающиеся во всех наиболее типичных биотопах, где проводилось индивидуальное мечение зверьков, пойманных в живоловки. Суточная активность песчанок была изучена на этих же участках. Живоловки в количестве 50 штук располагались в узлах квадратов площадью 100 м². На одном гектаре располагалось 100 квадратов. До начала учета суточной активности проводились многодневные отловы и мечение зверьков, что давало возможность выявить соотношение видов, уровень оседлости популяции, размер и размещение индивидуальных участков. Полученный материал представлен в табл. 1.

Таблица 1

Данные учёта суточной активности песчанок

Год	Дата	Фаза луны	Время заката	Время восхода	Темное время суток	Участки	А		Б		В
							M. m.	M. t.	M.m	M. t.	
1996	1.10	1/4	18.39	6.57	12.18	1	86/75	20/12	76	17	199
1996	1.10	1/4	18.39	6.57	12.18	2	21/13	35/33	21	38	193
1997	14.06	1/4	20.48	5.10	8.22	3	26/18	31/25	20	23	97
1998	4.06	1/4	20.41	5.13	8.38	1	3/2	5/4	2	3	7
1998	4.06	1/4	20.41	5.13	8.38	2	0	17/17	0	9	35
1998	4.06	1/4	20.41	5.13	8.38	4	4/3	10/9	3	4	22
1999	2.06	4/4	20.39	5.14	8.35	1	10/10	14/13	7	10	40
1999	2.06	4/4	20.39	5.14	8.35	2	6/3	25/22	4	13	45
1999	19.09	1/4	19.03	6.44	11.41	5	25/22	2/1	22	2	85
1999	19.09	1/4	19.03	6.44	11.41	1	28/21	3/3	21	2	5
Всего							209/167	162/139	176	121	728

Примечание. Участки: 1 – брошенная кошара среди злаково-полынной степи по супесчаным почвам; 2 – злаковое разнотравье на бугристых песках; 3 – брошенная кошара в полынной степи на суглинистых почвах; 4 – заросли тамариска по песчаным буграм; 5 – брошенная кошара в полынно-злаковой-солянковой степи на суглинистых почвах; А – число песчанок, живущих на площадке за весь период наблюдений (всего/оседлых), Б – число песчанок, зарегистрированных за время изучения суточной активности, В – число регистраций обоих видов песчанок за время изучения активности; M. m. – *Meriones meridianus*; M. t. – *Meriones tamariscinus*.

В период учета суточной активности живоловки проверяли круглосуточно через каждые два часа одновременно на площадках, расположенных в различных биотопах с различным соотношением изучаемых видов. Все наблюдения проведены в ясную и сухую погоду. Поскольку известно, что ночная активность млекопитающих может зависеть от фазы луны (Longland, Price, 1991; Heckler, Brigham, 1999), для суточных наблюдений были выбраны периоды с более или менее однозначным лунным освещением (первая четверть, полнолуние).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В течение всего изученного периода оба вида песчанок характеризовались ярко выраженной ночной активностью. В дневные часы зверьки не появлялись на поверхности. Выход из нор как тамарисковой, так и полуденной песчанки начинается сразу же после захода солнца, в сумерках, и продолжается до рассвета. Общий характер суточной активности обоих видов демонстрирует рис. 1. Видна практически полная синхронность наземной активности обоих видов. Существенных спадов или подъемов активности не наблюдалось.

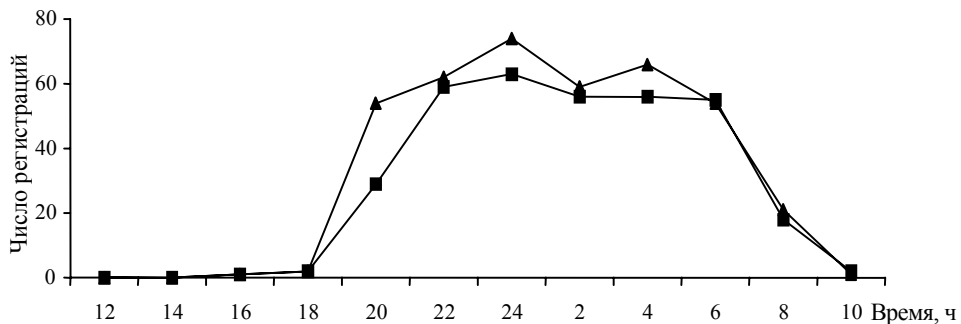


Рис. 1. Суточная активность полуденных (▲) и тамарисковых (■) песчанок (общие данные за период наблюдений)

Некоторые сдвиги в начале и в конце периода активности были замечены при сравнении этих показателей летом и осенью (рис. 2). В начале июня при более коротких ночах активность обоих видов в среднем продолжалась 8 часов. Осенью (октябрь) этот период составляет 12 часов. Тем не менее, время пребывания на поверхности у обоих видов полностью совпадало.

Рассмотрим характер суточной активности песчанок в зависимости от преобладания на участке того или иного вида.

Участок 1. Население участка динамично: на протяжении семи лет (1993 – 2000 гг.) соотношение видов песчанок изменялось. Рис. 3, а иллюстрирует динамику ночной активности зверьков, когда в оседлом населении площадки преобладали полуденные песчанки. Описанный выше характер активности не меняется.

Участок 2. На протяжении всего периода наблюдений здесь преобладали тамарисковые песчанки. В период изучения активности они составляли более 80%

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СУТОЧНОЙ АКТИВНОСТИ

населения. Рис. 3, б демонстрирует динамику ночной активности песчанок на этом участке. Видна та же отмеченная авторами статьи закономерность: период пребывания на поверхности обоих видов полностью совпадает.

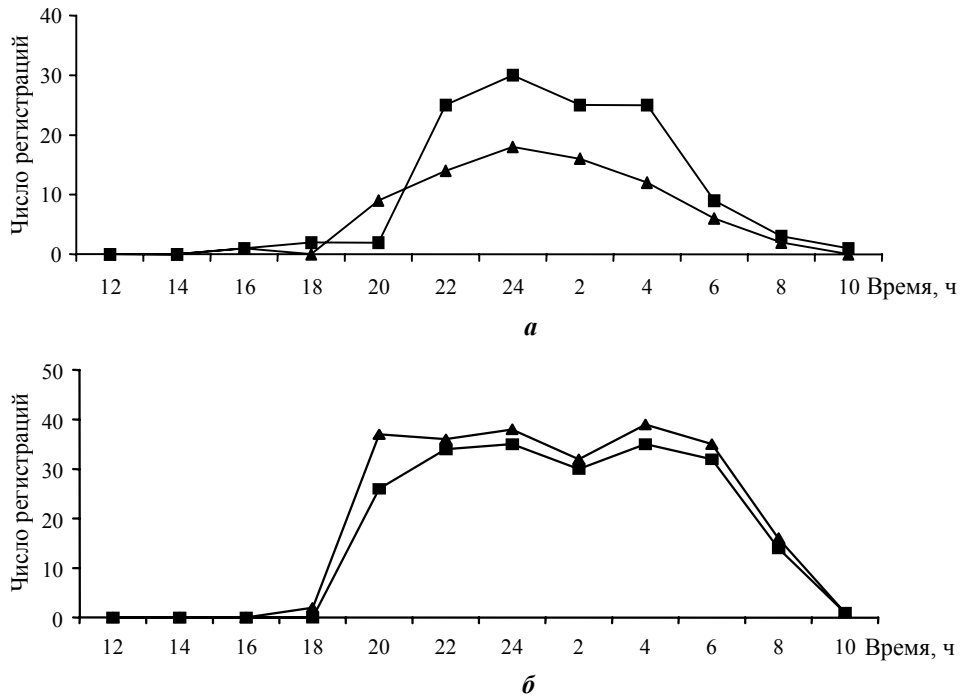


Рис. 2. Суточная активность полуденных (▲) и тамарисковых (■) песчанок летом (а) и осенью (б)

Участок 5. Начиная с 80-х годов и на протяжении всего периода наблюдений эта территория характеризовалась постоянной высокой численностью полуденных песчанок, составляющих здесь не менее 90% населения (рис. 3, в). Динамика ночной активности обоих видов песчанок полностью совпадает и повторяет картину, описанную для других участков.

Таким образом, не выявлено никаких закономерных изменений в суточной активности полуденных и тамарисковых песчанок на различных территориях: вне зависимости от преобладания в биотопе того или другого вида зверьки появлялись на поверхности синхронно и были активны до рассвета. Этот факт могут также подтвердить данные по сравнению активности зверьков на одном и том же участке в годы с различным соотношением тамарисковых и полуденных песчанок (табл. 2).

На одном и том же экспериментальном участке соотношение интересующих нас видов сильно изменялось. Так, летом 1999 г. тамарисковые песчанки составляли здесь почти 60, а осенью – лишь 9.8%. В этот сезон здесь преобладала *M. meridianus*. Тем не менее, никаких отклонений в характере суточной активности зверьков не произошло. Оба вида появлялись на поверхности синхронно в течение всего темного времени (рис. 4).

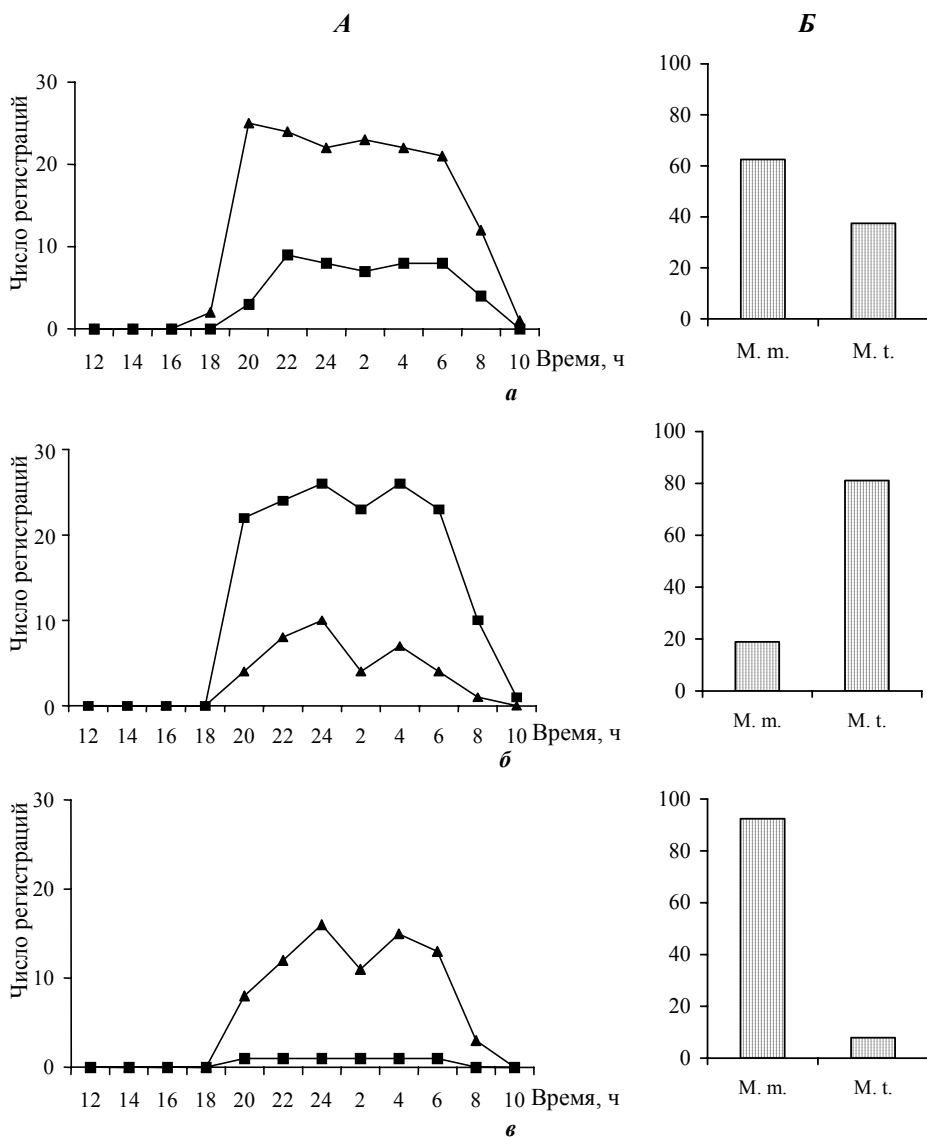


Рис. 3. Суточная активность полуденных (▲, M. m.) и тамарисковых (■, M. t.) песчанок на участках с разным соотношением видов: *А* – динамика активности, *Б* – состав оседлого населения площадки, %

Можно было предположить, что механизмы изоляции во времени проявляются у песчанок на индивидуальном уровне – т.е. у зверьков, индивидуальные участки которых перекрываются, ритмы активности асинхронны. Ранее было показано (Чабовский, Александров, 1996), что полуденные и тамарисковые песчанки используют территорию совместно и их участки перекрываются.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СУТОЧНОЙ АКТИВНОСТИ

Таблица 2

Соотношение видов песчанок на экспериментальном участке 1

Год	Сезон	Численность оседлых зверьков			
		<i>M. meridianus</i>		<i>M. tamariscinus</i>	
		Число	%	Число	%
1996	Осень	86	81.1	20	18.9
1998	Лето	3	37.5	5	62.5
1999	Лето	10	41.6	14	58.4
1999	Осень	28	90.2	3	9.8

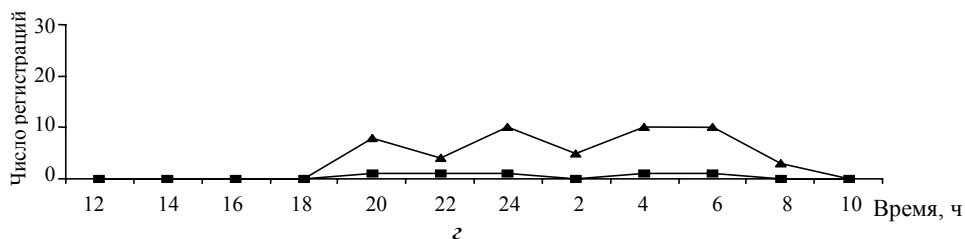
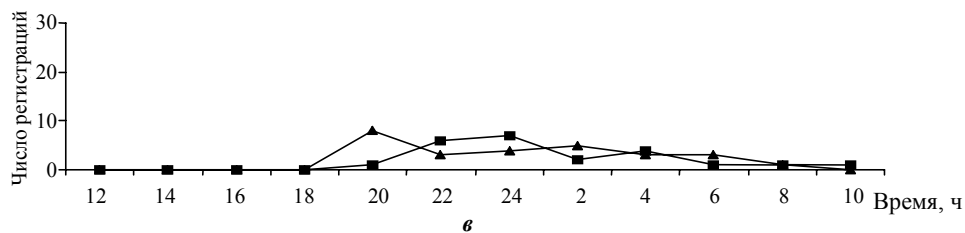
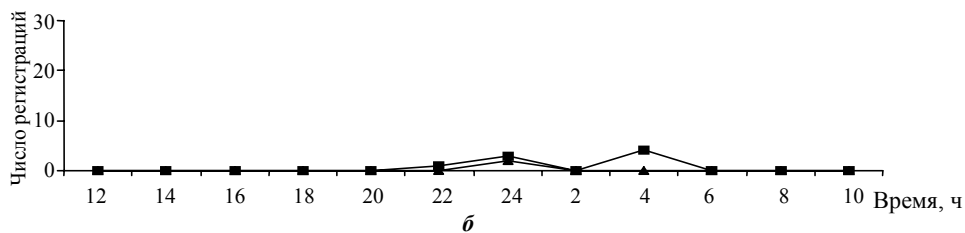
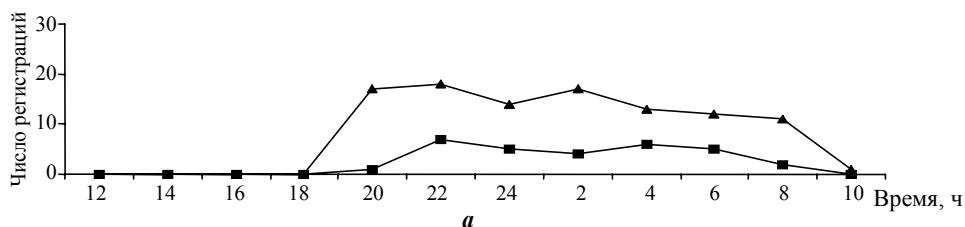


Рис. 4. Суточная активность полуденных (▲) и тамарисковых (■) песчанок на участке 1 в годы с разным соотношением видов: а – осень 1996 г., б – лето 1998 г., в – лето 1999 г., г – осень 1999 г.

Для выявления возможных различий в активности зверьков разных видов, живущих на одной и той же территории, проанализированы данные по расположению индивидуальных участков и по суточной активности 25 взрослых самок (12 *M. meridianus*, 13 *M. tamariscinus*), имеющих постоянные индивидуальные участки. Авторы статьи не смогли обнаружить какой-либо разницы в наземной активности полуденных и тамарисковых песчанок, участки которых перекрываются. Длительность периода активности у различных половых и возрастных групп зверьков демонстрирует табл. 3.

Таблица 3

Средняя продолжительность суточной активности у песчанок
разных половых и возрастных групп

Пол, возраст	Обследовано животных	Суммарное число часов	Среднее число часов
<i>M. tamariscinus</i>			
♀♀, ad.	22	152	6.0
♂♂, ad.	10	42	4.2
Sad.	38	260	6.8
Juv.	6	20	3.3
<i>M. meridianus</i>			
♀♀, ad.	31	218	7.0
♂♂, ad.	28	130	4.6
Sad.	23	78	3.0
Juv.	9	26	2.8

Как полуденные, так и тамарисковые песчанки почти не отличались по продолжительности активности различных групп. Взрослые самки обоих видов проводят на поверхности более длительный срок (в среднем – 6 – 7 часов). Во время некоторых наблюдений весной отдельные зверьки вообще ловились в течение всей ночи. Меньше всего на поверхности держатся детеныши, только что вышедшие из материнских нор. Как правило, они появляются на поверхности ближе к полуночи и не отходят от убежищ.

ОБСУЖДЕНИЕ

Имеются данные о том, что у близкородственных видов животных, занимающих совместные биотопы, одним из механизмов изоляции могут быть разные периоды активности вне убежищ (Ferguson, 1983 и др.). Авторы статьи не обнаружили явления временной изоляции в совместных поселениях полуденных и тамарисковых песчанок. Гипотеза, предполагающая, что асинхронность суточной активности может быть одним из механизмов, снижающих конкуренцию между этими видами, в зоне симпатрии не подтвердилась. Как тамарисковая, так и полуденная песчанка выходили из нор одновременно после захода солнца и оставались на поверхности до утра. Суточная ритмика их активности полностью совпадала. Эта закономерность сохранялась летом и осенью, во всех изученных биотопах и не зависела от преобладания на участке того или другого вида. Даже в том случае, если индивидуальные участки полуденной и тамарисковой песчанок перекрывались, не была обнаружена разница в периодах их наземной активности.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СУТОЧНОЙ АКТИВНОСТИ

Ранее было показано (Чабовский, Александров, 1996), что при анализе пространственных взаимоотношений тамарисковых и полуденных песчанок пространственная межвидовая изоляция не проявляется. В смешанных поселениях оба вида сохраняют свою систему использования пространства, в основе которой лежит обособленное распределение участков взрослых самок. В то же время участки самок различных видов перекрываются.

При анализе биотопического распределения этих видов в районе работ также не была обнаружена существенная изоляция видов (Исаев, Шилова, 2000). Некоторые различия в биотопическом распределении не могут рассматриваться как фактор межвидовой конкуренции и уж тем более как результат этого процесса. Оба вида образуют совместные поселения без признаков угнетения одного вида другим. Зверьки успешно размножались при совместном обитании, и их численность оставалась стабильной.

Таким образом, при изучении специфики межвидовых отношений малых песчанок на юге Калмыкии не обнаружено признаков межвидовой конкуренции. Приведенные данные о полном совпадении сроков наземной активности зверьков обоих видов также подтверждают этот вывод. Видимо, структура поселений, их приуроченность к определенным местам обитания определяются спецификой требований к среде (Чабовский, 1998).

Анализируя данные по другим симпатрическим видам, многие авторы приходят к выводу, что часто межвидовая конкуренция не может служить решающим фактором, определяющим их длительное и благополучное существование на одной и той же территории. Особенно подробно это явление изучено на модели американской и обыкновенной белок (*Sciurus carolensis*, *S. vulgaris*) в Европе. После интродукции американской белки и ее расселения в Западной Европе детально изучались механизмы возможной конкуренции между этими видами – сходство в питании, агрессивные контакты, прямое уничтожение и т.д. (Wauters, Gurnell, 1999). Способом радиотелеметрии было показано, что межвидовая конкуренция между видами отсутствует. А. Смит (Smith, 1980), изучая хомячков Эверглейда (*Peromyscus gossypinus*, *Sigmodon hispidus*, *Oryzomys palustris*), установил, что конкурентные отношения между ними отсутствуют в связи с изобилием семенных растений их основного корма. На модели американских сусликов (*Spermophilus spilosoma*, *S. mexicanus*) П. Гвард с соавторами (Gouart et al., 1995) выявил, что оба вида обладают сходными экологическими требованиями и в местах совместного обитания имеют сходные по площади индивидуальные участки, которые полностью перекрываются. При отсутствии межвидовой конкуренции наблюдалось лишь некоторое расхождение по микробиотопам: *S. spilosoma* выбирает участки с преобладанием пустынных растений, а *S. mexicanus* – с преобладанием степных видов. Для симпатрических видов ведущее значение экологических факторов по сравнению с межвидовой конкуренцией хорошо показано на птицах (Lack, 1971), а также на амфибиях и рептилиях. А.Н. Северцов с соавторами (1998), изучая специфику совместного обитания травяной и остромордой лягушек, показали, что эти виды занимают разные экологические ниши не в силу конкуренции, а в связи с различными требованиями к среде. Конкуренция между ними отсутствует, поскольку запасы пищи превосходят потребность обоих видов.

П. Линдеман (Lindeman, 1997), изучая биологию пяти симпатрических видов черепах вблизи озера Кентукки, пришел к выводу, что приуроченность к определенным местам обитания, сформировавшаяся в историческом развитии, имеет ведущее значение в формировании сообществ и важнее, чем межвидовая конкуренция. Авторы статьи пришли к аналогичным выводам при изучении межвидовых взаимоотношений тамарисковой и полуденной песчанок, анализируя периоды их наземной активности. Не было обнаружено расхождения активности видов во времени при нахождении на поверхности.

Авторы выражают благодарность А.В. Чабовскому, Л.Е. Савинецкой, О.Н. Шекарову, В.В. Неронову, М.В. Касаткину за большую помощь в сборе и оформлении материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы «Интеграция» (проект Э. 308).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров Д.Ю. Межвидовые отношения песчанок в связи с восстановительной динамикой пастбищных экосистем на юге Калмыкии // Проблемы сохранения биоразнообразия аридных регионов России. Волгоград: МАБ, 1998. С. 233 – 235.

Вережкин М.В., Миронов А.Д. Изучение активности и подвижности полуденной песчанки в Заунгурских Каракумах // Грызуны: Материалы 6-й Всесоюз. конф. по грызунам. М.: Изд-во АН СССР, 1984. С. 299, 300.

Исаев С.И., Шилова С.А. Биотопическое распределение полуденных (*Meriones meridianus*) и тамарисковых (*M. tamariscinus*) песчанок (Rodentia, Gerbillinae) на юге Калмыкии // Изв. РАН. Сер. биол. 2000. Вып. 1. С. 94 – 99.

Магомедов Р.М., Ахаева М.Х. Зависимость питания и состояния популяции гребенщиковой (*Meriones tamariscinus*) песчанки от динамики кормовых ресурсов // Зоол. журн. 1993. Т. 72, №2. С. 101 – 111.

Попов С.В. Специфика внутривидовых взаимоотношений трех видов песчанок рода *Meriones*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 22 с.

Ралль Ю.М. Введение в экологию полуденных песчанок // Вестн. микробиол. и эпидем. паразитологии. 1939. Т. 18, вып. 3 – 4. С. 41 – 56.

Ралль Ю.М. Очерки экологии гребенщиковой песчанки // Грызуны и борьба с ними. Алма-Ата: МЗ СССР, 1941. С. 179 – 207.

Северцов А.С., Ляпков С.М., Сурова Г.С. Соотношение экологических ниш травяной (*Rana temporaria* L.) и остромордой (*R. arvalis* Nilss) лягушек (Anura, Amphibia) // Журн. общ. биологии. 1998. Т. 59, №3. С. 279 – 297.

Чабовский А.В. Сравнительный анализ социальной организации трех видов песчанок рода *Meriones*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. 18 с.

Чабовский А.В. Динамика населения грызунов экосистем Калмыкии: влияние сокращения выпаса и увлажнения климата // Проблемы сохранения биоразнообразия аридных регионов России. Волгоград: МАБ, 1998. С. 229 – 232.

Чабовский А.В., Александров Д.Ю. Пространственная организация совместного поселения полуденных и тамарисковых песчанок в Калмыкии // Зоол. журн. 1996. Т. 75, № 12. С. 1842 – 1852.

Чабовский А.В., Попов С.В. Межвидовые отношения в сообществах трех видов песчанок юго-восточной Туркмении // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1994. Т. 99, вып. 6. С. 30 – 37.

Шилова С.А., Девиз Н.В., Шилов А.И., Марова И.М., Пожаризски Д.В. Некоторые черты территориального распределения и поведения полуденных песчанок (*Meriones*

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СУТОЧНОЙ АКТИВНОСТИ

meridianus, *Rodentia*, *Cricetinae*) в условиях, измененных антропогенным воздействием // Зоол. журн. 1983. Т. 62, №6. С. 416 – 421.

Шилова С.А., Чабовский А.В., Исаев С.И., Неронов В.В. Динамика сообществ и популяций грызунов полупустыни Калмыкии в условиях снижения нагрузки на пастбища и увлажнения климата // Изв. РАН. Сер. биол. 2000. Вып. 3. С. 332 – 344.

Шилова С.А., Чабовский А.В., Неронов В.В. Закономерности динамики полупустынных экосистем Калмыкии при снятии антропогенного пресса // Экологические процессы в аридных биогеоценозах. М.: Изд-во РАН, 2001. С. 9 – 56.

Ferron J. Comperativity patterns of two sympatric sciurid species Naturaliste can. // Rev. Ecol. Syst. 1983. Vol. 110. P. 207 – 212.

Gouart P., Jahyaaii J.E., Mandier V., Baudon C. Social behavior and the use of space in two sympatric ground squirrels *Spermophilus* spp. from the chihuahua desert // Int. Conf. «Rodent and Spatium». Rabat, 1995. P. 24.

Hecker K.R., Brigham R.M. Does moonligh change vertical stratification of activity by forest dwelling insectivorous bats? // J. Mammal. 1999. Vol. 80, № 4. P. 1196 – 1201.

Lack D. Ecological Isolation in Birds. Oxford: Blackwell Scientific Publ., 1971. 192 p.

Lindeman P. Habitat use by five sympatric turtle species in an inpoundment of the Tennecie River, Kentucky USA // Herpetol 97: Abstr. 3-th World Congr. Herpetology Prague. 1997. P. 128.

Longland W.S., Price M.V. Direct observations of owls and heteromyid rodents // Ecology. 1991. Vol. 72. P. 2261 – 2273.

Smith A.T. Lack of interspecific interactions of Everglands rodents on two spatial scales // Acta Theriol. 1980. Vol. 25. P. 61 – 70.

Wauters L.A., Gurnell J. The mechansom of replacement of red squirrels by grey squirrels. A tast of the interferense competation hypotesis // Ethology. 1999. Vol. 105, № 12. P. 1053 – 1071.