

УДК 552.599.323-15 (470.47)

**ОСОБЕННОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МЕСТООБИТАНИЙ ПОЛУПУСТЫНИ
ПОЛУДЕННОЙ (*MERIONES MERIDIANUS* PALLAS, 1773)
И ТАМАРИСКОВОЙ (*M. TAMARISCINUS* PALLAS, 1773) ПЕСЧАНКАМИ
НА ЮГЕ КАЛМЫКИИ**

В.В. Неронов, Д.Ю. Александров

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский пр., 33*

Поступила в редакцию 10.12.03 г.

Особенности использования местообитаний полупустыни полуденной (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) и тамарисковой (*M. tamariscinus* Pallas, 1773) песчанками на юге Калмыкии. – Неронов В.В., Александров Д.Ю. – Приводятся материалы по использованию полуденной и тамарисковой песчанками микробиотопов при совместном обитании в условиях восстановления антропогенной песчаной полупустыни Черных земель Калмыкии. Результаты 4-летних стационарных наблюдений (1997 – 2000 гг.), полученные на постоянном профиле с использованием методики мечения зверьков с повторными отловами, позволили выявить межгодовую и сезонную изменчивость пространственной структуры популяционных группировок двух видов. Показано, что в весенний сезон оба вида встречались в одном местообитании (массиве мелкогрядовых песков), однако в его пределах заметно расходились в своих предпочтениях при выборе микробиотопов. При осеннем возрастании численности песчанок после выхода молодняка наблюдалось перераспределение зверьков по территории за счет расселения сеголеток и их оседания на новых, ранее не занятых участках. Реакции видов на сезонные и многолетние изменения условий среды обитания можно рассматривать как адаптационные механизмы к поддержанию устойчивого существования локальных популяций в неустойчивой среде полупустынного экотона.

Ключевые слова: полуденная песчанка, тамарисковая песчанка, песчаная полупустыня, местообитание, микробиотоп, популяция, пространственная структура, Черные земли, Калмыкия.

Peculiarities of using semidesert habitats by *Meriones meridianus* Pallas, 1773 and *Meriones tamariscinus* Pallas, 1773 in the south of Kalmykia. – Neronov V.V., Alexandrov D.Yu. – Data on using microhabitats by the coexisting *Meriones meridianus* and *M. tamariscinus* under restoring manmade sand desert in Kalmykia (the Chernye zemli) are given. The results of our 4-year stationary survey (1997 – 2000) obtained on a permanent life-trap line, using the capture-recapture and marking method, have allowed us to reveal seasonal and long-term changes in the spatial structure of the population groups of these species. In the spring, both species were found in the same biotope (an array of small sand dunes), within which their biotopic preferences, however, were different. In the autumn, the total number of animals increased after young animals' appearance, and a redistribution of them over the territory was observed due to these young animals settling apart, on new places unoccupied before. The reactions of the species to seasonal and long-term changes of the environmental conditions can be considered as adaptation mechanisms for supporting the stable existence of local populations in the unstable medium of the semidesert ecotone.

Key words: Midday Gerbil, Tamarisk Gerbil, sand semidesert, habitat, microbiotop, population, spatial structure, Kalmykia, Chernye zemli.

Специфика территории Черных земель Калмыкии определяется ее положением на стыке двух крупных ботанико-географических областей – Евразийской степной и Сахаро-Гобийской пустынной (Лавренко, 2000). Это обстоятельство обус-

ловливает сложное пространственное соотношение сообществ, относящихся к двум типам растительности – степному и пустынному. В их распределении прослеживается довольно тесная связь с определенными литолого-эдафическими условиями и формами мезо- и микрорельефа. Подобное сочетание в одном ландшафте пустынных и степных сообществ с их четкой дифференциацией по рельефу и почвенным условиям представляет собой типичный пример экотона, что дает основание выделять особую, специфическую растительность полупустыни.

В качестве еще одного фактора, поддерживающего высокую гетерогенность растительного покрова, выступают дигрессионно-демутационные процессы, протекающие в неоднородном пространстве условий с разной скоростью (Неронов, 2002). Активное восстановление сообществ после снятия чрезмерных пастбищных нагрузок в 90-е гг. XX века привело к формированию на песчаных субстратах своеобразных пространственных рядов фитоценозов и группировок, представляющих собой определенные стадии восстановительной сукцессии. В результате на современном этапе развития ландшафтов в пределах локальных экосистем сформировалась пестрая мозаика микробиотопов, которые повышают разнообразие условий среды обитания грызунов.

Первые сведения о пространственных связях грызунов с мозаичным ландшафтом полупустыни получены Ю.М. Раллем (1937) в Волго-Уральских песках. В частности, им было показано, что тамарисковая песчанка отдает предпочтение участкам с более плотными почвами и солянковыми, полынными и кустарниковыми сообществами. Полуденная песчанка, будучи типичным семеноядом и псаммофилом, тяготеет к пустынным биотопам полужакопленных или жакопленных песков с оголенными пятнами на вершинах гряд и бугров и зарослями кустарников (Ралль, 1940; Павлинов и др., 1990; Матросов, 1992). Однако в пределах Северо-Западного Прикаспия оба вида песчанок образуют совместные поселения в различных местообитаниях, ботанико-эдафические характеристики которых отвечают их экологическим потребностям (Исаев, Шилова, 2000). Так, в районе нашего стационара песчанки заселяли самые разнообразные местообитания, в том числе массивы жакопленных бугристых и мелкогрядовых песков, посадки кандыма в песчаной полупустыне и заброшенные скотоводческие кошары с рудеральной растительностью.

В пространственной организации совместного поселения присутствуют черты как частичной интеграции, так и независимости видовых систем при отсутствии выраженной межвидовой территориальности, точнее, пространственной обособленности (Чабовский, Александров, 1996). Исследования также показали, что оба вида характеризуются полным совпадением сроков наземной активности зверьков, что исключает возможность их временной изоляции (Шилова, Александров, 2002). Несмотря на то, что пространственное распределение особей обоих видов песчанок в локальных поселениях отличается высокой межгодовой изменчивостью и подвержено значительному сезонному варьированию, структура поселений в целом определяется, скорее всего, спецификой требований к среде, а не межвидовой конкуренцией.

Цель настоящей работы состояла в изучении использования полуденной и тамарисковой песчанками микробиотопов при совместном обитании в условиях восстановления антропогенной песчаной полупустыни, а также оценке сезонной из-

ОСОБЕННОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МЕСТООБИТАНИЙ ПОЛУПУСТЫНИ

менчивости пространственной структуры популяционных группировок. Проведенный нами ранее анализ собранных материалов по 5 модельным видам грызунов показал, что различия в их распределении проявляются не только при сравнении отдельных ключевых участков, но и внутри них (Неронов и др., 1997). Это позволяет предположить непосредственное влияние условий микробиотопов на характер пространственной структуры популяций двух близкородственных видов песчанок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Стационарные полевые исследования по изучению пространственного распределения полуденной и тамарисковой песчанок были проведены в составе экспедиции ИПЭЭ РАН (научный руководитель – проф. С.А. Шилова) в весенние (июнь) и осенние (сентябрь – октябрь) сезоны 1997 – 2000 гг. на юго-западе Черных земель Калмыкии, в 15 км к северо-западу от пос. Ачинеры (45° 25' с.ш.; 45° 35' в.д.). Здесь с целью охвата локальной пространственно-временной изменчивости условий среды и населения песчанок был заложен экологический профиль протяженностью 1 км с пробными точками через 10 м (100 точек). Он охватил генетически различные формы мезорельефа и соответствующий им закономерный ряд изменений почвенно-растительного покрова – от солончакового понижения через пологий плакор с супесчаными почвами к массиву мелкобугристых закрепленных песков с сохранившимися котловинами выдувания.

Для каждой пробной точки было выполнено геоботаническое описание, включающее флористический состав, относительное обилие видов, общее проективное покрытие надземных частей и среднюю высоту травостоя. В работе для оценки относительного обилия растений использована 5-балльная шкала Друде, несколько преобразованная отечественными геоботаниками (Воронов, 1973): сор₃ – очень обильно; сор₂ – обильно; сор₁ – довольно обильно; sp – рассеянно (редко); sol – единично. Для всех градаций отмечали также и равномерность размещения растений: gr – растения в густых скоплениях; gar – растения распределены достаточно равномерно. При необходимости отмечали дополнительные сведения о растительном покрове (например, степень повреждения пожаром, стравленности скотом и т.п.). В целом подобный метод экологического профилирования с систематическим отбором пробных площадей (Василевич, 1969) при стационарных многолетних наблюдениях позволяет получить объективные и достоверные выводы о пространственной и временной динамике растительности и животного населения (Макулбекова, Плиаск, 1983).

Дальнейшая обработка геоботанических материалов с целью выявления конкретных микробиотопов заключалась в составлении сводного списка описаний пробных площадей за каждый сезон и классификации растительных сообществ. Нами использованы синтетические алгоритмы кластерного анализа, основанные на объединении исходных описаний в иерархически соподчиненные группы (Джонгман и др., 1999). Поскольку исходными данными для анализа служили балльные оценки относительного обилия видов, для расчета матрицы сходства массива описаний был выбран индекс общности Жаккара для количественных данных (форма e, Песенко, 1982). Результаты иерархического кластерного анализа представлялись в виде графических дендрограмм, построенных методом полно-

звеньевой группировки (Complete Linkage) и отражающих связи между описаниями и их группами (Нешатаев, 1987; Джонгман и др., 1999). Последующий сопряженный анализ сводных таблиц описаний и дендрограмм позволил выделить классификационные единицы сообществ. Объединение групп описаний с высокой степенью сходства в более крупные, соответствующие ключевым ассоциациям, проводили при помощи дискриминантного анализа.

Для отлова зверьков и их последующего мечения использовались оригинальные ловушки размером 9×9×25 см из оцинкованной сетки с ячейей 10 см² со сторожком конструкции Щипанова и приманкой из семян подсолнечника. Для снижения эффекта привыкания зверьков к орудиям лова первые 7 дней 50 ловушек выставляли на нечетные номера разметки, а следующие 7 – на четные. Учитывая сумеречно-ночную активность песчанок, живоловки открывали незадолго до захода солнца (примерно в 18 – 20 часов, в зависимости от сезона года и погодных условий) на 4 – 5 часов, а после проверки закрывали до следующих суток. Весенние учеты совпадали с началом выхода первых выводков молодняка, а осенние – характеризовали картину населения песчанок после завершения периода размножения.

Всего за 6 сезонов работ (весна – осень 1997 и 1998 гг., весна 1999 и 2000 гг.) были помечены 79 особей *M. meridianus* и 51 особь *M. tamariscinus*, для которых получены соответственно 307 и 214 регистраций (таблица). В связи с ограниченным числом особей песчанок на профиле степень использования ими территории оценивалась по числу регистраций зверьков в ловушки. Этот показатель позволяет нивелировать индивидуальные особенности помеченных зверьков и дает возможность выявить особенности использования пространства отдельными видами, что вполне отвечает цели данного исследования.

Объем мечения и повторных отловов песчанок на профиле в 1997 – 2000 гг.,
число помеченных зверьков/число регистраций

Виды	1997		1998		1999	2000
	весна	осень	весна	осень	весна	весна
Полуденная песчанка:						
взрослые самцы	3/4	1/7	4/12	2/3	10/40	6/28
взрослые самки	3/13	5/17	0/0	0/0	5/46	8/45
молодые (сеголетки)	3/6	20/58	0/0	5/14	2/6	2/8
Всего	9/23	26/82	4/12	7/17	17/92	16/81
Тамарисковая песчанка:						
взрослые самцы	4/5	1/1	0/0	0/0	1/2	1/1
взрослые самки	7/29	1/1	0/0	0/0	3/14	0/0
молодые (сеголетки)	1/5	28/142	2/2	2/12	0/0	0/0
Всего	12/39	30/144	2/2	2/12	4/16	1/1

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Представленный на профиле ландшафтно-экологический ряд растительных сообществ соответствует пространственному градиенту почвенно-геоморфологических условий территории (рис. 1). На самом низком геоморфологическом уровне (солончаковое понижение) представлены галофитные сообщества, мозаика микробиотопов которых образует собственный микропоясный ряд. Округлое днище са-

ОСОБЕННОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МЕСТООБИТАНИЙ ПОЛУПУСТЫНИ

говины (ловушки №36 – 39) представляет собой лишенную растений глинистую поверхность с единичными особями сарсазана (*Halocnemum strobilaceum*), биюргуна (*Anabasis aphylla*) и солероса (*Salicornia europaea*), местами покрытую беловатой коркой солей. Непосредственно к ней примыкает относительно неширокая (до 5 – 10 м) полоса сарсазанника (*H. strobilaceum*) с участием франкени (*Frankenia hirsuta*) и некоторых однолетников (*S. europaea*, *Hymenolobus procumbens*). Эти же сообщества занимают центр второго, меньшего по площади солончакового понижения (ловушка №57). Выше по склону развита полоса сарсазаново-бескильницевых (*Puccinellia distans*, *H. strobilaceum*) сообществ, сменяемая по мере перехода к пологой супесчаной поверхности лерхопопынно-бескильницевыми (*P. distans*, *Artemisia lerchiana*) сообществами.

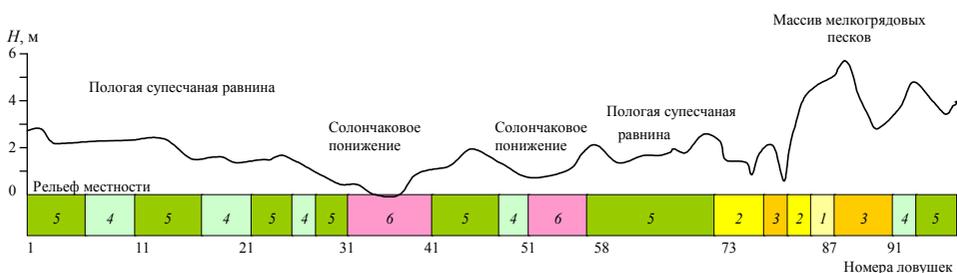


Рис. 1. Схема растительности экологического профиля. Цифрами 1 – 5 обозначены сообщества псаммофитного ряда: 1 – разреженные псаммофильные группировки из *Leymus racemosus*, *Calamagrostis epigeios*, *Euphorbia seguierana*, *Syrenia siliculosa*, *Helichrysum arenarium*, *Astragalus asper*, *A. longipetalus*; 2 – псаммофитно-вейниковые группировки (*Calamagrostis epigeios*, *Euphorbia seguierana*, *Syrenia siliculosa*, *Helichrysum arenarium*, *Astragalus asper*, *Trigonella orthoceras*, *Alyssum desertorum*); 3 – псаммофитно-эфемеровые (*Anisantha tectorum*, *Alyssum desertorum*, *Schismus arabicus*, *Euphorbia seguierana*, *Syrenia siliculosa*, *Astragalus longipetalus*) группировки с участием *Agropyron fragile*; 4 – лерхопопынно-житняковые (*Artemisia lerchiana*, *Agropyron fragile*) с участием сорных видов (*Filago filaginoides*, *Lagoseris sancta*, *Falcaria vulgaris*, *Polygonum arenarium*, *Tragus racemosus*, *Carduus uncinatus*, *Salsola tragus*); 5 – псаммофильно-злаковые (*Agropyron fragile*, *Koeleria sabuletorum*, *Festuca valesiaca*), прутняково-злаковые (*Kochia prostrata*) и ковыльные (*Stipa capillata*, *Carex stenophylla*, *Poa bulbosa*) с участием *Artemisia lerchiana*. Цифрой 6 обозначен микропоясный ряд галофитных сообществ, включающий сарсазановые (*Halocnemum strobilaceum*), сарсазаново-бескильницевые (*Puccinellia distans*, *Halocnemum strobilaceum*) и лерхопопынно-бескильницевые (*Puccinellia distans*, *Artemisia lerchiana*) сообщества

На пологой супесчаной поверхности получают распространение ассоциации с господством злаков и гемипсаммофильного разнотравья – псаммофильно-злаковые (*Agropyron fragile*, *Koeleria sabuletorum*, *Festuca valesiaca*), прутняково-злаковые (*Kochia prostrata*) и ковыльные (*Stipa capillata*, *Carex stenophylla*, *Poa bulbosa*). Меньшие площади заняты лерхопопынно-житняковой (*Artemisia lerchiana*, *Agropyron fragile*) ассоциацией с участием сорно-пасквальных видов (*Filago filaginoides*, *Lagoseris sancta*, *Falcaria vulgaris*, *Polygonum arenarium*, *Tragus racemosus*, *Carduus uncinatus*, *Salsola tragus*).

В пределах массива мелкогрядовых песков представлены различные микробиотопы, образованные эфемерово-псаммофильными сообществами и группировками с господством кияка (*Leymus racemosus*), вейника наземного (*Calamagrostis epigeios*), бурачка пустынного (*Alyssum desertorum*), неравноцветника кровельного (*Anisantha tectorum*) и широким участием гемипсаммофильного разнотравья (*Euphorbia seguierana*, *Syrenia siliculosa*, *Helichrysum arenarium*, *Astragalus longipetalus*, *Centaurea majorovii*, *Achillea micrantha* и др.). В зависимости от степени закрепления субстрата все эти сообщества и группировки существенно отличаются по степени сомкнутости, количественному соотношению видов и запасам надземной фитомассы, что определяет различия кормовых и защитных условий для песчанок. Необходимо также отметить, что все сообщества пологой супесчаной равнины и массива песков образуют единый эколого-динамический псаммофитный ряд (Неронов, 2002) и представляют собой последовательные стадии восстановительной сукцессии растительных сообществ при закреплении песчаного субстрата.

Первоначально участки развеванных песков занимают простые группировки эфемеров, однолетников и многолетних корневищных псаммофитов I порядка (*Leymus racemosus*, *Calamagrostis epigeios*), знаменующих раннюю стадию закрепления песчаных массивов. В дальнейшем подобные группировки сменяют ассоциации псаммофитов и гемипсаммофитов II порядка, представленных в основном стержнекорневыми многолетниками (*Euphorbia seguierana*, *Helichrysum arenarium*, *Syrenia siliculosa*, *Senecio erucifolium* и др.). С возрастанием сукцессионного статуса псаммофитных сообществ происходит увеличение содержания в песках пылеватых фракций, что придает им свойства связнопесчаных и легкосупесчаных почв. Узловой характер имеет стадия внедрения злаков и осоки узколистной (*Carex stenophylla*), начиная с которой возникает возможность многовариантного развития растительных сообществ. В дальнейшем почти на одной ступени демулационного ряда могут существовать различные ассоциации вторичной песчаной степи с господством *Agropyron fragile*, *Koeleria sabuletorum*, *Stipa anomala*, *Kochia prostrata*. Максимального развития и продуктивности дерновинные злаки достигают на «ковыльной» стадии, когда рельеф песков относительно выравнивается, а доминирующими видами становятся тырса (*Stipa capillata*) или тырси́к (*S. sareptana*).

Население песчанок также закономерно изменяется в пространстве и характеризуется неравномерным распределением двух видов и варьированием количественных соотношений между ними. За весь период наблюдений полуденная песчанка встречалась гораздо шире, тогда как тамарисковая в целом была довольно малочисленна. Оба вида песчанок постоянно отлавливались в массиве мелкогрядовых песков, а в отдельные сезоны – и на пологой супесчаной равнине. Напротив, на участках с галофитными сообществами солончаковых понижений за все 4 года зверьки ни разу отмечены не были. Поскольку за исследуемый период численность видов заметно менялась, а, кроме того, различные внешние факторы могли оказывать влияние на распределение зверьков по микробиотопам, рассмотрим отдельно данные по каждой сессии работ.

В год высокой численности (1997) весной оба вида встречались преимущественно в массиве мелкогрядовых песков, т.е. занимали одно местообитание, хотя в его пределах заметно расходились в своих предпочтениях при выборе микробио-

ОСОБЕННОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МЕСТООБИТАНИЙ ПОЛУПУСТЫНИ

топов (рис. 2). Так, наибольшее количество регистраций полуденных песчанок было отмечено на слабо закрепленных участках песчаного массива, занятых вейниково-колосняковой и псаммофитно-разнотравной группировками, а также опесчаненными эфемерово-лерхопопынными сообществами. Напротив, тамарисковые песчанки чаще отлавливались в псаммофитно-злаковых и лерхопопынно-злаковых сообществах с кустами тамарикса, но совершенно не были отмечены в котловине выдувания с разреженными псаммофитно-разнотравными пионерными группировками растений. На участке пологой супесчаной равнины был отмечен выводок полуденной песчанки в лерхопопынно-житняковом сообществе (ловушки №41, 43), а также зарегистрирован взрослый самец на участке с ранними стадиями восстановления (ловушка №26).

При дальнейшем возрастании численности песчанок после выхода молодняка в осенний период 1997 г. (рис. 3) наблюдалось перераспределение зверьков по территории за счет расселения сеголеток и их оседания на новых, ранее не занятых участках. Для полуденной песчанки спектр населяемых микротопов заметно расширился не только в пределах массива мелкогрядовых песков, но и особенно на пологой супесчаной равнине, где сеголетки стали довольно обычны. Формирование индивидуальных участков в осенний период для этого вида определяется, в частности, пространственной мозаичностью развития некоторых летне-осенних однолетников (например, *Ceratocarpus arenarius*, *Eragrostis minor*), связанных с деградирован-

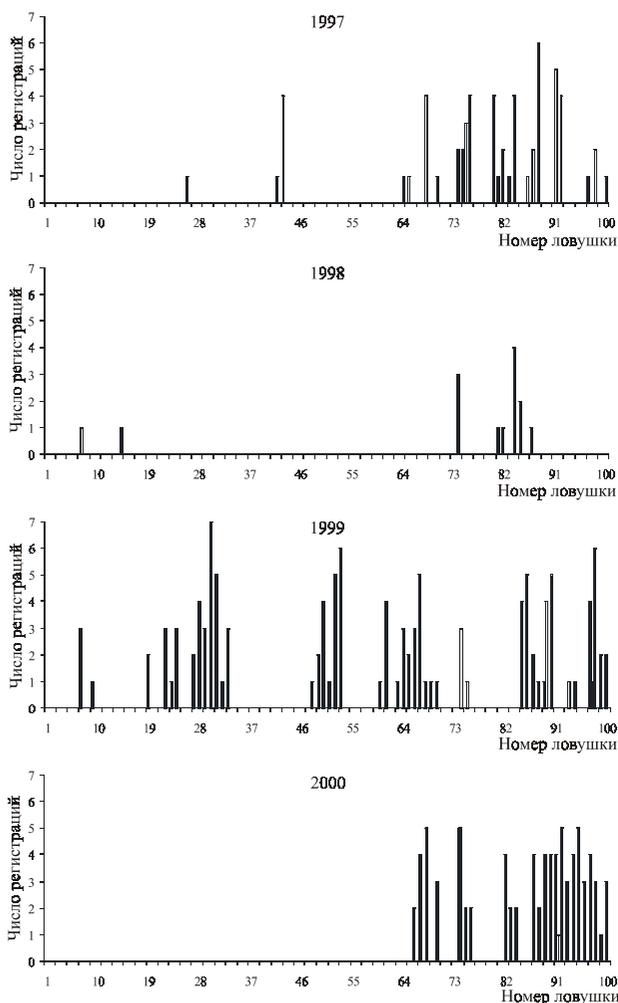


Рис. 2. Распределение регистраций полуденной (черные столбики) и тамарисковой (белые столбики) песчанок по ловушкам профиля весной в 1997 – 2000 гг.

ными сообществами. Благоприятные условия для расселения тамарисковой песчанки также возникают в результате развития на слабозакрепленных субстратах гемипсаммофитов летне-осеннего цикла вегетации (например, *Artemisia scoparia*, *Salsola tragus*, виды *Corispermum*), активно потребляемых зверьками. Именно таким образом происходит освоение небольших фрагментов подходящих местообитаний, расположенных изолированно от основных массивов поселений.

Зима 1997 – 1998 гг. с поздними мартовскими заморозками, приведшими к образованию ледяной корки в начале периода размножения, оказала негативное воздействие на популяции обоих видов песчанок. При учетах по всей территории

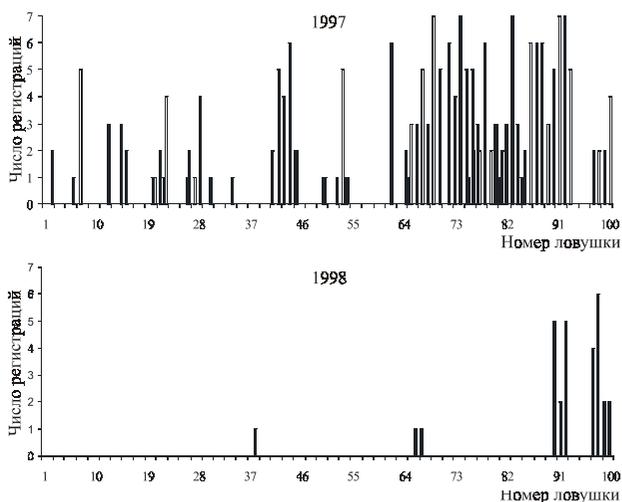


Рис. 3. Распределение регистраций полуденной (черные столбики) и тамарисковой (белые столбики) песчанок по ловушкам профиля осенью в 1997 – 1998 гг.

(Шилова и др., 2001) было установлено, что численность зверьков в отдельных биотопах сократилась до 5 раз. Весной 1998 г. на профиле их обилие также упало, хотя пространственное распределение особей изменилось незначительно (см. рис. 2). Исчезнув с периферийных участков, песчанки продолжали совместно обитать в пределах массива мелкогрядовых песков. Следует также отметить, что, несмотря на отсутствие помеченных взрослых тамарисковых песчанок, были отловлены молодые зверьки сразу после выхода из норы.

К осени 1998 г. численность полуденной песчанки возросла несколько больше по сравнению с тамарисковой, хотя и осталась достаточно низкой для стимуляции выселения зверей в менее благоприятные местообитания (см. рис. 3). Совместного использования микробиотопов в этот сезон мы также не наблюдали, что свидетельствует о разном их выборе двумя видами при низкой численности.

К весне 1999 г. произошло нарастание численности полуденной песчанки. Характер ее пространственного распределения в этот сезон более всего соответствовал осеннему варианту при высокой численности (см. рис. 2), при котором характерно заселение зверьками широкого спектра микробиотопов в массиве мелкогрядовых песков и на пологой супесчаной равнине. Возможно, подобная ситуация объясняется спецификой вегетации растительного покрова или внутривидовыми факторами. Тамарисковая песчанка в этот сезон была отмечена только в своем излюбленном биотопе – массиве мелкогрядовых песков, который, несомненно, является для обоих видов характерной стацией переживания.

ОСОБЕННОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МЕСТООБИТАНИЙ ПОЛУПУСТЫНИ

Весной следующего 2000 г. наблюдалась уже характерная для этого времени года картина (см. рис. 2). Полуденная песчанка широко заселяла массив мелкогрядовых песков, занимая в его пределах самые разнообразные микробиотопы, тогда как тамарисковая песчанка практически отсутствовала. Возможно, определенное воздействие на популяцию последнего вида оказали процессы закрепления песчаных массивов в районе работ, сопровождающиеся общим сокращением площадей наиболее благоприятных микробиотопов среднесукцессионных стадий.

В заключение необходимо отметить, что при общей относительной стабильности популяционных структур изученных видов песчанок (Шилова и др., 2001) наблюдаемая сезонная и межгодовая изменчивость пространственной организации их поселений обусловлена несколькими причинами. Во-первых, это внутри- и межгодовые особенности процессов размножения и смертности видов. Эта важнейшая внутренняя черта популяций определяет распределение зверьков по станциям переживания, наличие миграционных «тоннелей», индивидуальные участки взрослых особей и расселение молодняка по территории. Во-вторых, на пространственное распределение особей существенно влияют сезонные особенности состояния растительных сообществ, рассматриваемых в этом случае как среда обитания и кормовое пространство мелких млекопитающих. Закономерности ее изменений укладываются в представления об экотонности полупустынных экосистем и флуктуационном режиме их функционирования. На ценотическом уровне эти особенности проявляются в смене господствующих видов (вплоть до появления особей сезонных синузий – эфемеров и эфемероидов весной и летне-осенних однолетников осенью), продуктивности надземной и подземной фитомассы, степени сомкнутости травостоя и других показателей. Следовательно, реакции песчанок на подобные периодические сдвиги внешних условий можно рассматривать как адаптационные механизмы к поддержанию устойчивого существования локальных популяций в неустойчивой среде полупустынного экотона.

Авторы выражают благодарность С.А. Шиловой, А.В. Чабовскому, Л.Е. Савинецкой, М.В. Касаткину, О.Н. Шекаровой, В.А. Кузнецову и всем участникам экспедиции за большую помощь в сборе и первичной обработке публикуемых материалов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Фонда содействия отечественной науке, программы ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» (грант №22127) и программы «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Василевич В.И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. 232 с.
- Воронов А.Г.* Геоботаника: Учеб. пособие для ун-тов и пед. ин-тов. 2-е изд. М.: Высш. шк., 1973. 384 с.
- Джонгман Р.Г.Г., Тер Браак С.Дж.Ф., Ван Тонгерен О.Ф.Р.* Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М.: Изд-во РАСХН, 1999. 306 с.
- 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.

- Лавренко Е.М.* Избранные труды. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2000. 673 с.
- Макулбекова Г.Б., Плисак Р.П.* Об экологическом профилировании динамики пастбищных экосистем // Проблемы освоения пустынь. 1983. № 5. С. 3 – 9.
- Матросов А.Н.* Пространственная структура западной части Волго-Уральского песчаного очага чумы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1992. 23 с.
- Неронов В.В.* Динамика растительности и населения грызунов на юге Калмыкии в изменяющихся условиях среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2002. 24 с.
- Неронов В.В., Чабовский А.В., Александров Д.Ю., Касаткин М.В.* Пространственное распределение грызунов в условиях антропогенной динамики растительности на юге Калмыкии // Экология. 1997. № 5. С. 369 – 376.
- Нешатаев Ю.Н.* Методы анализа геоботанических материалов. Л.: Изд-во ЛГУ, 1987. 190 с.
- Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А., Россолимо О.Л., Потапова Е.Г.* Песчанки мировой фауны. М.: Наука, 1990. 368 с.
- Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Ралль Ю.М.* Связь грызунов с мозаичным ландшафтом песчаной полупустыни // Зоол. журн. 1937. Т. 16, вып. 1. С. 149 – 163.
- Ралль Ю.М.* Введение в экологию полуденных песчанок *Plassiomys meridianus* Pall. III. Питание. Возрастные закономерности. Продолжительность жизни и смертность // Вестн. микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. 1940. Т. 18, вып. 3 – 4. С. 331 – 363.
- Чабовский А.В., Александров Д.Ю.* Пространственная организация совместного поселения полуденных и тамарисковых песчанок в Калмыкии // Зоол. журн. 1996. Т. 75, вып. 12. С. 1842 – 1851.
- Шилова С.А., Александров Д.Ю.* Сравнительный анализ суточной активности полуденной (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) и тамарисковой (*M. tamariscinus* Pallas, 1773) песчанок в местах совместного обитания // Поволж. экол. журн. 2002. №2. С. 143 – 153.
- Шилова С.А., Чабовский А.В., Неронов В.В.* Закономерности динамики полупустынных экосистем Калмыкии при снятии антропогенного пресса // Экологические процессы в аридных биогеоценозах: Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. М., 2001. Вып. 19. С. 9 – 56.