

УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: ПОПУЛЯЦИЯ

УДК 574.34:574.36

ТРОФО-ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ И УСТОЙЧИВОСТИ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТИТЕЛЬНЫХ И ЖИВОТНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

© 2023 г. М.-Р. Д. Магомедов®

Прикаспийский институт биологических ресурсов — обособленное подразделение Дагестанского федерального исследовательского центра Российской академии наук (ПИБР ДФИЦ РАН), ул. М. Гаджиева, 45, Махачкала, Республика Дагестан, 367000 Россия

@E-mail: mmrd@mail.ru

Поступила в редакцию 27.02.2023 г.

После доработки 28.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

На примере различных групп растительных и животных млекопитающих показано, что пространственная, сезонная и многолетняя динамика энергетических ресурсов прямо отражается на уровне их потребления животными, определяет изменения интенсивности процессов размножения, смертности и миграций, и, в конечном итоге, состояние и устойчивость популяций. Поступление питательных веществ и энергии изначально ограничено, что определяет те или иные формы экологических процессов согласно иерархии компонентов энергетического бюджета. Энергетический баланс организма выступает в качестве универсального интегрального показателя эффективности адаптационных возможностей организма к средовым факторам в каждый момент его жизненного цикла.

Ключевые слова: растительные и животные млекопитающие, питание, энергетический баланс, состояние особей, смертность, размножение, устойчивость популяции

DOI: 10.31857/S1026347023600188, **EDN:** VGNTTQ

ВВЕДЕНИЕ

Одной из ключевых проблем популяционной экологии является проблема изменений численности и ее регуляции. Ключевую роль при этом играют механизмы регуляции, которые обеспечивают стабилизацию численности относительно некоторого стационарного значения. Последнее способствует пониманию особенностей функционирования и относительной устойчивости естественных популяций и, в целом, позволяют выявить механизмы формирования и поддержания целостности и устойчивости природных систем различного уровня организации.

Известно, что устойчивое состояние популяций животных возможно лишь при положительном балансе вещества и энергии, т.е. при соответствии потребностей организма в веществах и энергии их потреблению в течение годового или жизненного цикла. Изучение организмов с позиции биоэнергетики, как базовой основы устойчивости, затрагивает фундаментальные законы природы и дает представление о причинах динамики и механизмах функционирования популяционных систем (Brody, 1945; Калабухов, 1946; Gorecki, 1968; Шварц, 1969, 1971; Grodzinski, Wunder, 1975; Шмидт—Нильсен, 1976, 1982; Дольник, 1980, 1982).

Энергетическая составляющая выступает в качестве универсального инструмента, связывающего взаимодействие средовых факторов с внутрипопуляционными процессами: пространственно-временная, количественная и качественная неоднородность ресурсов, динамика вещественно-энергетического обеспечения популяции, физиологическое состояние особей, изменение процессов размножения, смертности и миграций, определяющих, в конечном итоге, состояние и устойчивость популяций различных групп растительных и животных млекопитающих (Лэк, 1957; Абатуров, 1984; Абатуров, Магомедов, 1988; Магомедов, 1995; Магомедов, Омаров, 2000; Магомедов и др., 2001a; Щипанов, 2000).

Экологическая физиология исходила из того, что расход и приход энергии в организме сбалансированы и организмы в реальной среде в достаточной мере обеспечены энергетическими ресурсами (кормами) для удовлетворения своих жизненных функций. Отсюда, уровень поступления энергии в организм считался относительно постоянной величиной, которая определяется, главным образом, потребностями самого организма. Такой подход конкретизировал представление об энергетическом балансе, связанное с его поддержанием в

пределах конкретной формы жизни (клетки и организма), и привел к фундаментальным теоретическим обобщениям в области энергетики и терморегуляции животных.

Однако, с точки зрения экологии проблема энергетического баланса уже не сводится только к расчетам потребности и поступления, а связывается с возможностями организма в реальной природной среде поддерживать положительный энергетический баланс в течение жизненного цикла. Если комплекс адаптаций не может обеспечить потребности данной формы метаболизма, то нельзя говорить об устойчивом существовании организма или популяции (Межжерин, 1987). В то же время, если животные все же живут на данной территории в данный период жизненного цикла, то эффективность их адаптаций не вызывает сомнений и определяет необходимость оценки механизмов таких адаптаций, обеспечивающих их выживание. Данная работа посвящена экологическому аспекту энергетического баланса растительноядных млекопитающих (на уровне организма, популяции) в реальных условиях окружающей среды, поддержание которого является основой адаптации, обеспечивающей устойчивое существование.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Были изучено около 30 видов млекопитающих различных экологических (зимоспящие и круглогодично активные виды, зайцеобразные, копытные) и ландшафтных групп животных, различных природно-климатических зон, среди них: малый суслик (*Spermophilus pygmaeus*), хомяк Радде (*Mesocricetus radde*), тарбаганчик (*Pygeretmus pumilio*), большой тушканчик (*Allactaga junculus*), малый тушканчик (*A. elater*), гребенщикова песчанка (*Meriones tamariscinus*), полуденная песчанка (*M. meridianus*), полевка Брандта (*Lasiopodomys brandti*), серебристая полевка (*Alticola argentatus*), общественная полевка (*Microtus socialis*), дагестанский тур (*Capra cylindricornis*), безоаровый козел (*C. aegagrus*), ряд африканских видов копытных — дзерен (*Gazella gutturosa*), зебра (*Equus burchelli boebmi*), харбист (*Alcelaphus buselaphus*), газель Грандта (*Gazella granti*). Все исследования были проведены в ландшафтах, которые можно назвать открытыми пастбищными экосистемами. Под открытыми пастбищными экосистемами нами понимаются территории, в которых в качестве автотрофного продуцента представлена травянистая растительность, сходная по морфологическим и функциональным параметрам с одной из форм луговых, степных, пустынных или переходных между ними формаций, используемая домашними или дикими животными.

Методические приемы, использованные в работе, представлены в публикациях, касающихся

тех или иных аспектов питания и энергетики животных (Магомедов, 1981, 1987, 1989, 1993; Абатуров, Магомедов, 1982, 1988; Магомедов, Субботин, 1985; Лопатин, Магомедов, 1986; Магомедов, Таракановский, 1988; Магомедов, Ахтаев, 1990, 1993; Магомедов, Гимбатов, 1991; Магомедов, Омаров, 1994, 2001; Магомедов, Хашаева, 1996; Абатуров и др., 1996; Магомедов, Яровенко, 1997, 1998; Магомедов, Магомедов, 2008; Магомедов и др., 2014, 2015).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Среди главных особенностей среды — непостоянство ресурсов, пространственная, сезонная и многолетняя динамика доступности, качества и количества поставляемых энергетических ресурсов. Если говорить о кормовых ресурсах растительноядных млекопитающих, то это сезонные, годовичные и многолетние колебания урожая растений в природе (Kalela, 1962; Базилевич, Титлянова, 1978; Лархер, 1978; Горышина, 1979; Зайкова, 1980; Crawley, 1983; Keith, 1983; Perrin, Swanepoel, 1987; Laine, 1988), что определяет различный уровень их доступности в различные периоды жизни растительноядных животных (Batzli *et al.*, 1981; Crawley, 1983; Магомедов, Ахтаев, 1993; Магомедов, Омаров, 1995; Магомедов, Яровенко, 1998; Магомедов, Муртазалиев, 2001; Магомедов и др., 2005; Абатуров, 2005, 2021; Абатуров, Скопин, 2019).

Хорошо известен экспоненциальный характер зависимости уровня потребления пищи от ее плотности в окружающей среде, так называемый функциональный отклик, согласно которому скорость потребления пищи при увеличении ее плотности нарастает до достижения насыщения (Ивлев, 1944, 1955; Holling, 1959, 1965; Сушеня, 1975; Свирижев, Логофет, 1978; Ханин и др., 1978; Бигон и др., 1989). Во всех наших исследованиях в соответствии с изменением продукции кормовой растительности отмечалось пропорциональное изменение уровня их потребления в природе (Абатуров, Магомедов, 1988; Магомедов, 1989; Магомедов и др., 2004) (рис. 1).

Кормовые ресурсы среды и уровень их потребления обнаруживают синхронные колебания по годам и сезонам (Магомедов, Ахтаев, 1993) (рис. 2).

Синхронность колебаний кормовых ресурсов и уровня их потребления говорит о том, что в естественных условиях уровень потребления, как правило, не достигает насыщения и любое изменение запаса кормов в природе в ту или иную сторону вызывает соответствующее изменение интенсивности их потребления.

Уровень потребления кормов, или носителей энергии, в природе зависит не только от количества, но и от качественных параметров. Животные, специализированные к питанию различны-

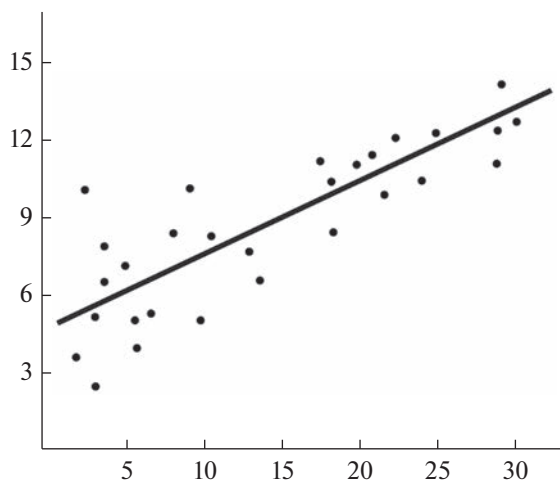


Рис. 1. Зависимость массы содержимого желудков от валового урожая растений у малого суслика ($Y = 4.62 + 0.288x$; $r = 0.796$; $P < 0.05$). Y – масса содержимого желудков, г/сух. массы; X – урожай растений, ц/га сух. массы.

ми типами кормов (зеленояды, семенояды и др.), оказываются неравномерно обеспеченными ими в течение годичного цикла вегетации растений. В зависимости от наличия в природе тех или иных кормов для видов с разной специализацией уровень потребления пищи может существенно меняться. Так, у типичного семеноядного вида малого тушканчика (*Allactaga elater*) уровень суточного потребления пищи достигает пиковых величин только в период максимума семенного корма в природе – он постепенно возрастает от весны к лету и снижается поздней осенью, после обсыпания семян. И наоборот, зеленоядный вид тарбаганчик (*Pygeretmus pumilio*) начинает питаться с начала ранней вегетации эфемеров и другой зеленой растительности и закономерно снижает уровень потребления пищи, начиная с середины лета, после начала плодоношения и высыхания растительности (Магомедов, Субботин, 1985; Магомедов, 1989).

На объем потребляемого сухого вещества корма существенное влияние оказывает и влажность съеденной растительной массы (Магомедов, Субботин, 1985; Магомедов, 1989; Магомедов, Ахтаев, 1990; Магомедов, Омаров, 1994; Абатуров, 2021) (рис. 3).

Как слишком сухой корм, так и избыточно влажный вызывает почти 2–3-х кратное замедление переработки корма и падение уровня потребления (рис. 3).

Одним из главных факторов, определяющих питательную ценность корма для растительноядных млекопитающих, является уровень их переваримости, которая в зависимости от состава, состояния кормовых ресурсов, физиологической специализации животных колеблется в очень

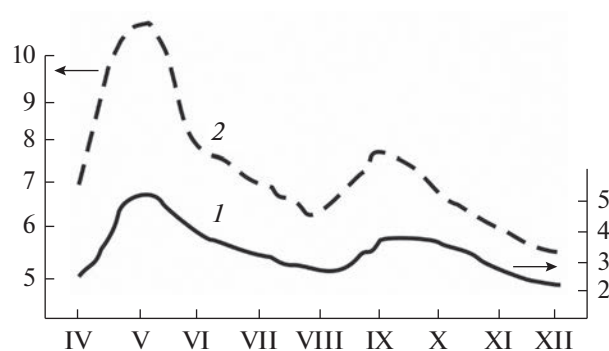


Рис. 2. Сезонная динамика массы содержимого желудка у гребенщиковой песчанки (1) и сезонная динамика урожая растений (2). Y : 1 – масса содержимого желудков, г/сух. массы; 2 – валовый урожай растений, ц/га сух. массы. X – сроки взятия проб, мес.

больших пределах. Уже давно известно, что независимо от типа кормов у всех видов растительноядных животных обнаруживается четкая отрицательная связь переваримости с содержанием клетчатки в кормовой растительности (Абатуров и др., 1982; Магомедов, 1988; Магомедов, Таракановский, 1988; Магомедов, Ахтаев, 1990; Абатуров, 1999) (рис. 4).

Содержание клетчатки, как и других питательных веществ, существенно меняется в кормовых растениях в течение сезона и, в конечном счете, определяет ее общую питательность (Абатуров, Магомедов, 1988). Известны пороговые уровни переваримости растительных кормов на пастбищах, позволяющие сделать однозначные выводы о том, что для полноценного функционирования популяции копытных, к примеру, переваримость растительных кормов в периоды выкармливания приплода, роста или накопления жировых запасов должна быть не менее 54–68%, а содержание протеина не ниже 14% (Абатуров и др., 1996; Абатуров, 2021).

Питательность потребляемого корма оказывается варьирующей величиной, зависящей, прежде всего, от состояния кормов – сезонной динамики питательности кормовой растительности. Сезонная изменчивость содержания различных по энергоемкости питательных веществ в корме определяет и сезонную динамику содержания в нем энергии и уровень потребления растительноядными животными (рис. 5).

Характерная для практически всех растительноядов высокая избирательность питания (максимальная у мелких и слабо выраженная у крупных млекопитающих), заключающаяся в потреблении более питательных кормов из естественного состава растительности, позволяет им в природной обстановке существенно увеличить поступление питательных веществ и энергии с кормом. Такая

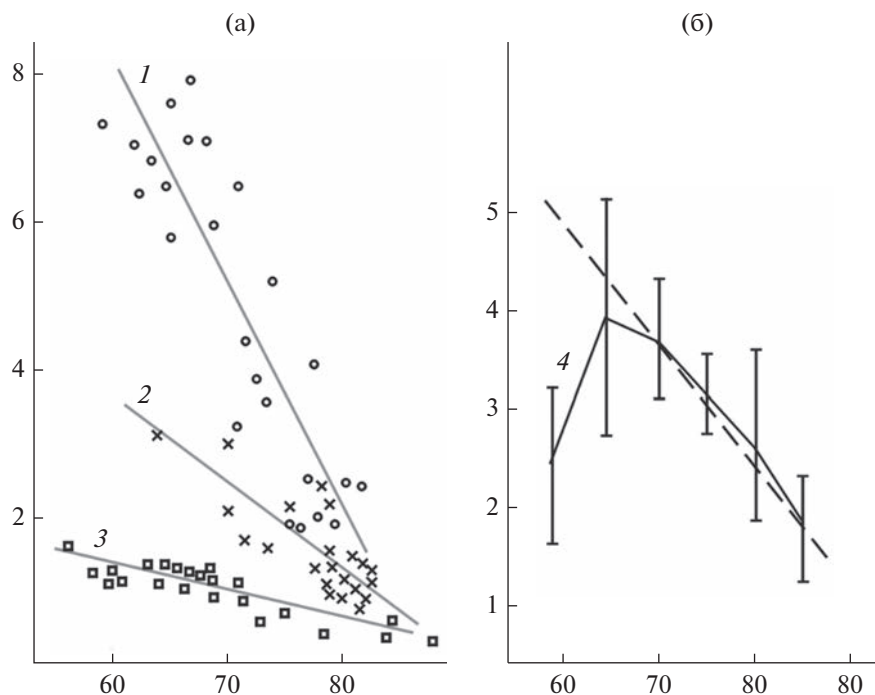


Рис. 3. Зависимость массы содержимого желудков тушканчиков (а) и гребенщиковой песчанки (б) от влажности кормов в естественных условиях в период их максимального наполнения: 1 – большого тушканчика (*Allactaga major*) ($Y = 25.04 - 0.283x$, $r = -0.87$; $p < 0.001$), 2 – тарбаганчика (*Pygeretmus pumilio*) ($Y = 10.04 - 0.108x$, $r = -0.85$; $p < 0.001$), 3 – малого тушканчика (*Allactaga elater*) ($Y = 3.352 - 0.033x$, $r = -0.86$; $p < 0.001$), 4 – гребенщиковой песчанки (*Meriones tamariscinus*) ($Y = 11.1 - 1.106x$, $r = -0.978$; $p < 0.05$). Y – масса содержимого желудков, г/сух. массы; X – влажность потребленного корма, ц/га сух. массы.

избирательность более выражена у мелких и слабее у крупных животных (табл. 1).

Таким образом, для растительноядных млекопитающих в природе характерны значительные сезонные изменения как уровня потребления корма, так и уровня поступления необходимых питательных веществ и энергии с кормом, связанные с сезонными изменениями урожая и энергии в кормовой растительности.

Динамика абсолютного потребления корма и динамика потребления содержащейся в нем энергии четко отражается на массе тела, которая может служить важным индикатором состояния особей и

популяции в целом (Магомедов, 1981, 1988; Магомедов, Ахтаев, 1993; Магомедов, Омаров, 1995). Зависимость между абсолютным потреблением корма, содержанием в нем энергии, потреблением энергии в процессе питания и динамикой массы тела животных в неволе показана на рис. 6.

Можно предположить, что и в природе, где количество и питательная ценность кормов подвержены значительным сезонным и многолетним колебаниям, поступление питательных веществ и энергии их потребителям, а также связанные с ними масса и состояние особей, будут в такой же

Таблица 1. Питательная ценность валовой пастбищной растительности и потребленного корма различными видами травоядных при их совместной пастбе на одном и том же пастбище (% от сухой массы)

Вид животного	Масса тела, г	Протеин	Жир	Клетчатка	БЭВ
Пастбищная растительность		10.7	3.1	23.4	44.7
Овцы	20000	12.1	4.8	20.4	42.2
Заяц-русак	4000	11.0	3.1	30.8	49.4
Малый суслик	350	28.4	4.1	15.4	37.3
Гребенщикова песчанка	250	26.2	8.8	12.77	41.5
Большой тушканчик	200	25.6	6.9	17.6	45.5
Малый тушканчик	50	26.2	6.7	18.2	46.4

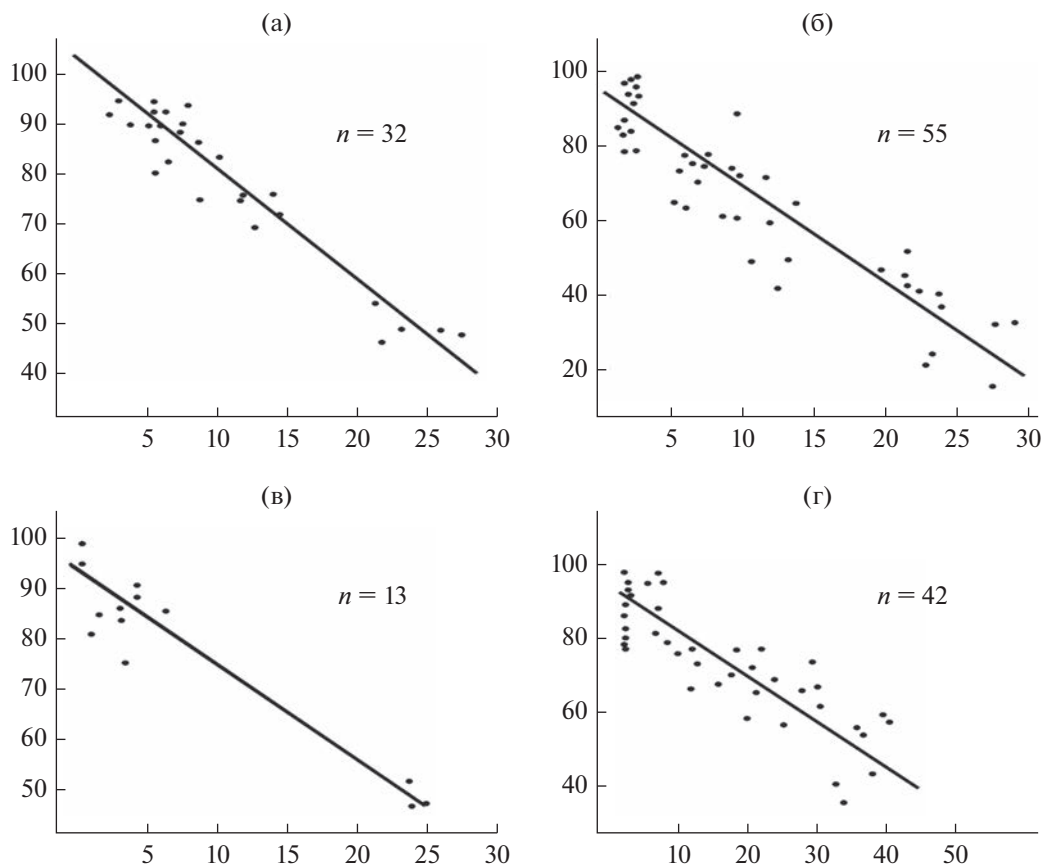


Рис. 4. Зависимость уровня переваримости корма от содержания в ней клетчатки: а – гребенщиковой песчанки (*Meriones meridianus*), б – полевки Бранта (*Lasiopodomys brandtii*), в – нутрии (*Myocastor coypus*) и г – серебристой полевки (*Alticola argentatus*). Y – переваримость корма (%), X – содержание клетчатки в корме (%).

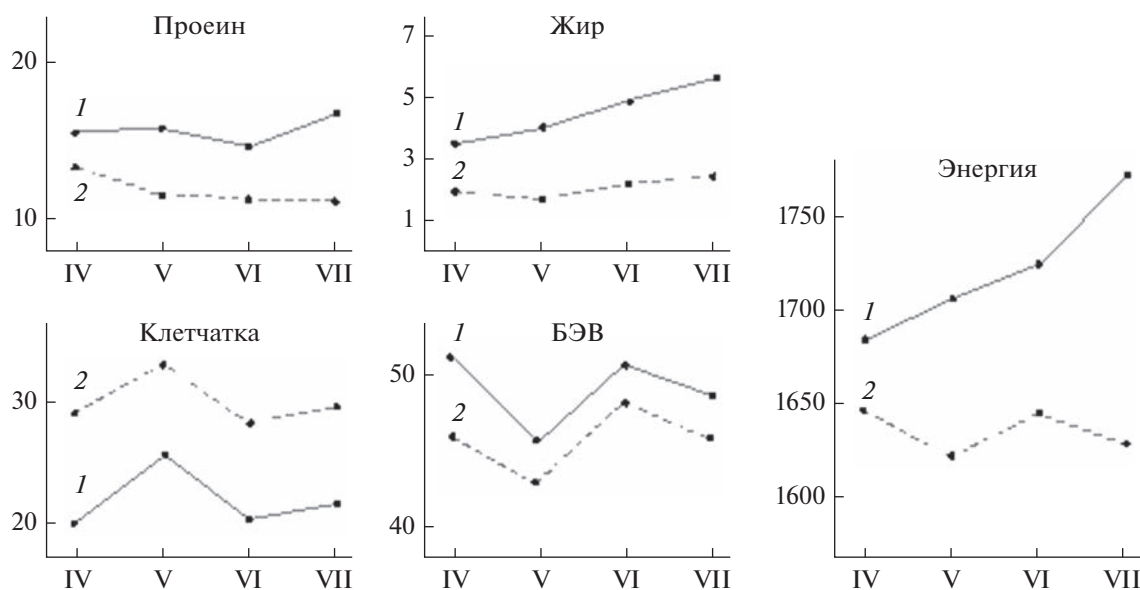


Рис. 5. Сезонная динамика питательной ценности травостоя пастбища и съеденного корма (из содержимых желудков) у малого суслика (*Spertophilus pygmaeus*). Y – содержание питательных веществ и энергии на 100 г сух. в-ва; X – сроки взятия проб, мес.

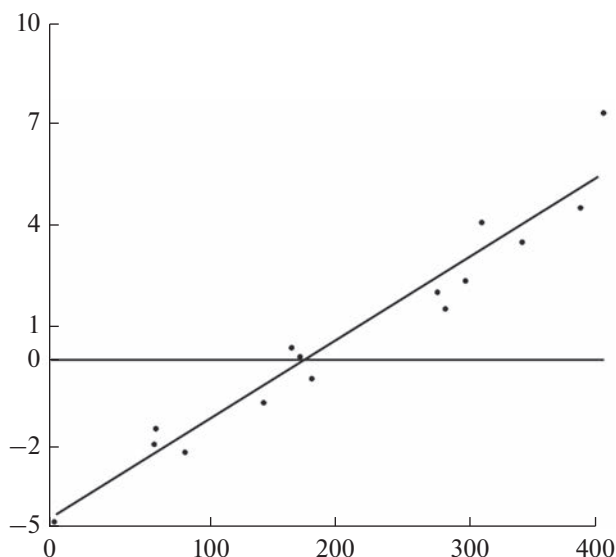


Рис. 6. Зависимость изменения массы тела взрослых особей малого суслика (*Spermophilus pygmaeus*) от количества усвоенной энергии. Y — изменение массы тела, г/ос. сутки; X — количество усвоенной энергии, кДж/ос./сутки.

степени непостоянными и зависимыми от состояния кормовых ресурсов.

Не вызывает сомнений, что в естественных условиях суточная величина получаемой организмом энергии складывается из энергетической стоимости (калорийности) потребленного корма и реальной величины (массы) его суточного потребления (Абатуров, Магомедов, 1988; Магомедов, 1989; Магомедов, Ахтаев, 1993; Магомедов, Яровенко, 1998). Обе эти величины подвержены значительным сезонным и многолетним колебаниям и определяют сезонную динамику состояния отдельных особей и популяции в целом (рис. 7).

Сопоставление этих данных с величиной суточного потребления энергии видами в природе показывает, что в различные периоды жизнедеятельности они существенно различаются. Величина суточного потребления энергии может превосходить суточные потребности организма или получаемая с кормом энергия может не удовлетворять потребностей животных (рис. 7). Эти колебания, как показывают наши данные, отражаются на естественной динамике массы особей популяции и полностью согласуются с ней.

Связь между кормовыми ресурсами и состоянием животных наблюдается у видов, которые большую часть жизни проводят в спячке (рис. 7). В частности, продолжительность активности малого суслика ограничена всего 3–5 мес. и приходится на самый благоприятный в кормовом отношении период. Популяции этих видов весь свой активный период проводят в условиях относительного оби-

лия кормовых ресурсов. Сравнительный анализ особенностей их питания, баланса энергии и динамики состояния их популяций в естественных условиях представляет значительный интерес. Во все годы суточные величины потребления энергии малым сусликом, несмотря на сезонные и многолетние колебания урожаев, с начала и до конца сезонной активности животных поддерживались на уровне, всегда превышающем их потребности (рис. 7). Постоянное преобладание суточной величины усвоенной энергии над ее потребностями у малого суслика практически всецело определялось высоким относительным (в расчете на массу тела в степени 0.75) и абсолютным уровнем потребления ими корма. Такой уровень потребления корма обеспечивал им наиболее высокие темпы потребления энергии, питательных веществ и, соответственно, прирост массы тела в течение всего активного периода, составляющих в среднем по годам до 3.0 г в сутки, а в отдельные благоприятные периоды (середина мая) и до 6.5 г в сутки.

Для природных популяций растительноядных млекопитающих характерны весьма напряженные пищевые взаимоотношения с кормовой растительностью, в результате чего любые изменения урожая или питательной ценности растительности, несмотря на их кажущееся обилие, сразу же сказываются на потреблении энергии и состоянии особей популяции.

Суточная величина получаемой с кормом энергии в благополучные по кормовым условиям периоды обычно выше потребностей животных, что позволяет им накопить определенный запас питательных веществ и энергии. В неблагополучные по кормовым условиям периоды или в течение спячки животные частично или полностью используют резервы, которые были накоплены в благоприятные периоды года.

Так, малые суслики за время спячки ежедневно теряют в среднем от 0.13 до 0.50% (или 0.23–0.76 г) своей первоначальной массы (Калабухов, 1929; Ипатьева, 1968). Зная продолжительность летней спячки, которая для различных половых и возрастных групп изменяется от 30 до 120 дней, и зимней — около 120 дней, можно с большой долей вероятности рассчитать количество энергетических запасов (жира), необходимых для успешного завершения спячки. Зная массу сусликов без жировых запасов и суточные потери массы тела за указанные периоды спячки, можно определить минимальную массу животных, достаточную для успешного завершения спячки (табл. 2).

Анализ массы залегающих в спячку сусликов показывает, что лишь часть особей разных половых и возрастных групп (17–62%) достигает массы, необходимого для успешного завершения спячки (табл. 2), остальные, особи погибают от

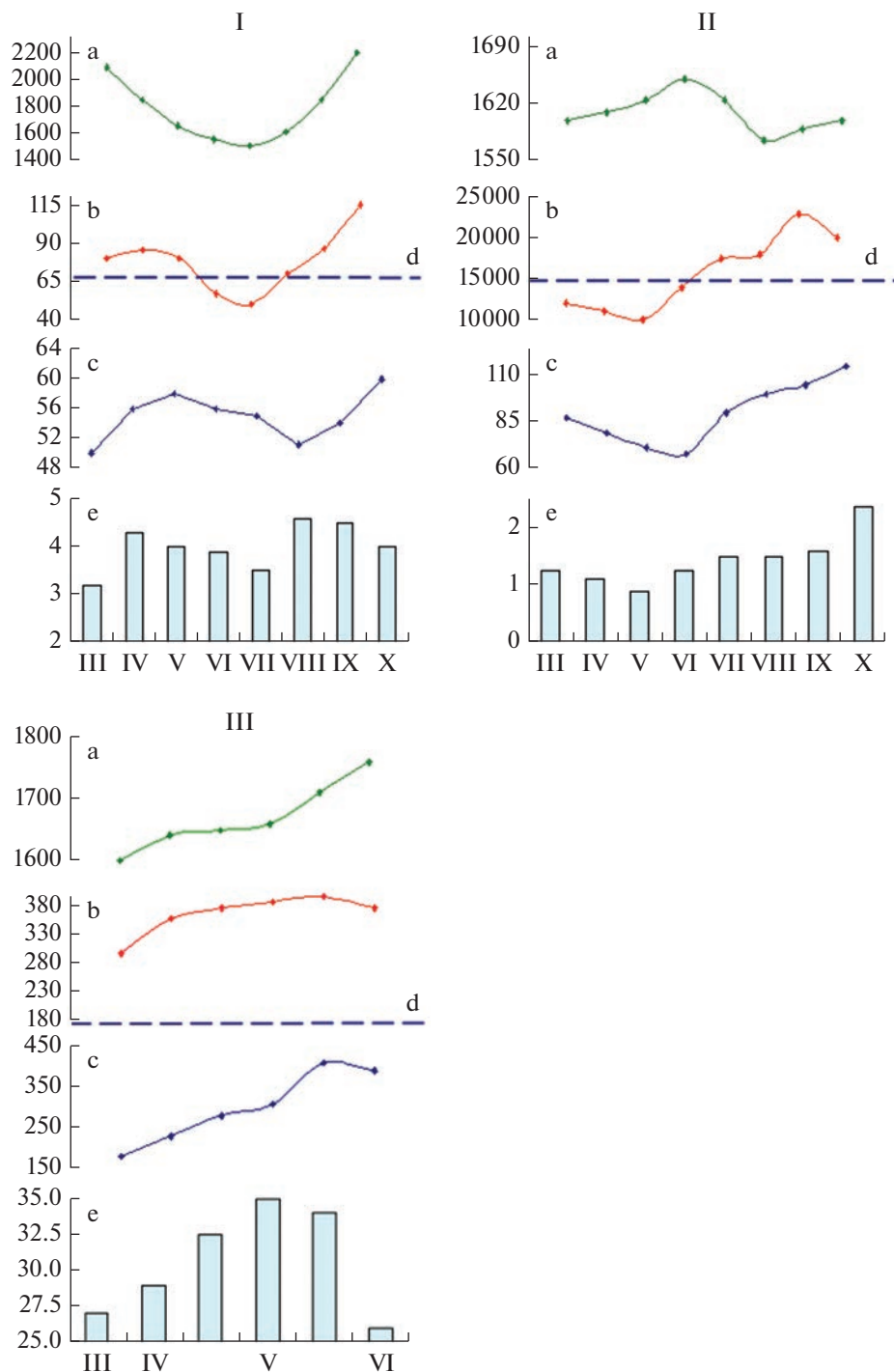


Рис. 7. Сезонная динамика содержания энергии в потребленном корме (а), абсолютного потребления энергии (б), абсолютного потребления корма (е) и массы тела (с) у малого тушканчика (*Allactaga elater*) (I), дагестанского тура (*Capra cylindricornis*) (II) и малого суслика (*Spermophilus pygmaeus*) (III) в естественных условиях. Горизонтальная прерывистая линия (d) – суточные потребности в энергии взрослых не размножающихся животных (кДж/ос./сутки). Y: а – содержание энергии в потребляемом корме (кДж/100 г сух. массы); б – абсолютное потребление энергии (кДж/ос./сутки); е – абсолютный уровень потребления корма (г – для I и II, кг – для III /сух. массы в сутки); с – динамика изменения массы тела (г – для I и II, кг – для III). X – сроки взятия проб, мес.

недостатка жировых ресурсов. Действительно, расчетная смертность – 58–65%, почти полностью совпала с фактической – 53–60%. Близкими

оказались расчетные и фактические величины численности вышедших из спячки сусликов (табл. 2).

Таблица 2. Расчетный минимум массы тела, необходимый для зимней спячки, и фактические показатели массы тела перед спячкой у малого суслика (Абатуров, Магомедов, 1982)

Участки	Масса тела перед спячкой, г						Количество особей с необходимым минимумом массы тела, %			Смертность в спячке, %		Численность после спячки, %	
	фактический			расчетный минимум			Adultus ♂♂	Adultus ♀♀	Juvenis ♂♀	расчетная	фактическая	расчетная	фактическая
	Adultus ♂♂	Adultus ♀♀	Juvenis ♂♀	Adultus ♂♂	Adultus ♀♀	Juvenis ♂♀							
1	411 ± 14.4	276 ± 12.8	236 ± 11.9	380	309	261	62	53	35	59	58	140	143 ± 8.0
2	407 ± 18.8	294 ± 11.0	255 ± 8.7	392	309	261	50	51	36	61	53	80	96 ± 7.6
3	378 ± 31.1	273 ± 19.1	197 ± 7.5	363	298	256	44	39	39	58	55	28	30 ± 1.2
4	372 ± 11.4	310 ± 12.0	—	364	318	—	50	20	—	65	57	50	62 ± 5.2
5	354 ± 12.6	322 ± 6.5	—	362	318	—	45	29	—	64	60	36	42 ± 3.7
6	381 ± 12.4	251 ± 3.8	185 ± 6.9	356	311	261	45	17	40	63	60	23	25 ± 2.5

На уровне популяции годичный уровень запасенной энергии чаще всего оказывается очень близким или даже ниже годового уровня потребностей сусликов для их выживания. При равном распределении ресурсов между особями, обеспечивающем одинаковое накопление жира, большая часть особей популяции должна была бы погибнуть в период спячки. Это говорит и о том, что фактическая плотность популяции превышает реальную кормовую емкость местообитаний и такая ситуация характерна и для других популяций растительноядных млекопитающих.

Важнейшее регулирующее значение, обеспечивающее стабильность и устойчивость популяции растительноядных млекопитающих, имеет социальная разнокачественность особей, ее структурно-функциональная организация, обеспечивающая использование пространства и исключающая массовую гибель животных в условиях нехватки кормовых ресурсов. Иерархическая (этологическая) структура популяции обеспечивает перераспределение энергии внутри популяции — популяция поддерживает свой энергетический баланс путем дифференцированного использования энергии различными возрастными, половыми и генетическими группами (Абатуров, Магомедов, 1982, 1988; Магомедов, 1987; Магомедов и др., 2001б).

Широкий диапазон размеров индивидуальных участков, при высоких плотностях разделяется на две выраженные группы, одна из которых обладает крупными участками, другая мелкими (рис. 8). Можно предположить, что у особей, обладающих большими размерами участков или более продук-

тивными участками, наблюдаются и более высокие уровни питания.

Сопоставление распределения по размерам участков с распределением особей по массе тела показало, что к периоду максимального жиронакопления кривая распределения особей по массе полностью повторяет кривую распределения размера участков (рис. 9 I). Особи, находящиеся в левой части кривой от вертикальной сплошной линии не обеспечены необходимым для спячки количеством жира и, по-видимому, определяют процент гибели (указанный в табл. 2). Это подтверждается также и тем, что вышедшие из спячки особи не сохраняют прежнего распределения по массе и образуют уже единую группировку (рис. 9). В условиях низкой численности, выживают те особи, которые способны освоить и защитить более крупный участок или те, которые захватили более богатые по кормовым запасам участки.

Таким образом, социальная разнокачественность популяции — необходимое условие для поддержания стабильности популяции. Отсутствие такой дифференциации особей в популяции или низкий уровень ее развития должны сопровождаться значительными флуктуациями численности (полевки, лемминги и др.).

Благодаря таким и подобным им механизмам, плотность населения растительноядных млекопитающих всегда обнаруживает высокую степень корреляции с динамикой кормовых (энергетических) ресурсов в период их максимального развития. Так, численность сусликов практически линейно связана с урожаем их кормовой растительности ($r = 0.932$; $Y = -10.6 + 5.6x$; $P < 0.001$);

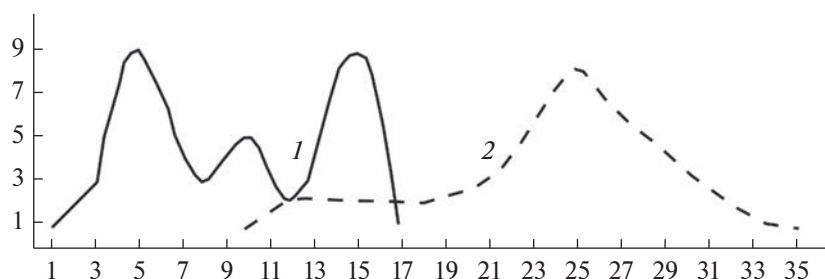


Рис. 8. Распределение сусликов по размерам их индивидуальных участков в условиях высокой (1) и низкой плотности (2). Y – число особей; X – радиус участков, м.

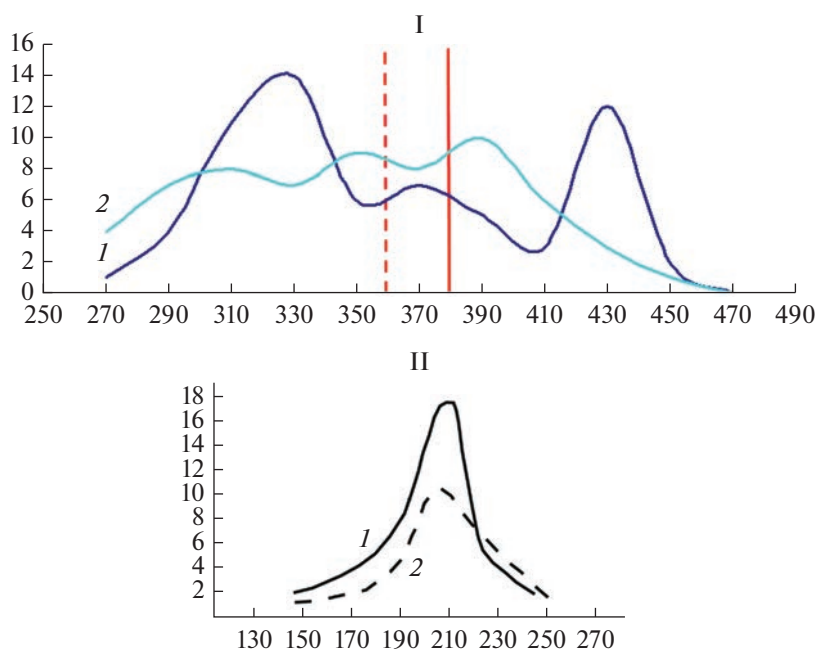


Рис. 9. Распределение самцов сусликов по массе тела перед залеганием в спячку (I) в условиях высокой (1) и низкой плотности (2). Вертикальная штриховая линия показывает минимальный расчетный уровень массы, необходимый для успешного завершения спячки; вертикальная сплошная линия – фактический уровень, обеспечивающий выживание в спячке. Взрослые самцы после выхода из спячки (II). Y – число особей; X – масса особей, г.

плотность населения тарбаганчиков ($r = 0.94$; $Y = -6.28 + 1.31x$; $P < 0.01$), большого ($r = 0.89$; $Y = -0.08 + 1.16x$; $P < 0.01$) и малого тушканчика ($r = 0.81$; $Y = -2.97 + 1.144x$; $P < 0.01$) в период их выхода из спячки также тесно коррелирует с урожаем кормов перед их залеганием в спячку; весенняя плотность гребенщиковой песчанки связана с валовым урожаем растений в осенне-зимний период ($r = 0.79$; $Y = 19.08 + 2.08x$; $P < 0.09$); весенняя плотность хомяка Радде практически линейно связана ($r = 0.998$; $Y = 3.08 + 2.18x$; $P < 0.001$) с долей (площадью) межевых склонов, где происходит основная наживка животных после сбора зерновых на полях; абсолютная плотность отдельных половозрастных групп дагестанских туров в условиях Восточного Кавказа зависит от динамики площади южных склонов, основных зимних пастбищ

($r = 0.80-0.96$; $P < 0.01-0.001$) (Абатуров, Магомедов, 1982, 1988; Магомедов, Омаров, 2000; Магомедов, Ахмедов, 2000; Магомедов и др., 2001a).

В целом, зимняя смертность – один из важнейших процессов корректировки численности и адаптивной структурной перестройки популяции к условиям кормовой обеспеченности, но не единственный механизм регуляции численности и сохранения устойчивости популяций.

Для всех рассматриваемых нами видов известны три периода, в которые уровень смертности всегда скачкообразно возрастает и практически целиком определяется характером их энергетического обеспечения: зимний период для всех половозрастных групп, периоды молочного питания и перехода молодняка на самостоятельное питание.

Таблица 3. Смертность молодых особей гребенщиковой песчанки 1-го помета за летний период

Годы	Плотность населения, ос/га			Смертность, %		
	эмбрионов	вышло из нор	после перехода на самостоятельное питание	в период молочного питания	в период перехода на самостоятельное питание	всего от новорожденных
Межбарханные депрессии						
1987	28.7 ± 2.3	30.4 ± 3.5	23.2 ± 1.1	0	23.7	23.7
1988	53.0 ± 3.4	20.0 ± 3.4	8.4 ± 0.4	62.3	58.0	83.2
1989	37.6 ± 2.6	33.5 ± 1.1	17.4 ± 1.2	10.9	48.1	53.7
1990	32.0 ± 2.5	20.5 ± 3.3	8.8 ± 0.4	35.9	57.0	72.5
Песчаная степь						
1987	19.0 ± 1.2	18.4 ± 3.3	11.3 ± 0.7	3.2	38.6	40.5
1988	38.0 ± 2.7	11.2 ± 2.1	3.8 ± 0.2	70.5	66.1	90.0
1989	18.4 ± 1.6	10.7 ± 2.9	4.8 ± 0.3	41.8	55.1	73.9
1990	26.2 ± 2.0	13.3 ± 2.9	5.9 ± 0.3	49.2	55.6	77.4

О высоком уровне зимней смертности, связанной с недостатком кормов или в период молочного питания, связанного с нарушением лактации при недостатках кормов в природе, хорошо известно. До настоящего времени остается мало изученной смертность в период перехода молодняка на самостоятельное питание и ее роль в регуляции численности.

Оказалось, что важнейшее регулирующее значение в динамике численности растительноядных млекопитающих имеет смертность молодняка в период их непосредственного перехода на самостоятельное питание. Высокий уровень гибели животных на данной короткой жизненной стадии, обнаруженный нами практически для всех исследованных видов, говорит о чрезвычайной важности этого периода жизни для популяций растительноядов (табл. 3) (Магомедов, 1995).

Показано, что в отличие от хищных, переход с высокопитательной молочной диеты на растительную (отличающаяся низкой перевариваемостью, питательностью, меньшей скоростью прохождения через пищеварительный тракт и т.д.) при относительно высоких потребностях в энергетических и пластических материалах молодых животных связан со значительным обострением проблем их энергетического баланса.

Как показали наши исследования, на примере различных видов растительноядов, в частности тушканчиков, именно качественный состав диеты в этот период обнаруживает высокий уровень связи с интенсивностью смертности молодых в период перехода их на самостоятельное питание ($r = 0.944-0.987$; $y = 431.0 - 0.87x$; $P < 0.01-0.001$).

Так, у большого тушканчика, при изменении питательности потребляемого корма с 475 до 400 кДж/100 г сух. массы, интенсивность смер-

ности молодых возрастает от 18 до 80% и у малого тушканчика, при изменении питательности корма с 520 до 375 кДж/100 г сух. массы, интенсивность смертности молодых возрастает от 5% до 63% (Магомедов, 1995).

Это хорошо прослеживается не только у грызунов, но и у копытных. Так, смертность молодняка горных баранов (*Ovis dallii dallii*, *O. canadensis*) в возрасте от 6 мес. до 1 года составляет от 19.9 до 90.0%, тогда как смертность взрослых в течение 9 последующих лет не превышает 4.66% (Deevey, 1947, Festa-Bianchet, 1988), соответственно, у тара (*Hemitragus Jemlahicus*) соотношение смертности от 6 мес. и до 1 года и от 1 года до 9 лет составляет от 53.2 к 22.2% (Caugley, 1966), у архаров (*Ovis ammon*) — от 71.0 к 39.2% (Коршунов, 1988), у лосей (*Alces alces*) — от 30.5 до 52.3% против 13.0–15.0 (Росоловский и др., 1988; Лопатин, Росоловский, 1988), у дагестанского тура (*Capra cilindricornis*) — от 38.9 до 20.3% (Магомедов и др., 2001в) и у безоарового козла (*Capra aegagrus turcomenica*, *C. aegagrus caucasica*) — от 32–60% против 15–32% (Коршунов, 1988; Магомедов и др., 2014).

Механизмы этого явления кроются в разной реакции различных возрастных групп животных на различные по качеству корма. Так, к примеру, максимальная величина потребления одного и того же вида корма у песчанок в условиях его избытка закономерно возрастает с увеличением массы тела (возраста) и в диапазоне 50–100 г носит прямолинейный характер (рис. 10).

Дальнейшее увеличение массы тела (выше 100 г) не ведет к существенному росту потребления и связано, очевидно, с завершением линейного роста желудочно-кишечного тракта у взрослых животных. Абсолютная величина потребления корма у взрослых особей в 1.5–2.0 раза выше, чем у моло-

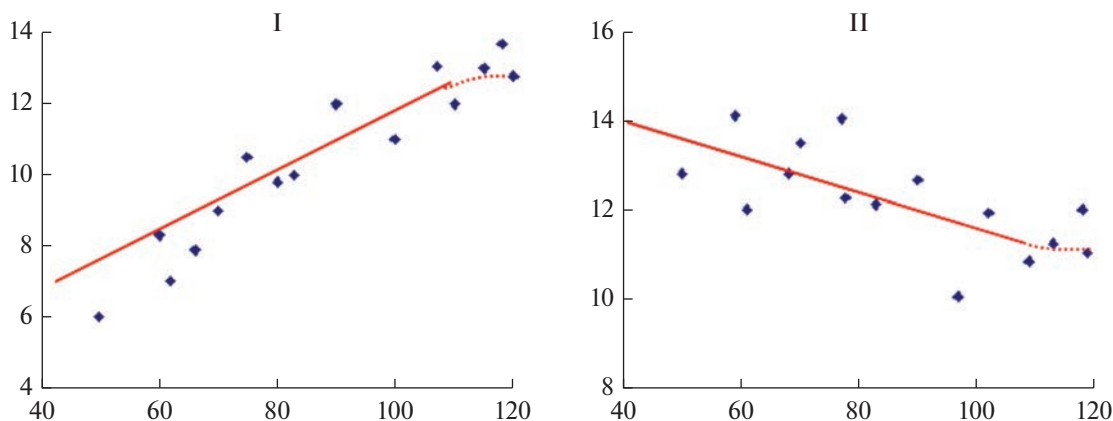


Рис. 10. Зависимость интенсивности потребления корма от массы тела (X): I — абсолютное потребление, граммов сухого вещества на 1 особь в сутки ($r = 0.921$; $P < 0.001$; $Y = 2.68 + 0.089x$); II — относительное потребление, г/сух. вещества на 100 г массы тела в сутки ($r = -0.65$; $P < 0.05$; $Y = 15.5 - 0.037x$).

дых, а относительный уровень потребления (на 100 г массы тела) при этом у взрослых животных оказывается в 1.1–1.3 раза ниже, чем у молодых животных (рис. 10).

Представляет интерес выяснение вопроса о соотношении величины потребления энергии с их потребностями у песчанок. Наши исследования показали, что абсолютные потребности в энергии, соответствующие общим энергетическим тратам организма у молодых особей (масса тела 50–60 г) и у взрослых особей (масса тела 80–100 г), практически не отличаются: затраты энергии на поддержание постоянной массы тела (при температуре 19°) у тех и других оказались практически одинаковыми и изменялись в пределах 96–105 кДж в сутки на одну особь (рис. 11a).

Из этого следует, что абсолютная величина потребления корма молодыми особями должна не только не уступать таковой у взрослых особей, но даже существенно превышать ее, так как у молодых часть энергии и пластических веществ тратится на рост тела. Между тем интенсивность их питания в расчете на особь уступает взрослым. При меньшей интенсивности питания относительные потребности в энергии (на 100 г массы тела) у молодых животных оказываются в 1.5–2.0 раза выше, чем у взрослых (рис. 11b, 11c). Эта разница в относительно большей потребности в энергии у молодых не компенсируется за счет более высокого уровня их питания, который лишь в 1.1–1.3 раза превышает таковой у взрослых (рис. 10).

Расчеты показывают, что у молодых величина получаемой с кормом энергии, затрачиваемой только на поддержание постоянной массы тела (без учета использования части пластических веществ на рост), должна быть в этом случае хотя бы в 1.4–1.7 раз (или на 40–70%) выше, чем у взрослых животных. Поскольку уровень потребления корма — величина ограниченная, более высокие

потребности молодых могут быть удовлетворены только за счет потребления более высококачественного корма. Как показали наши опыты, положительные привесы тела молодых особей (50–60 г) отмечаются только при содержании их на высококалорийных рационах, в состав которых, помимо зерна, включены сочные или зеленые корма. Для более старших возрастных групп (70–80 г) этих ограничений меньше, а у взрослых зверьков (90–110 г) положительные привесы отмечаются практически на всех рационах.

Из этих данных следует, что более низкие абсолютные величины потребления корма молодыми животными по сравнению со взрослыми при их одинаковых потребностях в энергии обуславливают более высокие требования молодых к качеству (питательности) потребляемого корма, даже если этот корм находится в избытке. Очевидно, в природе, где качество кормов чаще всего не

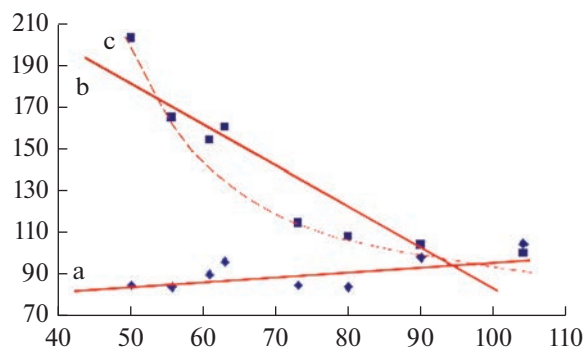


Рис. 11. Зависимость потребности в энергии (Y) от массы тела (X) у гребеншиковой песчанки (*Meriones tamarscinus*): а — абсолютные потребности (кДж/ос./сутки); б — относительные потребности (кДж/на 100 г массы тела в сутки) ($r = -0.964$, $y = 283 - 1.83x$; $P < 0.001$); в — то же в кДж/ $M^{0.75}$ ($y = 9134.82 M^{-0.977}$).

Таблица 4. Обеспеченность пищей, поток энергии и размножение тарбаганчика на различных опытных участках в летний период

Годы исследования по 2-м комплексам	Плотность популяции, ос/га	Запас кормов на 1 особь, кг	Суточное потребление энергии, кДж/особь	Суточные потребности в энергии, adultus кДж/особь	Доля размножающихся самок, %	
					Adultus	Juvenis
1982	8.4 ± 1.6	95.0	64.6	63.0 ± 3.7	66.6	13.3
1983	11.3 ± 3.7	37.0	50.4		41.7	0.0
1984	10.7 ± 1.9	63.0	68.7		72.4	20.0
1985	4.6 ± 0.42	235.0	70.4		85.0	50.0
1986	2.7 ± 0.54	22.0	52.4		30.3	13.7
1982	49.0 ± 6.25	34.0	55.5	63.0 ± 3.7	35.3	20.5
1983	65.7 ± 10.6	10.0	51.4		12.5	0.0
1984	16.0 ± 1.15	34.0	60.6		50.0	25.0
1985	8.0 ± 0.43	168.0	68.3		77.0	35.0
1986	6.3 ± 0.37	103.0	66.5		65.0	30.0

достигает затребованных молодыми организмами необходимых значений, что во многом определяет их выживаемость в период перехода на самостоятельное питание.

Адаптацией к зимнему дефициту кормов и энергии, в крайнем ее выражении является зимняя спячка. Хорошо известно также явление снижения интенсивности питания и общего метаболизма зимой у копытных, позволяющее им в значительной степени снизить экономическую зависимость в период зимнего дефицита кормов. Это хорошо прослеживалось у взрослых туров и безоаровых козлов, слабее для неполовозрелых особей и совсем не наблюдалось у молодых животных — годоводок (Магомедов, Яровенко, 1997; Магомедов и др., 2014). Очевидно, у молодых животных, такие адаптации, связанные со снижением уровня зимнего метаболизма, проявляются только со второго года жизни. Последнее имеет важнейшее значение в регуляции плотности их населения, т. к. в зависимости от дефицита зимних кормов, в первую очередь, гибнут молодые животные и тем больше, чем выше дефицит кормов.

Весьма важно напомнить, что рассмотренные зависимости между потоком энергии и ее потреблением в природе определяются не общим количеством кормов на единице площади пастбища, а его долей, приходящейся на каждую особь и, таким образом, оказывается тесно связанной с плотностью населения животных. Отсюда адекватное кормовым ресурсам изменение числа животных на единице территории является важнейшим механизмом поддержания устойчивости популяций.

В настоящее время накоплено достаточное количество данных, свидетельствующих о том, что плодовитость животных во многом определяется условиями их питания и упитанностью. Такая зависимость хорошо известна в природе и обнаруживается практически для всех видов позвоночных и беспозвоночных животных. Такая связь размножения с количеством потребляемой энергии у земляного зайчика (*Pygeretmus pumilio*) демонстрирует табл. 4 (Магомедов, Гимбатов, 1991).

Как видно из таблицы, средние величины потребления энергии, складывающиеся из суточного количества потребленного корма и его энергетической ценности, колебались в различные годы и на различных участках в период, предшествующий размножению от 50.42 до 70.42 кДж в сутки на одну особь и отклонялись в ту или иную сторону от их суточных потребностей, составляющих, по нашим оценкам, около 63 кДж в сутки на одну особь.

Как показывает табл. 4, средние величины потребления энергии на уровне популяции в неблагоприятные годы или при высокой исходной численности животных, практически всегда были ниже их суточных потребностей. В этих условиях в размножении участвуют только особи, обитающие или захватывающие более богатые кормовые участки и, благодаря этому, способные стабильно поддерживать необходимый уровень энергетического баланса. Молодые, не имеющие еще социального статуса, часто всего вообще исключались из размножения.

Сопоставление интенсивности размножения тарбаганчиков в летне-осенний период с показа-

телями потребления ими энергии (кДж/особь сутки) в эти же периоды в различные годы и на различных участках обнаруживает высокую степень корреляции этих показателей, как для взрослых, так и для молодых особей ($r = 0.81-0.94$; $P < 0.01$) (Магомедов, Гимбатов, 1991). Показано также, что в летний период, интенсивность размножения не связана с упитанностью животных, как это отмечалось при выходе их из спячки, что объясняется тем, что поступающая в организм энергия в летний период направляется на размножение, а не на накопление (Кряжмский, 1988; Gurnell, 1975; Perrigo, Bronson, 1983).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, трофическими отношениями пронизаны все стороны функционирования особей и популяции в целом и определяется это, в первую очередь, тем, что кормовые ресурсы и энергетическая обеспеченность животных в природе оказываются всегда ограничены и их энергетический баланс в природе носит весьма напряженный характер. Скорость поступления корма, питательных веществ и энергии в популяциях растительных ограничена и определяется динамикой условий среды и в соответствии с реальным ее потоком в популяцию распределяется на те или иные формы экологических процессов согласно иерархии компонентов энергетического бюджета (основной обмен, терморегуляция, активность, размножение, создание резервов, выживаемость, и т.д.).

Особенностью энергетического фактора необходимо считать непрерывность его действия во времени, что связано с необходимостью поддержания положительного энергетического баланса в каждый определенный промежуток жизненного цикла, независимо от интенсивности действия других факторов. Это выдвигает энергетическую составляющую, через трофические отношения, в число важнейших регулирующих факторов среды.

О важности кормового фактора говорит и наибольшее число адаптаций самого разного уровня, связанных с трофо-энергетической обеспеченностью и необходимостью поддержания положительного энергетического баланса у животных: это и лабильность различных форм суточной активности, ведущей из которых является пищевая активность; различная специализация и избирательность питания видов и в то же время ее высокая пластичность; разнообразие морфофункционального устройства пищеварительного аппарата и наличие различных типов внутренних цепей питания, во многом объясняющих саму возможность существования растительных на клетчатковых кормах; различные формы запасаания кормов и переживание неблагоприятных по кормовым параметрам периодов жизни в спячке; защита

кормовых участков и пространственно-функциональная структурированность, кормовые миграции и др. Именно энергетические адаптации на тканевом уровне, возникающие на фоне постоянного дефицита корма в природе, имеют определяющее значение в видообразовании.

Перераспределение ресурсов во многом смягчает или даже исключает отрицательное влияние постоянного дефицита кормовых ресурсов, чаще всего наблюдающегося в природе. За счет этого виды всегда имеют дополнительный ресурс кормов и в этом смысле страхуются от резких изменений кормовых условий. За счет такого механизма достигается максимальное использование имеющихся запасов корма, и оптимизируется величина смертности в популяции.

Трофо-энергетический подход и принципы экологического энергетического баланса в исследованиях популяций и биоценозов необходимо использовать в качестве одного из ведущих, позволяющих связать основные популяционные параметры и процессы, определяющие динамику, с конкретными экологическими условиями. Именно энергетический баланс организма выступает в качестве универсального интегрального показателя эффективности адаптационных возможностей организма к средовым факторам в каждый момент его жизненного цикла.

В естественных условиях кормовые ресурсы среды чаще всего ограничены, и за счет самых разнообразных механизмов регуляции смертности, плодовитости и миграционной активности плотность популяции животных, как правило, обнаруживает строгое соответствие с величиной этих кормовых ресурсов и их многолетней динамикой. От степени развитости этих механизмов и пределов естественных колебаний уровня кормовых ресурсов во многом зависит динамика популяции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б.Д. Млекопитающие как компонент экосистем. М.: Наука, 1984. 285 с.
- Абатуров Б.Д. Критические параметры качества растительных кормов для сайгаков (*Saiga tatarica*) на естественном пастбище в полупустыне // Зоол. журн. 1999. Т. 78. Вып. 8. С. 999–1010.
- Абатуров Б.Д. Кормовые ресурсы, обеспеченность пищей и жизнеспособность популяций растительных млекопитающих // Зоол. журн. 2005. Т. 84. Вып. 10. С. 1251–1271.
- Абатуров Б.Д. Питание и кормовые ресурсы диких растительных млекопитающих в степных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 208 с.
- Абатуров Б.Д., Кузнецов Г.В., Магомедов М.-Р.Д., Петелин Д.А., Фекаду Кассе. Оценка кормовой обеспеченности диких копытных в сухой сезон на луго-

- вых пастбищах Эфиопии // Зоол. журн. 1996. Т. 75. Вып. 3. С. 439–450.
- Абатуров Б.Д., Магомедов М.-Р.Д. Зависимость смертности малых сусликов от плотности популяции и обеспеченности кормом // Зоол. журн. 1982. Т. 61. Вып. 6. С. 890–900.
- Абатуров Б.Д., Магомедов М.-Р.Д. Питательная ценность и динамика кормовых ресурсов как фактор состояния популяций растительноядных млекопитающих // Зоол. журн. 1988. Т. 67. Вып. 2. С. 223–233.
- Абатуров Б.Д., Скопин А.Е. Злаки и разнотравье на степных пастбищах, их токсические свойства и сравнительная роль в питании растительноядных млекопитающих // Журн. общей биол. 2019. Т. 80. № 3. С. 226–237.
- Абатуров Б.Д., Холодова М.В., Субботин А.Е. Интенсивность питания и переваримость кормов у сайгаков // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 12. 1982. С. 1870–1881.
- Базилевич Н.И., Титлянова А.А. Особенности функционирования травяных экосистем (некоторые итоги работ МБП в СССР и других странах) // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 1. С. 34–52.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. 470 с.
- Горышина Т.К. Экология растений. М.: Высш.шк. 1979. 368 с.
- Дольник В.Р. Поток энергии в организме и энергетическая модель гомойотермных животных // Экология. 1980. № 6. С. 5–14.
- Дольник В.Р. Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц. В кн.: Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л.: Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1982. Вып. 113. С. 3–37.
- Зайкова В.А. Динамика луговых сообществ. Л.: Наука, 1980. 216 с.
- Ивлев В.С. Время охоты и проходимость хищником путь в связи с плотностью популяции жертвы // Зоол. журн. 1944. Т. 23. Вып. 4. С. 139–145.
- Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат. 1955. 252 с.
- Ипатьева Н.В. Факторы, влияющие на выживаемость сусликов в период спячки и на их размножение. Автореф. дис. канд. биол. наук. Л., 1968. 21 с.
- Калабухов Н.И. Летняя спячка сусликов (*Citellus pygmaeus* Pall и *C. fulvus* Licht) // Тр. лабор. экспер. биол. Моск. зоопарка. 1929. Т. 5. С. 163–177.
- Калабухов Н.И. Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации // Журн. общ. биол. 1946. Т. 7. Вып. 6. С. 417–434.
- Коришонов В.М. Структура стада горных копытных Центрального Копетдага и ее динамика. М.: Наука, 1988. С. 79–95.
- Кряжмиский Ф.Б. Факторы среды и оптимальная регуляция бюджетов времени и энергии у гомойотермных животных // Экологическая энергетика животных. Свердловск, 1988. С. 5–32.
- Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 185 с.
- Лопатин В.Н., Магомедов М.-Р.Д. Математического моделирование динамики популяции малого суслика в полупустыне // Журн. общ. биол. 1986. Т. 47. № 5. С. 702–711.
- Лопатин В.Н., Росоловский С.В. Демографический анализ и его использование для оценки состояния популяции // Популяционные исследования животных в заповедниках. М.: Наука, 1988. С. 24–39.
- Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: Иностранная литература, 1957. 404 с.
- Магомедов М.-Р.Д. Изучение интенсивности питания малого суслика // Зоол. журн. 1981. Т. 60. Вып. 12. С. 1813–1817.
- Магомедов М.-Р.Д. Половая структура популяций некоторых зимоспящих видов грызунов // Экология. 1987. № 2. С. 13–20.
- Магомедов М.-Р.Д. Интенсивность питания и переваримость кормов у серебристой полевки // Сб. “VII Всесоюзн. совещ. по грызунам”. Нальчик, 1988. С. 76–77.
- Магомедов М.-Р.Д. Зависимость питания и состояния популяций тушканчиков от динамики кормовых ресурсов // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50. № 6. С. 824–835.
- Магомедов М.-Р.Д. Зависимость смертности от обеспеченности кормом и естественные механизмы регуляции численности в популяциях тарбаганчиков // Зоол. журн. 1993. Т. 72. Вып. 3. С. 124–132.
- Магомедов М.-Р.Д. Роль кормовых ресурсов и особенностей питания в динамике и устойчивости популяций растительноядных млекопитающих. Дис. докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 1995. 427 с.
- Магомедов М.-Р.Д., Ахмедов Э.Г. Закономерности формирования демографической структуры популяции дагестанского тура (*Capra cylindricornis* Blyth) // Зоол. журн. 2000. Т. 79. Вып. 4. С. 461–470.
- Магомедов М.-Р.Д., Ахмедов Е.Г., Яровенко Ю.А. Дагестанский тур (популяционные и трофические аспекты). М.: Наука, 2001а. 138 с.
- Магомедов М.-Р.Д., Ахтаев М.-Х.Р. Интенсивность питания и потребности в кормах и энергии у гребеншиковой песчанки // Зоол. журн. 1990. Т. 69. Вып. 3. С. 96–104.
- Магомедов М.-Р.Д., Ахтаев М.-Х.Р. Зависимость питания и состояния популяции гребеншиковой песчанки от динамики кормовых ресурсов // Зоол. журн. 1993. Т. 72. Вып. 2. С. 101–111.
- Магомедов М.-Р.Д., Гасанова С.М., Хашаева М.Г. Зависимость качественного состава содержимого желудков и фекалий растительноядных млекопитающих от качества их кормовых // Экология. 1996. № 5. С. 355–360.
- Магомедов М.-Р.Д., Гимбатов Г.Б. Зависимость интенсивности размножения тарбаганчиков (*Allactagulus pygmaeus*) от условия питания // Зоол. журн. 1991. Т. 70. Вып. 3. С. 119–127.
- Магомедов М.-Р.Д., Магомедов М.Ш. Сравнительная оценка интенсивности питания лесной сони (*Dryomys nitedula*) и желтобрюхой мыши (*Apodemus fulvipes*) в связи с особенностями их сезонной ак-

- тивности // Зоол. журн. 2008. Т. 87. Вып. 6. С. 748–753.
- Магомедов М.-Р.Д., Муртазалиев Р.А. Влияние выпаса на продуктивность и структуру растительности пастбищных экосистем Терско-Кумской низменности // Аридные экосистемы. 2001. Т. 7. № 14–15. С. 39–47.
- Магомедов М.-Р.Д., Муртазалиев Р.А., Яровенко Ю.А., Ахмедов Э.Г., Омаров К.З., Насрулаев Н.И. Структура и динамика важнейших компонентов ресурсных сообществ высокогорных экосистем Восточного Кавказа // Сборник статей “Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами”, М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. С. 69–86.
- Магомедов М.-Р.Д., Омаров К.З. Интенсивность питания и энергетические потребности хомяка Радде в различные периоды жизнедеятельности // Экология. 1994. № 4. С. 39–45.
- Магомедов М.-Р.Д., Омаров К.З. Особенности питания и состояния природной популяции хомяка Радде (*Mesocricetus Raddei avaricus*) в агроландшафтах горного Дагестана // Зоол. журн. 1995. Т. 74. Вып. 3. С. 123–133.
- Магомедов М.-Р.Д., Омаров К.З. Трофические и территориально зависимые механизмы регуляции плотности населения хомяка Радде *Mesocricetus Raddei* (Rodentia, Cricetidae). Сообщение 1. Использование пространства в летний период // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 12. С. 1457–1464.
- Магомедов М.-Р.Д., Омаров К.З., Гасанова С.М. Трофические и территориально зависимые механизмы регуляции плотности населения хомяка Радде *Mesocricetus Raddei* (Rodentia, Cricetidae). Сообщение 2. Регуляция зимней смертности // Зоол. журн. 2001б. Т. 80. № 1. С. 90–96.
- Магомедов М.-Р.Д., Субботин А.Е. Изучение интенсивности питания тушканчиков // Зоол. журн. 1985. Т. 64. Вып. 5. С. 731–737.
- Магомедов М.-Р.Д., Таракановский А.А. Интенсивность потребления пищи и поедание фекалий полевой Брандта // Сб. “VII Всесоюз. совещ. по грызунам”. Нальчик, 1988. С. 75.
- Магомедов М.-Р.Д., Яровенко Ю.А. Интенсивность питания и переваримость кормов у дагестанского тура (*Capra cylindricornis* Blyth) в неволе // Зоол. журн. 1997. Т. 76. № 2. С. 243–250.
- Магомедов М.-Р.Д., Яровенко Ю.А. Трофо-энергетические связи дагестанского тура *Capra cylindricornis* (Artiodactyla, Bovidae) с пастбищными экосистемами высокогорий Восточного Кавказа // Зоол. журн. 1998. Т. 77. Вып. 4. С. 465–474.
- Магомедов М.-Р.Д., Яровенко Ю.А., Насрулаев Н.И. Качественная и количественная характеристика питания безоарового козла (*Capra aegagrus*) на Восточном Кавказе // Зоол. журн. 2015. Том 94. Вып. 3. С. 345–351.
- Межжжерин В.А. Концепция энергетического баланса в современной экологии // Экология. № 5. 1987. С. 15–22.
- Россоловский С.В., Попова Т.В., Приклонский С.Г., Зыков К.Д., Пузаченко Ю.Г. Статистический анализ структуры и динамики популяции лося в Окском заповеднике // Популяционные исследования животных в заповедниках. М.: Наука, 1988. С. 40–62.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
- Сущенко Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 1975. 206 с.
- Шварц С.С. Популяционная структура биоценоза // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1971. № 4. С. 485–495.
- Шварц С.С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса // Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. филиала АН СССР. 1969. Т. 65. С. 5–198.
- Шмидт–Ниельсен К. Как работает организм животного. М.: Мир, 1976. 141 с.
- Шмидт–Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. М.: Мир, 1982. Т. I, II. 785 с.
- Щипанов Н.А. Некоторые аспекты устойчивости мелких млекопитающих // Успехи современной биологии. 2000. № 1. С. 73–87.
- Ханин М.А., Дорфман Н.Л., Бухаров И.Б., Левадный В.Г. Экстремальные принципы в биологии и физиологии. М.: Наука, 1978. 256 с.
- Batzli G.O., Jung H.G., Guntenspergen G. Nutritional ecology of microtine rodents: linear forage-rate curves for brown lemmings // Oikos. 1981. 37. P. 112–116.
- Brody S. Bioenergetics and growth. N.Y.: Reinold, 1945. 1023 p.
- Caughley G. Mortality patterns in mammals // Ecology. 1966. Vol. 47. P. 206–218.
- Crawley M.J. Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions // Studies in ecology. Blackwell scientific publications, L., 1983. V. 10. 437 p.
- Deevey E.S. Life tables for natural populations of animals // Quart. Rev. Biol. 1947. V. 22. P. 283–314.
- Kalela O. On the fluctuations in the numbers of arctic and boreal small rodents as a problem of production biology // Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. 1962. V. 4. № 66. P. 1–38.
- Keith L.B. Role of food in hare population cycles // Oikos. 1983. 40. № 3. P. 385–395.
- Festa–Bianchet M. Birthdate and survival in bighorn lambs // J. Zool. 1988. № 4. P. 653–661.
- Gorecki A. Metabolic rate and energy budgets in the bank vole // Acta Theriol. 1968. V. 13. № 25. P. 341–365.
- Grodziński W., Wunder B.A. Ecological energetics of small mammals. In: Small mammals: their productivity and population dynamics / Ed. Golley F.B., Petrusewicz K., Ryszkowski L. Cambridge; L.; N.Y.; Melbourne, 1975. P. 173–204.
- Gurnell J. Notes on the activity of wild wood mice, *Apodemus sylvaticus*, in artificial enclosures // J. Zool. 1975. V. 175. № 2. P. 23–33.
- Holling C.S. Same characteristics of simple types of predation and parasitism // Canadian Entom. 1959. V. 91. P. 385–398.

- Holling C.S.* The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation // *Mem. Entomol. Soc. Canada*, 1965. № 45. P. 1–60.
- Laine K.* Long-term Variations in Plant Quality and Quantity in Relation to Cyclic Microtine Rodents at Kilpisjärvi, Finnish Lapland // *Acta Univ. Ouluen*. 1988. A. № 198. P. 1–33.
- Perrigo G., Bronson F.H.* Foraging effort, food intake, fat deposition and puberty in female mice // *Biol. Reprod.* 1983. V. 29(2). P. 455–463.
- Perrin M.R., Swanepoel P.* Breeding biology of the bushveld gerbil *Tatera leucogaster* in relation to diet, rainfall and life history theory // *S. Afr. J. Zool.* 1987. V. 22. № 3. P. 218–227.

Trophic-Energetic Bases of Functioning and Stability of Natural Populations of Herbivorous Mammals

M.-R. D. Magomedov[#]

*Precaspian Institute of Biological Resources of the Daghestan Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences,
M.-Gadzhiev str., 45, Makhachkala, Daghestan, 367000 Russia*

[#]*e-mail: mmrd@mail.ru*

Using the example of various groups of herbivorous mammals, it is shown that the spatial, seasonal and long-term dynamics of energy resources directly affects the level of their consumption by animals, determines changes in the intensity of reproduction, mortality and migration processes, and, ultimately, the state and stability of populations. The supply of nutrients and energy is initially limited, that determines certain forms of ecological processes according to the hierarchy of components of the energy budget. The energy balance of the organism acts as a universal integral indicator of the effectiveness of the adaptation capabilities of the organism to environmental factors at every moment of its life cycle.

Keywords: herbivorous mammals, nutrition, energy balance, condition of individuals, mortality, reproduction, population stability