

ДЕПАРТАМЕНТ КУЛЬТУРЫ ГОРОДА МОСКВЫ
DEPARTMENT OF CULTURE OF MOSCOW

ГАУ «МОСКОВСКИЙ ЗООПАРК»
MOSCOW ZOO

СОЮЗ ЗООПАРКОВ И АКВАРИУМОВ
UNION OF ZOOS AND AQUARIUMS OF RUSSIA

ЕВРОАЗИАТСКАЯ РЕГИОНАЛЬНАЯ АССОЦИАЦИЯ ЗООПАРКОВ И АКВАРИУМОВ
EUROASIAN REGIONAL ASSOCIATION OF ZOOS AND AQUARIUMS

НАУЧНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ЗООЛОГИЧЕСКИХ ПАРКАХ

SCIENTIFIC RESEARCH IN ZOOLOGICAL PARKS



Выпуск 37
Volume 37

Москва
Moscow

2022

УДК 59:[591.1+591.2+591.5]:59.006

ББК 28.6л6

Н 34

Н 34 Научные исследования в зоологических парках.

Выпуск 37. Сборник научных исследований. – М.: ГАУ «Московский зоопарк», 2022. – 418 с.

Библ.: 422 назв.; табл.: 52; рис.: 246; эл. рес.: 32.

Дорогие коллеги!

Мы предлагаем вашему вниманию очередной, 37-ой, выпуск сборника Московского зоопарка «Научные исследования в зоологических парках», посвященный различным аспектам зоопарковской деятельности. С содержанием этого и предыдущих сборников можно ознакомиться на сайте Московского зоопарка <https://moscowzoo.ru/pro/library/publishing/>, а также на сайте научной электронной библиотеки www.elibrary.ru

Dear colleagues!

We offer to your attention the 37 volume of the Scientific Research in Zoological Parks, dedicated to different aspects of zoos' activities. Our readers can find the contents and previous publications on the Moscow zoo website <https://moscowzoo.ru/pro/library/publishing/>, and on the scientific electronic library website www.elibrary.ru.

Ответственный редактор,
председатель редакционной коллегии В.Ю. Дубровский
руководитель клубного формирования сектора КЮБЗ
Responsible for the issue: V. Dubrovskiy

Члены редакционной коллегии
Н.И. Скуратов – заведующий отделом Орнитологии;
О.Г. Ильченко – заведующая Экспериментальным отделом мелких млекопитающих;
И.В. Овчинникова – заведующая отделом Фауна Китая;
Л.Ю. Русина – методист 1 категории отдела Экспозиция;
Д.Б. Васильев – ветеринарный врач 1 категории Ветеринарного отдела

Рисунок на обложке П.А. Билык
The picture on the cover by P.A. Bilyk

При содействии Генерального директора ГАУ «Московский зоопарк» С.В. Акуловой
Supported by CEO of Moscow Zoo S. Akulova

Макет и верстка: ГАУ «Московский зоопарк»

ISBN 978-5-6047020-7-9

© ГАУ «Московский зоопарк», 2022

© Коллектив авторов: текст, 2022

© Оформление ООО «Типография Офсетной Печати»

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И МЕХАНИЗМЫ ЕЕ РЕГУЛЯЦИИ В ЛАБОРАТОРНЫХ ГРУППАХ ЧЕТЫРЕХ ВИДОВ ПЕСЧАНОК

И.А. Володин^{1,3}, О.Г. Ильченко², Е.В. Володина³

¹ Биологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова,

² ГАУ «Московский зоопарк»,

³ Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцева
volodinsvoc@gmail.com

ВВЕДЕНИЕ

Изучение механизмов, ответственных за регуляцию численности животных, находится в фокусе исследовательских интересов экологов, этологов и эволюционистов. Благодаря исследованиям по поведенческой экологии млекопитающих и птиц особое внимание стали привлекать социальные факторы, контролирующие размножение и смертность (Шилов, 2000; Щипанов, 2003; Krebs, 2003; Wolff, 2003). Одним из направлений изучения этих факторов являются эксперименты по изъятию части животных из природных популяций (Орленев, Переладов, 1981; Попов и др., 1989), по снижению агрессивности в результате использования психотропных средств (Шилов, 1991; Shilova, Tchabovsky, 2009), по ограничению расселения (Шилов, 2000; Wolff, 2003).

Грызуны являются давними и излюбленными объектами таких экспериментов. Небольшая длительность жизни и высокий потенциал размножения многих видов грызунов позволяет проводить исследования в относительно небольшие сроки. Многие виды грызунов легко содержать в лабораторных условиях в течение многих поколений. Это позволяет проводить изучение механизмов регуляции численности в более строго контролируемых условиях, при отсутствии хищников, паразитов и других неблагоприятных факторов среды (недостатка корма, перепадов температур и т.п.).

Песчанки (подсем. Gerbilinae, Muridae, Rodentia) представляют собой группу видов грызунов, которые значительно различаются по уровню социальности (степени зависимости от социальной среды, социального окружения) (Гольцман и др., 1994; Попов, Чабовский, 1995, 2005). В природе такие различия в уровне социальности реализуются в одиночном или групповом образе жизни. Многие виды песчанок в течение длительного времени содержатся в лабораторных условиях (Володин и др., 1996), что позволяет проводить разнообразные сравнительно-видовые исследования поведения этих видов (Попов, 1988; Попов, Вошанова, 1996; Володин, 1999). В условиях неволи практически все виды песчанок не различаются по требованиям к условиям содержания; живут и размножаются в парах и небольших группах (пара с 1–2 выводками) (Володин и др., 1996). Наше исследование посвящено изучению социальных механизмов регуляции численности в длительно существующих лабораторных группах песчанок четырех видов, различающихся по степени зависимости от социального окружения.

В качестве объектов были выбраны светлая (*Gerbillus perpallidus* Setzer, 1958), полуденная (*Meriones meridianus* Pallas, 1773), монгольская (*M. unguiculatus* Milne-Edwards, 1867) и краснохвостая (*M. libycus* Lichtenstein, 1823) песчанки. Первые два вида ведут в природе одиночный образ жизни и показывают невысокую степень зависимости от социального окружения (Попов и др., 1989; Meder, 1989; Павлинов и др., 1990; Попов, Воцанова, 1996; Громов, Ильченко, 2007). Монгольские песчанки в природе живут семейными группами, в которых в течение всего сезона размножается всего одна самка (Громов, Попов, 1979; Громов, 1981; Gromov, 2021). Однако имеется ряд исследований, в которых указано, что в лабораторных условиях у монгольских песчанок молодые самки способны размножаться одновременно со взрослой самкой-матерью (Swanson, Lockley, 1978; Payman, Swanson, 1980; French, 1994; Ильченко, 1996; Clark, Galef, 2002; Scheibler *et al.*, 2005). Краснохвостые песчанки по некоторым чертам биологии занимают промежуточное положение между этими двумя группами видов (Чабовский, 1993; Гольцман и др., 1994).

Целью работы было описать видовые особенности динамики численности и механизмы ее регуляции в длительно содержащихся замкнутых лабораторных группах песчанок четырех видов. Особое внимание мы уделили видовым особенностям агрессии и размножения как механизмам регуляции численности песчанок в таких условиях, а также сопоставлению особенностей демографии и механизмов поддержания численности лабораторных групп песчанок с особенностями их социальной организации.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал и место проведения исследования

Работу проводили с лабораторными группами 4 видов песчанок: монгольской, краснохвостой, полуденной (подвид *M. m. penicilliger* Heptner, 1933) и светлой. Сбор материала осуществляли с мая 1992 по июль 1997 гг. в вивариях Московского зоопарка и биологического факультета Московского Государственного университета.

Песчанки – основатели лабораторных коллекций поступали в виварии либо из природы, либо из коллекций зарубежных зоопарков. Монгольские песчанки поступили в виварии из Монголии и Тувы в середине 1970-х гг., краснохвостые песчанки – из южной Туркмении в начале 1980-х гг., полуденные песчанки – из центральной и южной Туркмении и Узбекистана в конце 1970-х гг. Светлые песчанки были получены в 1985 г. из зоопарка Германии. Лабораторные коллекции отечественных видов неоднократно пополнялись песчанками, привезенными из природы или полученными по обмену из других вивариев, однако основу лабораторных популяций всех видов всегда составляли родившиеся в неволе животные.

Песчанок содержали в секциях металлических стеллажей с сетчатыми стенками размером 100x50x40 см или в соединенных перегоном двух пластиковых кюветах с сетчатым верхом размером 45x30x20 см каждая. Подстилкой служили древесные опилки. В качестве корма животные получали зерна овса и подсолнечника, сухой хлеб, ломтики моркови и яблок, в летнее время – траву. Корм всегда предлагали

в избытке. Воды песчанки не получали. Каждая клетка имела несколько укрытий – деревянных домиков размером 20x15x10 см. Помещения с песчанками освещались естественным светом, либо в них поддерживали фотопериод, имитирующий годовой цикл освещения на широте Москвы. В комнатах с животными поддерживали постоянную температуру 18–23°C.

Лабораторной группой считали пару животных-основателей и их потомков. Началом существования группы считали дату рождения первого выводка. Не проводили никаких изъятий или подсадов других животных в группу. Группа считалась распавшейся, когда в ней оставалось только одно животное или несколько песчанок одного пола. Все животные в группах старше 1 мес. были индивидуально помечены. Всего под наблюдением находилось 32 лабораторные группы – по 11 для монгольской и светлой песчанки и по 5 для краснохвостой и полуденной.

Методы сбора материала

Основным методом сбора материала были еженедельные осмотры животных в группах. Во время осмотра каждое животное осматривали, отмечали общее и репродуктивное состояние, а также наличие и локализацию покусов, и взвешивали на электронных весах (с точностью до 1 г).

При оценке общего состояния отмечали появление опухолей и язв, отрастание зубов, гноящиеся глаза, травмы и другие признаки недомогания. При описании репродуктивного состояния для самок отмечали состояние влагалища (закрыто или открыто, в последнем случае самка считалась репродуктивно активной), для самцов фиксировали момент наступления половозрелости, когда семенники начинали легко прощупываться или опускались в мошонку. В качестве мест локализаций покусов выделяли голову, передние лапы, задние лапы, брюхо, заднюю часть спины и хвост. Интенсивность покусов оценивали в баллах: 1 – единичный; 2 – мало; 3 – средне; 4 – много; 5 – очень много. Такая система регистрации позволяла фиксировать покус только один раз, в ту неделю, когда они появились впервые. Если в клетке обнаруживали хотя бы одну особь с покусом, то эту неделю принимали за начало периода агрессии, который продолжался до тех пор, пока в группе не обнаруживалось ни одного зверька со свежими покусом.

В случае обнаружения выводка мать детенышей устанавливали по кровянистым выделениям из влагалища (в день родов), разработанным соскам и по резкому снижению веса самки (как правило, на 10 и более граммов) после 2–3 недельного постепенного набора веса (Ильченко, 1996). До месячного возраста всех детенышей выводка взвешивали совместно и вес каждого вычисляли как среднюю величину. В возрасте 1 мес. каждое животное получало индивидуальный номер, после чего его относили к категории взрослых. Рождение выводка отмечали также в тех случаях, когда не один детеныш не был обнаружен, но присутствовали признаки прошедших родов, главным из которых было характерное изменение веса самки.

Причины падежа песчанок подразделяли на три группы: смерть от агрессии или ее последствий, смерть от старости или болезни и смерть, вызванная условиями содержания.

Методы обработки данных

Полученные данные были занесены в программу Microsoft Excel в виде таблиц. Затем в среде Visual Basic for Applications были написаны макросы, позволившие быстро и эффективно извлекать из электронных таблиц нужную информацию.

Для каждой группы были вычислены следующие показатели:

1. Демографические показатели:

Длительность существования группы подсчитывали как время, прошедшее с момента формирования группы (рождение первого выводка) до момента, когда в группе оставались животные одного пола (в неделях).

Длительность репродуктивной активности рассчитывали, как период от появления первого выводка до последнего зафиксированного выводка (в неделях).

Время до достижения максимальной численности – число недель, прошедшее с момента формирования группы до достижения максимальной численности животных в группе. Для некоторых групп, в течение существования которых было несколько пиков, за максимум принимали первый пик, если разница между этим пиком и последующими была не более чем в 1 особь.

Максимальное число животных в группе вычисляли как абсолютный максимум взрослых животных за весь период существования группы.

Среднее самцов вычисляли как отношение суммы числа самцов в каждую неделю жизни группы к числу недель существования группы.

Среднее самок вычисляли как отношение суммы числа самок в каждую неделю жизни группы к числу недель существования группы.

Отношение самка/самец вычисляли как отношение среднего числа самок за весь период существования группы к среднему числу самцов.

2. Показатели агрессивных взаимодействий

Общее число периодов агрессии подсчитывали за все время существования группы.

Число периодов агрессии со смертями подсчитывали как число периодов агрессии, в течение которых было обнаружено хотя бы одно животное, павшее из-за агрессии.

Продолжительность агрессии – суммарное время, которое приходилось на все периоды агрессии за все время существования группы (в неделях).

Число смертей из-за агрессии – суммарное число смертей взрослых особей из-за агрессии за все время существования группы.

Общее число смертей – суммарное число смертей взрослых особей за время существования группы.

3. Репродуктивные показатели

Общее число самок в группе рассчитывали как суммарное число взрослых самок, которые присутствовали в группе в течение ее существования.

Число рецептивных самок – суммарное число самок, у которых хоть один раз в течение жизни регистрировали открытие влагалища.

Число рожавших самок – суммарное число самок, которые рожали хотя бы один раз в течение жизни.

Максимальное число рецептивных самок – максимальное число самок во время одного осмотра, у которых были зафиксированы открытые влагалища.

Максимальное число одновременно беременных самок – максимальное число самок, у которых роды произошли в течение трехнедельного периода (средняя длительность беременности у песчанок).

Максимальное число одновременно рожавших самок – максимальное число самок, у которых роды произошли одновременно в течение одной недели.

Число выводков самки-основательницы – суммарное число выводков, рожденных самкой-основательницей группы за весь период существования группы.

Число выводков прочих самок группы – суммарное число выводков, рожденных всеми другими самками за весь период ее существования группы.

Общее число выводков – суммарное число выводков за все время существования группы, зафиксированных как непосредственно, так и по изменению массы тела самок.

Число выживших выводков – число выводков, в которых хотя бы один из детенышей достигал возраста 1 мес.

4. Рассчитывали следующие относительные показатели:

Доля времени репродукции – отношение времени репродуктивной активности ко времени существования группы.

Доля периодов агрессии со смертями от общего числа периодов агрессии – отношение числа периодов агрессии со смертями к общему числу периодов агрессии.

Доля продолжительности агрессии от времени существования группы – отношение продолжительности агрессии ко времени существования группы.

Доля смертей из-за агрессии – отношение числа смертей из-за агрессии к общему числу смертей взрослых особей.

Доля рецептивных самок – отношение числа рецептивных самок к общему числу самок в группе.

Доля рожавших самок – отношение числа рожавших самок к общему числу самок в группе.

Вклад основательницы – отношение числа выводков самки-основательницы к общему числу выводков в группе.

Выживаемость выводков – отношение числа выживших выводков к общему числу выводков.

5. Для оценки сезонных изменений репродуктивной активности и показателей агрессивных взаимодействий для каждого месяца были рассчитаны средние по группам значения:

Среднее число выводков;

Среднее число смертей от агрессии;

Средняя интенсивность покусываний (сумма баллов интенсивности покусываний для всех животных группы в течение месяца).

Затем эти показатели были использованы для расчета средних для каждого месяца значений для каждого из четырех видов песчанок.

Статистический анализ

Для сравнения различных показателей между видами песчанок был использован непараметрический критерий Манна–Уитни. Корреляция между среднемесячными значениями репродуктивной активности и агрессии была рассчитана с использованием непараметрического коэффициента корреляции Спирмена. Для оценки видовой специфики механизмов регуляции численности был применен дискриминантный анализ (стандартная процедура). Средние величины приведены как среднее \pm стандартное отклонение (SD) Вся статистическая обработка была проведена в пакете статистических программ STATISTICA 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Демографические показатели

Длительность существования групп песчанок разных видов варьировала от 11 мес. до 5 лет (табл. 1). Длительность существования групп и длительность репродуктивной активности была наибольшей у краснохвостой песчанки и наименьшей – у светлой (табл. 1, рис. 1). Различия между этими двумя видами, а также между светлыми и монгольскими песчанками были достоверны (рис. 1). Однако отношение времени репродуктивной активности ко времени существования группы было максимальным у монгольской песчанки (табл. 1), причем различия по этому показателю между монгольской и светлой песчанками достоверны ($U = 19.0, p = 0.01$).

Таблица 1. Величины (среднее \pm SD, минимальное–максимальное значения) различных показателей лабораторных групп песчанок четырех видов

Показатель	Светлые	Полуденные	Краснохвостые	Монгольские
Длительность существования группы (нед.)	135.3 \pm 52.9 41–223	155.7 \pm 35.9 100–198	216.0 \pm 64.3 111–271	184.0 \pm 42.5 111–250
Длительность репродуктивной активности (нед.)	78.2 \pm 33.2 32–146	108.1 \pm 23.0 87–147	149.0 \pm 72.7 81–262	144.5 \pm 31.9 110–204
Доля времени репродукции	0.60 \pm 0.16 0.42–0.92	0.71 \pm 0.15 0.54–0.87	0.68 \pm 0.20 0.48–0.97	0.80 \pm 0.12 0.56–0.99
Время до достижения максимальной численности (нед.)	15.1 \pm 19.3 4–71	36.5 \pm 21.5 4–56	8.8 \pm 3.7 3–13	35.9 \pm 21.6 9–69
Максимальное число животных в группе	7.2 \pm 1.5 5–10	10.6 \pm 5.1 6–18	10.0 \pm 1.0 9–11	15.8 \pm 3.0 11–20
Среднее число самцов	2.3 \pm 0.9 1.3–3.9	4.9 \pm 2.3 2.0–7.7	2.8 \pm 0.6 1.9–3.4	5.4 \pm 1.8 2.8–9.3
Среднее число самок	2.4 \pm 1.1 1.3–4.5	2.6 \pm 1.8 1.0–5.5	2.3 \pm 0.6 1.5–3.1	4.2 \pm 1.6 2.3–7.4

Показатель	Светлые	Полуденные	Краснохвостые	Монгольские
Среднее число взрослых	4.8±1.0 3.4–6.2	7.5±3.4 4.9–13.0	5.0±1.2 3.9–6.5	9.6±2.1 7.3–13.3
Отношение самка/самец	1.29±0.96 0.3–3.5	0.65±0.55 0.2–1.6	0.82±0.16 0.6–1.0	0.90±0.61 0.4–2.5
Общее число Периодов агрессии	14.6±5.7 5–22	9.6±9.6 1–23	8.6±6.3 3–18	9.1±4.7 2–16
Число периодов агрессии со смертями	1.6±1.2 0–4	2.2±2.9 0–7	5.4±4.0 0–10	4.2±2.8 1–11
Доля периодов агрессии со смертями от общего числа периодов агрессии	0.14±0.13 0.0–0.40	0.15±0.16 0.0–0.33	0.61±0.37 0.0–1.0	0.51±0.25 0.22–1.0
Продолжительность агрессии (нед)	30.3±14.0 12–57	18.8±25.2 1–61	12.8±11.1 3–30	16.0±8.3 3–27
Доля продолжительности агрессии от времени существования группы	0.23±0.08 0.11–0.31	0.12±0.16 0.01–0.38	0.05±0.04 0.01–0.11	0.09±0.05 0.02–0.19
Число смертей из-за агрессии	1.8±1.6 0–5	2.4±3.3 0–8	8.2±6.8 0–17	6.4±3.9 2–14
Общее число смертей	6.8±2.6 4–13	10.6±8.9 4–26	16.2±7.8 8–28	19.5±4.2 13–26
Доля смертей из-за агрессии	0.29±0.21 0.0–0.63	0.22±0.22 0.0–0.50	0.44±0.27 0.0–0.63	0.32±0.16 0.08–0.57
Общее число самок в группе	3.6±1.6 2–6	8.4±5.1 5–15	10.2±4.9 6–18	11.6±4.4 7–18
Число рецептивных самок	3.2±1.3 2–6	7.6±4.9 2–15	6.4±2.5 4–10	8.6±3.3 4–14
Число рожающих самок	2.6±1.1 1–4	3.8±1.1 2–5	2.6±1.5 1–5	6.1±3.3 2–13
Доля рецептивных самок от общего числа самок	0.90±0.15 0.7–1.0	0.92±0.11 0.8–1.0	0.69±0.26 0.3–1.0	0.76±0.17 0.5–1.0
Доля рожающих самок от общего числа самок	0.72±0.21 0.5–1.0	0.60±0.30 0.3–1.0	0.25±0.05 0.2–0.3	0.53±0.20 0.2–0.9
Максимальное число рецептивных самок	2.7±0.8 2–4	5.6±2.5 2–9	3.2±0.08 2–4	6.6±2.5 4–12

Показатель	Светлые	Полуденные	Краснохвостые	Монгольские
Максимальное число одновременно беременных самок	1.6±0.5 1-2	2.2±0.5 2-3	1.4±0.6 1-2	4.2±1.5 1-7
Максимальное число одновременно рожавших самок	1.1±0.3 1-2	1.4±0.9 1-3	1.0±0.0 1-1	2.6±1.0 1-5
Число выводков самки-основательницы	5.4±2.8 1-11	4.6±2.9 2-9	6.4±5.7 2-14	7.2±4.5 1-15
Число выводков прочих самок группы	5.6±5.2 0-12	8.8±7.0 1-18	3.8±4.0 0-10	22.4±12.0 2-37
Общее число выводков	11.0±5.1 3-19	13.4±7.5 4-22	10.2±3.7 6-15	29.6±12.5 5-46
Число выживших выводков	2.1±0.9 1-3	5.2±4.0 1-11	4.4±2.2 2-8	5.9±3.0 2-11
Вклад основательницы (доля выводков)	0.58±0.31 0.08-1.0	0.44±0.27 0.10-0.75	0.58±0.38 0.17-1.0	0.29±0.19 0.04-0.60
Выживаемость выводков (%)	25.0±20.1 7-67	34.8±11.5 22-50	44.0±17.0 27-67	22.1±9.9 9-40

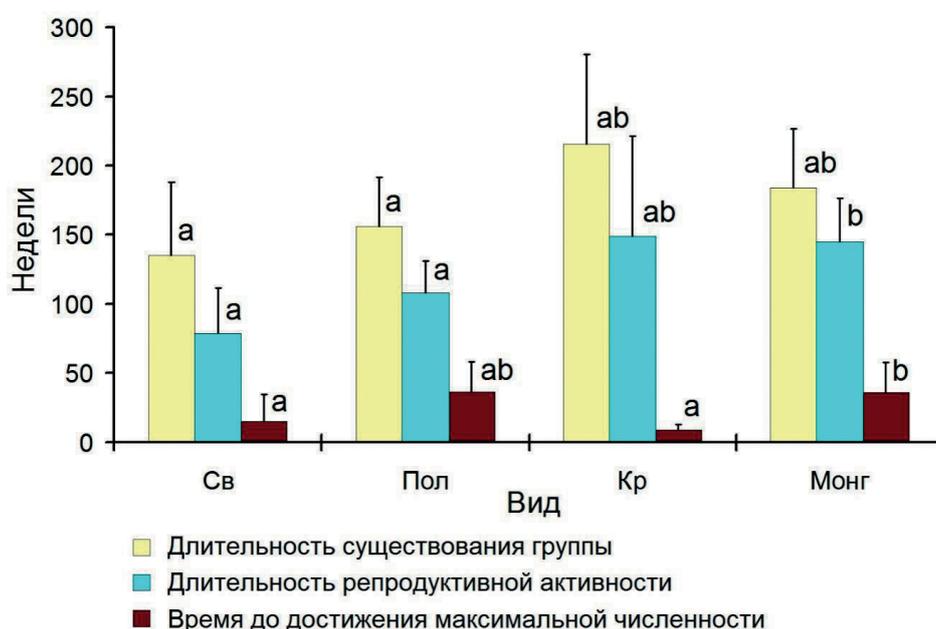


Рисунок 1. Демографические показатели лабораторных групп песчанок четырех видов (Св. – светлые, Пол. – полуденные, Кр. – краснохвостые, Монг. – монгольские песчанки). Столбцы – средние, усы – SD. Одинаковые буквенные обозначения указывают значения, которые не различаются достоверно от других значений данного демографического показателя (Манна–Уитни тест, $p < 0.05$).

Время до достижения максимальной численности животных в группе у светлых и особенно краснохвостых песчанок очень небольшое и не превышает 16 недель (табл. 1, рис. 1). В отличие от них, у двух других видов нарастание числа животных в группе занимает большее время и в среднем составляет 36 недель (8–9 мес.) (табл. 1, рис. 1); различия между светлыми и монгольскими, краснохвостыми и монгольскими песчанками достоверны (рис. 1).

Максимальное и среднее число взрослых животных было наибольшим у монгольских и наименьшим у светлых песчанок (табл. 1, рис. 2); различия между этими видами и между монгольскими и краснохвостыми песчанками были достоверны (рис. 2). Отношение среднего числа самок к среднему числу самцов в группе значительно варьирует у всех четырех видов (табл. 1), в результате все различия между видами не достигали порога достоверности.

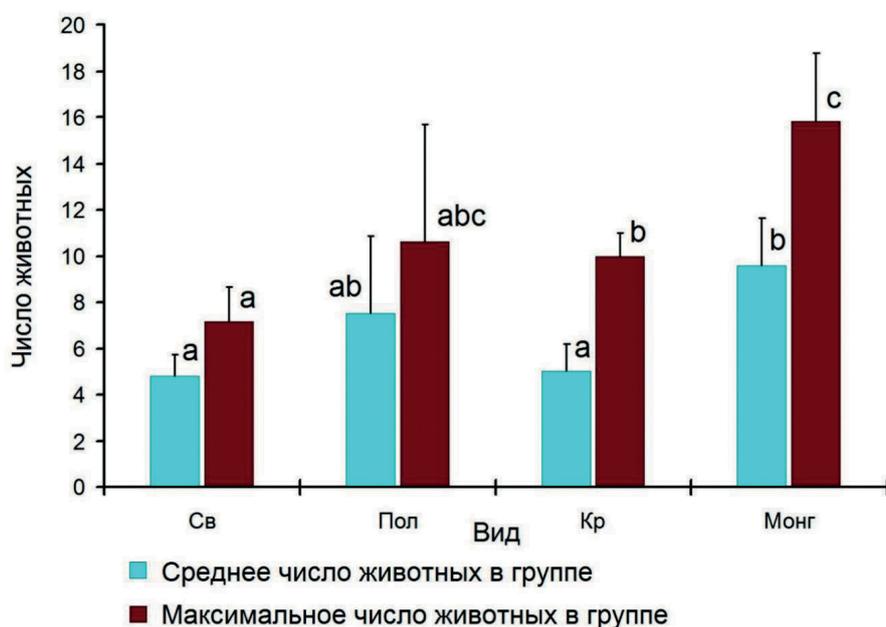


Рисунок 2. Среднее и максимальное число животных в лабораторных группах песчанок четырех видов (Св. – светлые, Пол. – полуденные, Кр. – краснохвостые, Монг. – монгольские песчанки). Столбцы – средние, усы – SD. Одинаковые буквенные обозначения указывают значения, которые не различаются достоверно от других значений данного демографического показателя (Манна–Уитни тест, $p < 0.05$).

Показатели агрессивных взаимодействий

Продолжительность агрессии между видами сильно варьирует, от 30.3 недель для светлых песчанок до 12.8 недель для краснохвостых (табл. 1). Различия в продолжительности агрессии были достоверны только между светлыми и краснохвостыми песчанками ($U = 8.5$, $p = 0.03$) и между светлыми и монгольскими ($U = 25.0$, $p = 0.02$).

Доля продолжительности агрессии от времени существования группы была максимальна для светлых песчанок и минимальная для краснохвостых (табл. 1, рис. 3).

Различия в доле продолжительности агрессии также были достоверны между светлыми и краснохвостыми песчанками ($U = 1.0, p < 0.01$) и между светлыми и монгольскими ($U = 6.0, p < 0.01$) (рис. 3).

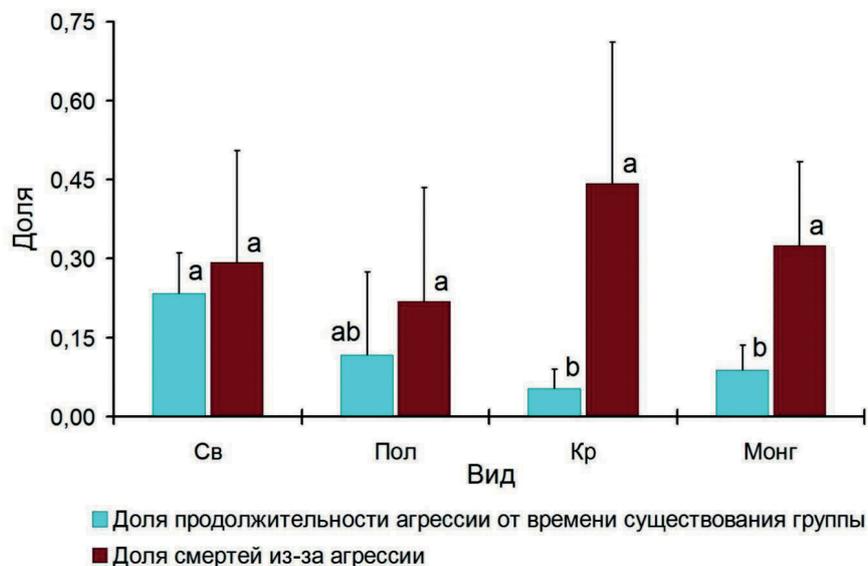


Рисунок 3. Доля продолжительности агрессии от времени существования группы и доля смертей из-за агрессии в лабораторных группах песчанок четырех видов (Св. – светлые, Пол. – полуденные, Кр. – краснохвостые, Монг. – монгольские песчанки). Столбцы – средние, усы – SD. Одинаковые буквенные обозначения указывают значения, которые не различаются достоверно от других значений данного демографического показателя (Манна–Уитни тест, $p < 0.05$).

Общее число периодов агрессии в группе было максимальным у светлых песчанок и не различалось между тремя другими видами (табл. 1). Достоверные различия были найдены только между светлой и монгольской песчанкой ($U = 18.5, p = 0.01$).

Число периодов агрессии со смертями также сильно варьирует между группами разных видов (табл. 1). У всех видов, кроме монгольской песчанки, была хотя бы одна группа, в которой не было смертей от агрессии. Больше всего периодов со смертями из-за агрессии было у краснохвостых песчанок, затем монгольских, полуденных и меньше всего у светлых (табл. 1). Достоверные различия были найдены только между светлой и монгольской песчанкой ($U = 18.5, p = 0.01$).

Доля периодов агрессии со смертями от общего числа периодов агрессии отражает эффективность агрессии как механизма регуляции численности. Средние значения этого показателя для групп полуденных и светлых песчанок невелики и составляет 0.15 и 0.14 соответственно (табл. 1). Для краснохвостых и монгольских песчанок они значительно выше, соответственно 0.61 и 0.51. Кроме того, только у этих двух видов доля периодов агрессии со смертями в некоторых группах достигала единицы. Достоверные различия были найдены при сравнении монгольских песчанок со светлыми ($U = 7.5, p < 0.01$) и полуденными ($U = 5.5, p = 0.01$), а также краснохвостых песчанок со светлыми ($U = 10.0, p = 0.05$).

Среднее число смертей из-за агрессии у монгольских и краснохвостых песчанок велико (8.2 и 6.4 соответственно), у светлых и полуденных оно значительно ниже (1.8 и 2.4 соответственно) (табл. 1). Достоверные различия были найдены между монгольскими и светлыми ($U = 11.5, p = 0.01$) и монгольскими и полуденными песчанками ($U = 9.5, p = 0.04$).

Доля смертей из-за агрессии была наибольшей у краснохвостых песчанок и наименьшей у полуденных (табл. 1, рис. 3). Однако достоверных различий между видами обнаружено не было (рис. 3).

Репродуктивные показатели

Общее число самок в группах было наибольшим у монгольских песчанок и наименьшим у светлых песчанок (табл. 1). Число рецептивных и рожавших самок также было наибольшим в группах монгольских песчанок и наименьшим – в группах светлых, однако для двух других видов не наблюдалось связи этих показателей с общим числом самок в группе (табл. 1).

Доля репродуктивно активных самок у светлых и полуденных песчанок высока, у монгольских и краснохвостых она несколько ниже, достоверные различия были найдены только между монгольскими и светлыми песчанками (табл. 1, рис. 4). В свою очередь, доля рожавших самок у светлых, полуденных и монгольских песчанок достоверно выше, чем у краснохвостых (табл. 1, рис. 4). Наименьшая разница между долей репродуктивно активных и рожавших самок наблюдалась у светлых песчанок, а наибольшая – у краснохвостых (рис. 4).

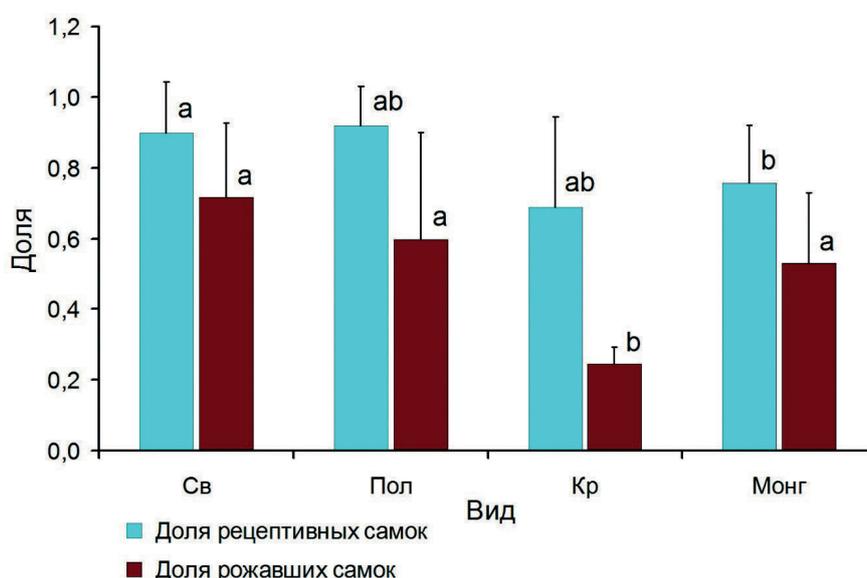


Рисунок 4. Доля рецептивных и рожавших самок от общего числа самок в лабораторных группах песчанок четырех видов (Св. – светлые, Пол. – полуденные, Кр. – краснохвостые, Монг. – монгольские песчанки). Столбцы – средние, усы – SD. Одинаковые буквенные обозначения указывают значения, которые не различаются достоверно от других значений данного демографического показателя (Манна–Уитни тест, $p < 0.05$).

Максимальное число рецептивных самок было значительным у монгольских и полуденных песчанок и почти вдвое ниже у светлых и краснохвостых (табл. 1). Достоверные различия были обнаружены между полуденными и светлыми ($U = 8.5, p = 0.03$), а также между монгольскими и светлыми ($U = 2.0, p < 0.01$) и монгольскими и краснохвостыми песчанками ($U = 2.0, p < 0.01$).

В группах монгольских песчанок число одновременно беременных самок могло достигать семи. У остальных видов число одновременно беременных самок не превышало трех. Максимальное число одновременно рожаящих самок у монгольских песчанок могло достигать пяти, у остальных видов песчанок в группе, как правило, одновременно рождает только одна, редко две самки. По этим двум показателям монгольские песчанки достоверно отличались от всех остальных видов ($2.5 < U < 9.5, p < 0.05$).

Самки-основательницы в группах монгольских песчанок приносили наибольшее число выводков (в среднем, 7.2) (табл. 1). Однако за счет того, что другие самки группы (не-основательницы) тоже приносили много выводков, доля выводков самки-основательницы у монгольских песчанок была наименьшей (0.29). Доля выводков самок-основательниц у светлых и краснохвостых песчанок высока (0.58 у обоих видов), у полуденных это значение несколько ниже (0.44) (табл. 1). Достоверные различия по этому показателю обнаружены только между светлыми и монгольскими песчанками ($U = 28.0, p = 0.03$).

Больше всего выводков за время существования группы было зафиксировано для монгольских песчанок (максимально – до 46) (табл. 1, рис. 5). Краснохвостые, светлые и полуденные песчанки приносили в среднем от десяти до тринадцати выводков на группу, что достоверно меньше, чем монгольские (рис. 5).

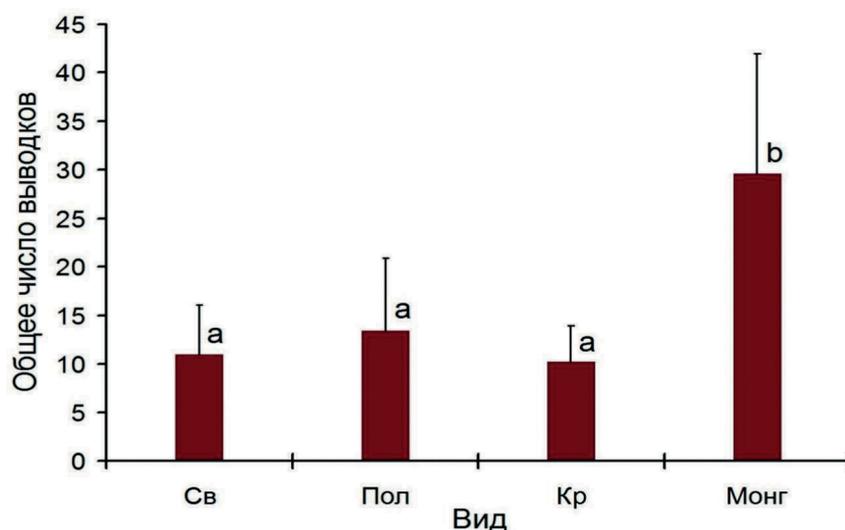


Рисунок 5. Общее число выводков в лабораторных группах песчанок четырех видов (Св. – светлые, Пол. – полуденные, Кр. – краснохвостые, Монг. – монгольские песчанки). Столбцы – средние, усы – SD.

Одинаковые буквенные обозначения указывают значения, которые не различаются достоверно от других значений данного демографического показателя (Манна–Уитни тест, $p < 0.05$).

Число выживших выводков в группе было максимальным у монгольских и минимальным у светлых песчанок (табл. 1). Различия между этими видами были достоверны ($U = 10.5, p < 0.01$), как и между светлыми и краснохвостыми песчанками ($U = 7.0, p = 0.02$).

Выживаемость выводков была наивысшей в группах краснохвостых песчанок (до 67%) и самой низкой у монгольских песчанок (табл. 1, рис. 6). Различия были достоверны между монгольскими и полуденными, монгольскими и краснохвостыми и светлыми и полуденными песчанками (рис. 6).

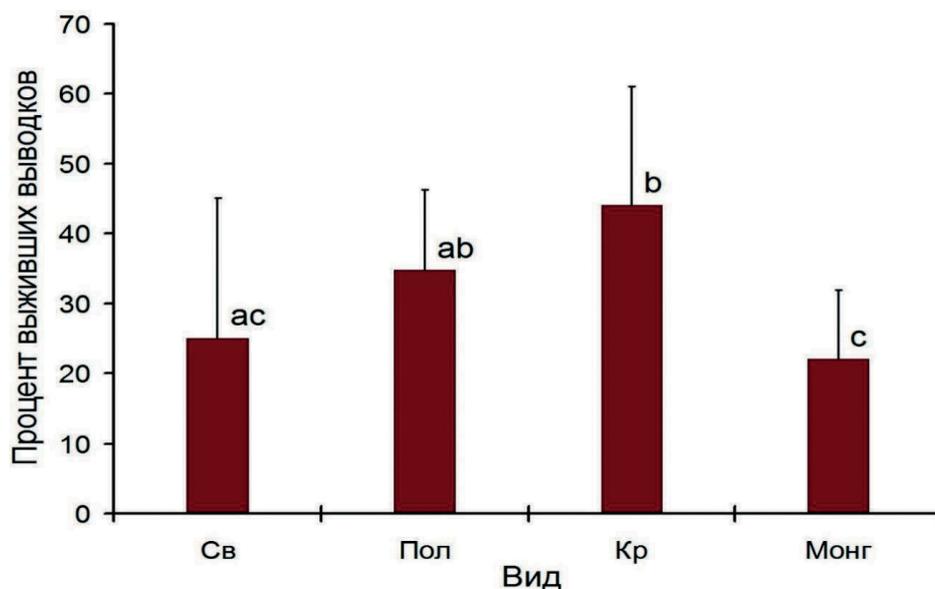


Рисунок 6. Процент выживших выводков в лабораторных группах песчанок четырех видов (Св. – светлые, Пол. – полуденные, Кр. – краснохвостые, Монг. – монгольские песчанки).

Столбцы – средние, усы – SD. Одинаковые буквенные обозначения указывают значения, которые не различаются достоверно от других значений данного демографического показателя (Манна-Уитни тест, $p < 0.05$).

Сезонные изменения показателей агрессивных взаимодействий и репродуктивной активности

У светлой песчанки наблюдается сезонность в рождении выводков с максимальным пиком в конце лета - начале осени и меньшим пиком в конце весны (рис. 7). Интенсивность покусов и смертей от агрессии закономерно меняются в течение года с некоторым снижением агрессивных взаимодействий в летние месяцы. Между количеством рожденных выводков и смертей от агрессии обнаружена достоверная отрицательная корреляция ($r = -0.63, p = 0.03$). Светлая песчанка – это единственный вид, у которого не была обнаружена достоверная корреляция между двумя показателями агрессии – интенсивностью покусов и количеством смертей от агрессии ($r = 0.16, p = 0.62$).

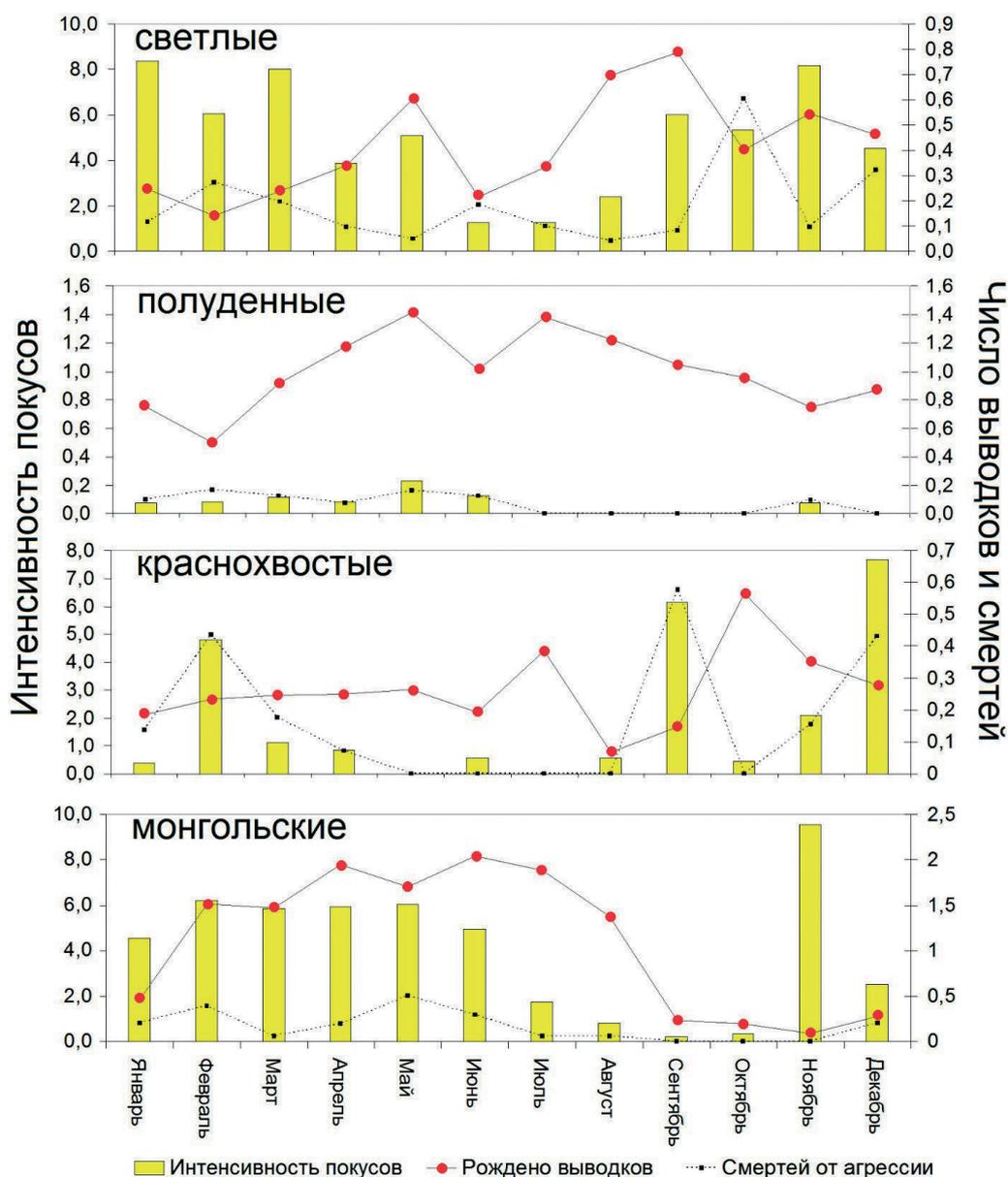


Рисунок 7. Сезонные изменения в рождении выводков, интенсивности покусов и числе смертей от агрессии в лабораторных группах песчанок четырех видов. Приведены средние величины за месяц. По левой оси указана интенсивность покусов (в баллах), по правой – число рожденных выводков и число смертей от агрессии.

У полуденной песчанки сезонность размножения выражена слабо, наблюдается растянутый пик появления выводков с мая по август (рис. 7). Интенсивность покусов и смертей от агрессии невелико в течение всего года и практически не показывает сезонных колебаний и не связано с интенсивностью размножения. Единственная достоверная корреляция обнаружена между интенсивностью покусов и смертей от агрессии ($r = 0.88, p < 0.01$).

У краснохвостых песчанок размножение происходит практически равномерно в течение всего года, однако наблюдаются два хорошо выраженных пика в октя-

бре и в июле (рис. 7). Хотя в эти месяцы уровень агрессии сильно снижается, все же значимую корреляцию между рождением выводков и показателями агрессивных взаимодействий обнаружить не удалось ($r = -0.24, p = 0.45$). Корреляция между интенсивностью покусов и смертями от агрессии сильная ($r = 0.84, p < 0.01$).

У монгольских песчанок наблюдается хорошо выраженная сезонность в появлении выводков с практически полным прекращением репродукции с сентября по январь (рис. 7). Интенсивность покусов и смертей от агрессии велика и тоже имеет хорошо выраженную сезонность (рис. 7). В ноябре в одной из групп произошла вспышка агрессии, которая внесла очень большой вклад в среднее значение покусов в этот месяц. Поскольку это значение очень сильно (в десятки раз) отличалось от аналогичных в других группах, было решено исключить ноябрь из расчета корреляций у монгольской песчанки. В результате была обнаружена достоверная положительная корреляция как между интенсивностью покусов и смертями от агрессии ($r = 0.76, p = 0.01$), так и между этими показателями и рождением выводков ($r = 0.64, p = 0.04$ и $r = 0.62, p = 0.03$ соответственно).

Особенности динамики численности лабораторных групп песчанок четырех видов

Анализируя графики колебаний численности взрослых животных в группах четырех исследуемых видов, мы выделили три основных типа динамики численности замкнутых лабораторных групп песчанок (рис. 8). Характерной особенностью первого типа динамики численности являются резкие снижения численности животных в группе, за которыми следуют быстрые подъемы. График динамики численности имеет многовершинную форму. Такой тип динамики численности из изученных видов характерен только для краснохвостых песчанок и встречается в 4 из 5 групп этого вида.

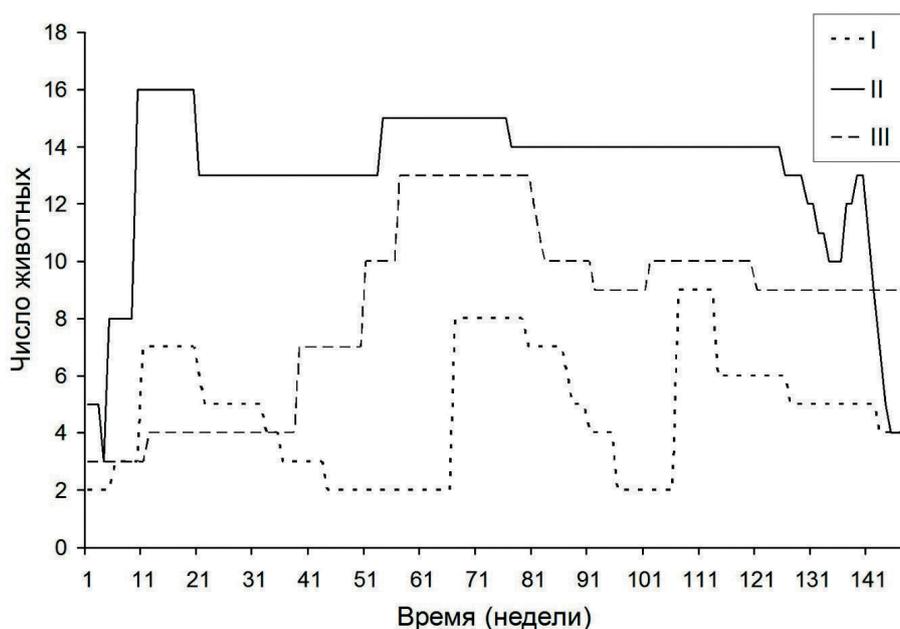


Рисунок 8. Три типа динамики численности (I, II, III) в лабораторных группах песчанок четырех видов.

Для второго типа динамики численности также характерны колебания, но с гораздо меньшей амплитудой (рис. 8). Обычно численность животных в группе быстро достигала максимальных значений и с незначительными колебаниями поддерживалась на одном уровне до начала снижения, приводящего к прекращению существования группы. Такой тип поддержания численности был характерен преимущественно для монгольских песчанок (отмечен в 7 из 11 групп), но встречался также в некоторых группах других видов: в 2 из 11 групп светлых песчанок, в 1 из 5 групп полуденных песчанок и в 1 из 5 групп краснохвостых песчанок.

Третий тип динамики численности отличался от прочих достаточно медленным нарастанием численности до единственного максимума, после которого число животных в группе оставалось практически неизменным на протяжении длительного периода времени или начинало постепенно снижаться без последующего восстановления численности (рис. 8). Такой тип поддержания численности был характерен для большинства групп светлых (4 из 5 групп) и полуденных (4 из 5 групп) песчанок и встречался также в 4 из 11 группах монгольских песчанок.

Характерные видовые особенности существования лабораторных групп песчанок

На основании обобщения изложенных выше результатов, мы составили описания видовых особенностей динамики численности и способов ее поддержания для четырех изученных видов песчанок.

Светлая песчанка

Для этого вида характерен третий тип динамики численности: довольно медленное достижение максимальной численности, а затем продолжительный период поддержания ее на достигнутом уровне без заметных колебаний. Несмотря на относительную стабильность, длительность существования и период репродуктивной активности у светлых песчанок наименьшие среди четырех видов. Численность животных в группе не достигает больших значений (в среднем, 7.2), число самок значительно превышает число самцов (в 1.3 раза), однако до конца существования группы преимущественно доживали самцы.

Агрессивные взаимодействия встречаются чаще, чем у других видов (в течение 23% времени существования групп). Число пиков агрессии также очень велико, однако эффективность агрессии крайне низка. Несмотря на постоянный фон агрессии, доля смертей от агрессии невелика и только 14% всех вспышек агрессии ведет к гибели животного.

Среднее число самок в группе невелико (3.6), однако из них более чем две трети принимают участие в размножении. Хотя подавления размножения у самок не наблюдается, одновременно рождает только одна самка, и количество выводков, рожденных самкой-основательницей, превышает 50% от общего числа. Однако выживаемость выводков относительно невысока (в среднем 25%).

Полуденная песчанка

Как и для светлых, для этого вида характерен третий тип динамики численности – рост групп останавливался на определенном уровне, который далее поддерживается

постоянным или постепенно плавно снижается. Максимум численности достигается через продолжительное время (через 36 недель). Длительность репродуктивной активности группы и максимальные величины численности средние среди изученных видов. Для полуденных песчанок характерен перекокс в соотношении полов в сторону самцов (отношение самки/самцы = 0.7).

Агрессия в группах встречается относительно часто, но она не является эффективным способом регуляции численности. Периоды агрессии занимают 12% времени существования групп, но только 15% вспышек (пиков) агрессии приводят к смерти животных. Процент смертей от агрессии у взрослых животных наименьший среди четырех видов (22%).

Как и у светлых песчанок, большая часть самок принимает участие в размножении, физиологическое подавление размножение самок не выражено. Число рецептивных самок в группе может достигать 9 (в среднем, 5.6), одновременно быть беременными могут до 3 самок в группе (в среднем, 2.2). Самка-основательница приносит меньше всего выводков (в среднем, 4.6), но ее вклад достаточно высокий (44% выводков). Выживаемость выводков довольно высокая (35%), на втором месте после краснохвостых песчанок.

Краснохвостая песчанка

Характерно быстрое нарастание численности до максимума, а также регулярные катастрофические снижения численности, в том числе и до пары особей, после которых следует восстановление численности (первый тип динамики численности). Максимальная численность взрослых животных в группе не превышает 11 и в среднем составляет 5 животных. В среднем, в группах самцов больше, чем самок (отношение самка-самец = 0.8).

Агрессивные взаимодействия встречаются реже, чем у других видов (вспышки агрессии занимают всего 5% времени жизни групп), но они практически всегда ведут к смерти одной или нескольких особей. Доля взрослых животных, павших от агрессии – максимальная среди четырех видов и составляет 44%. Ни один из основателей не дожил до конца существования группы.

Среднее количество самок в группе составляет 2.3, однако доля репродуктивно активных самок и особенно доля размножающихся самок – наименьшая среди четырех видов (0.63 и 0.25 соответственно). Максимальное число репродуктивно активных самок в группе не более 4 (среднее – 3.2), беременных – 1.4, но рождает всегда только одна самка. Количество выводков, произведенное самкой-основательницей, превышает половину всех выводков в группе (58%). Общее число выводков, рожденных в группе за время ее существования, наименьшее среди других видов (в среднем – 10.2), но процент выживших выводков максимален – 44%.

Монгольская песчанка

Монгольским песчанкам свойственен второй (с незначительными колебаниями численности) и, для некоторых групп, третий (плавное снижение без последующих подъемов) тип динамики численности. У этого вида наблюдается самое большое число взрослых животных в группе (среднее – 9.5, максимум – 15.8), хотя максимум численности достигается постепенно, в среднем через 36 недель. Доля от времени

существования, в течение которого в группе наблюдалась репродуктивная активность, была наибольшая из всех видов и составила 0.8. В группах наблюдалось небольшое преобладание самцов (индекс самки /самцы = 0.9).

Агрессия в целом непродолжительна, однако каждая вторая вспышка агрессии приводит к смерти хотя бы одного из членов группы. Агрессии занимает всего 9% от времени существования групп, однако доля смертей взрослых животных по причине агрессии составляет 0.32.

У монгольских песчанок наблюдается максимальное число самок в группе (в среднем 4.2), однако значительная часть из них исключена из размножения – только половина самок приносят выводки. Вместе с тем, число рецептивных, одновременно беременных и рожавших самок у монгольских песчанок максимально среди четырех видов (6.5, 4.2 и 2.6 соответственно). В одной из групп было зафиксировано 7 одновременно беременных самок, из которых 5 затем родили в течение одной недели. Самка-основательница приносит в среднем 7.2 выводка в течение жизни (максимально – до 15), больше, чем у других видов, однако ее относительный вклад к общему количеству выводков наименьший (29% выводков) по сравнению с другими видами песчанок. Монгольские песчанки самый активно размножающийся вид по сравнению с другими (в среднем 29.5 выводков на группу – в 2.5–3 раза больше, чем у других видов). Вместе с тем, процент выживших выводков у этого вида наименьший и составляет всего 22%.

Видовая специфика механизмов регуляции численности четырех видов песчанок

Дискриминантный анализ был применен для оценки вероятности причисления каждой из групп к соответствующему виду на основании оценки с помощью комплекса параметров, описывающих демографические, репродуктивные и показатели агрессивных взаимодействий. В анализ были включены только расчетные показатели и показатели максимальных значений:

- Доля времени репродукции;
- Время до достижения максимальной численности;
- Максимальное число животных в группе;
- Среднее число взрослых животных;
- Отношение самка/самец;
- Доля периодов агрессии со смертями от общего числа периодов агрессии;
- Доля продолжительности агрессии от времени существования группы;
- Доля смертей из-за агрессии;
- Доля репродуктивно активных самок от общего числа самок;
- Доля рожавших самок от общего числа самок;
- Максимальное число репродуктивно активных самок;
- Максимальное число одновременно рожавших самок;
- Максимальное число одновременно беременных самок;
- Вклад основательницы (доля от общего числа выводков);
- Выживаемость выводков.

Результаты дискриминантного анализа показали, что все без исключения лабораторные группы песчанок были правильно причислены к своим видам (т.е. величина правильного причисления для каждого вида составляла 100%). Все четыре вида песчанок без перекрытий расходились в пространстве двух первых дискриминантных функций (рис. 9). Первая дискриминантная функция описывала 89.9% всей изменчивости переменных, вторая – всего 6.46%. Результаты анализа связей переменных с двумя первыми дискриминантными функциями позволили предположить, что первая функция определяется в основном показателями числа животных в группе, особенно максимальными значениями. Эта функция сразу отделяет монгольских песчанок от трех других видов. Вторая функция определяется показателями, описывающими репродукцию и агрессию. Эта функция отделяет краснохвостых песчанок от всех прочих. Таким образом, в сформированном на основе выбранных параметров пространстве дискриминационных функций, выделились хорошо изолированные когорты монгольских и краснохвостых песчанок и общая когорта светлых и полуденных песчанок, которые тем не менее, не перекрываются между собой (рис. 9).

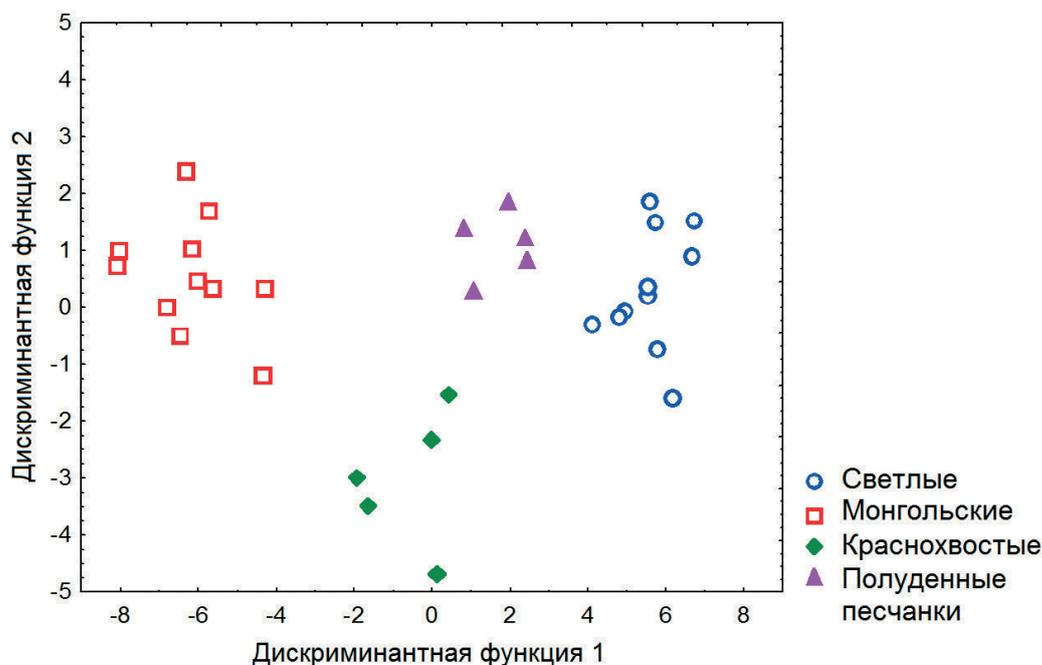


Рисунок 9. Распределение 32 лабораторных групп песчанок четырех видов в пространстве двух первых дискриминационных осей.

ОБСУЖДЕНИЕ

Взаимосвязь агрессии и размножения в лабораторных группах песчанок четырех видов

При сравнении показателей размножения и агрессии в замкнутых лабораторных группах между всеми четырьмя видами песчанок, нами были обнаружены некоторые закономерности. Во-первых, длительность существования групп (на видовом уровне) оказалась обратно связана с продолжительностью агрессии и прямо связана с числом

смертей от агрессии. У краснохвостых песчанок группы в целом существуют наиболее долго, агрессия в них занимает немного времени, но она наиболее жесткая. Другой полюс занимают светлые песчанки, с наименьшей длительностью существования групп, интенсивной, продолжительной и неэффективной агрессией. В свою очередь, продолжительность агрессии обратно связана с ее эффективностью (чем дольше длится агрессия, тем меньше от нее смертей). Высокая продолжительность агрессивных взаимодействий у несоциальных видов по сравнению с социальными, хорошо согласуется с литературными данными по ссаживанию песчанок (Попов, Воцанова, 1996). При повторных ссаживаниях у особей одиночных видов агрессия продолжается дольше, чем у социальных. Вероятно, этот результат является следствием того, что у менее социальных видов песчанок, отношения между особями гораздо менее персонифицированы, чем у более социальных и при встрече особей им приходится много времени тратить на установление иерархических отношений (Попов, Воцанова, 1996).

Во-вторых, прямая агрессия, приводящая к гибели членов групп, прямо связана с ингибированием размножения самок. Процент репродуктивно активных и размножающихся самок наименьший у краснохвостых песчанок – вида с наибольшей эффективностью внутригрупповой агрессии, и наибольший – у светлых песчанок (рис. 4). Вместе с тем, покусы не снижают интенсивности размножения, как в течение годового цикла, так и в целом за все время существования группы (табл. 1).

Таким образом, агрессивные взаимодействия, которые приводят к покусам, но не к гибели животных, не выступают эффективным механизмом регулирования численности лабораторных групп, поскольку не ведут к снижению численности и не влияют на количество самок, вовлеченных в размножение. Наоборот, агрессивные взаимодействия, заканчивающиеся гибелью зверьков, не только снижают численность группы, но и сокращают долю рецептивных и размножающихся самок.

Стратегии регуляции численности в замкнутых лабораторных группах песчанок

Приведенные выше результаты позволяют нам выделить несколько стратегий регуляции численности изученных видов песчанок. Первая характеризуется периодической очень сильной агрессией, которая резко снижает численность животных. За этим следует многократное размножение одной самки с высокой выживаемостью выводков, что позволяет быстро восстановить численность до прежнего уровня. Во время размножения этой самки (как правило, это самка-основательница группы) размножение остальных самок подавлено. Жесткая внутригрупповая агрессия «расчищает место» для будущих членов группы и обеспечивает обновление ее состава, что результируется в увеличении продолжительности существования группы. Эта стратегия регуляции численности характерна для краснохвостых песчанок.

Во втором случае, в группе одновременно размножается несколько самок, однако только очень небольшое число выводков выживает. Снижения численности из-за агрессии не столь значительны, как в первом случае, и быстро компенсируются за счет постоянного резерва детенышей, выживаемость которых увеличивается в случае смерти других членов группы, и они получают шанс дожить до репродуктивного возраста. Этот способ регуляции численности характерен для монгольских песчанок.

В третьем случае, агрессия ведет к покусам, но не к гибели животных. Снижение численности после достижения максимума происходит постепенно и, как правило, не сопровождается компенсаторным восстановлением за счет подрастающих детенышей. Как правило, в размножении принимает участие одна, реже – до трех самок. Выживаемость выводков промежуточная между первым и вторым случаями, однако, длительность репродуктивного периода невысока. Группа прекращает размножаться, постепенно стареет, в результате длительность ее существования ниже, чем в других случаях. Такой способ регуляции численности характерен для полуденных и светлых песчанок.

Полученные нами результаты хорошо согласуются с данными исследований динамики численности в лабораторных группах песчанок (Swanson, Lockley, 1978; Гольцман и др., 1994). Различия в стратегиях регуляции численности хорошо подтверждаются результатами дискриминационного анализа (рис. 9). Группы монгольских и краснохвостых песчанок выделяются в самостоятельные когорты, а полуденные и светлые песчанки наиболее близки друг к другу, чем к какому-либо иному виду. Мультипараметрический анализ позволил показать, что даже сильно выделяющиеся по некоторым переменным группы, по комплексу признаков объединяются с другими группами своего, а не соседнего вида.

Связь механизмов регуляции численности со степенью социальности четырех видов песчанок

Наше исследование позволило обнаружить несколько закономерностей существования замкнутых лабораторных групп песчанок четырех видов, для которых характерна разная степень социальной зависимости от присутствия конспецификов. Во-первых, для менее социально зависимых видов (светлой и полуденной песчанок) характерна меньшая длительность существования групп на фоне более высокой частоты агрессивных взаимодействий, которые, однако, не приводят к большому числу смертей. Во-вторых, у этих двух видов в меньшей степени выражено ингибирование размножения самок – процент взрослых самок, которые остаются репродуктивно неактивными, существенно ниже такового у монгольской и краснохвостой песчанок. Следовательно, у менее социальных видов в лабораторных группах физиологические механизмы подавления размножения самок проявляются слабее, чем у более социальных.

Эти две закономерности хорошо согласуются с неоднократно описанными в литературе данными о меньшем влиянии факторов социальной природы на регуляцию численности у «несоциальных» видов песчанок, которая и отражает их большую «социальную независимость» (Попов и др., 1989; Гольцман и др., 1994). Вместе с тем, два других исследованных вида песчанок (монгольская и краснохвостая), также значительно отличаются друг от друга по степени социальности (Чабовский, 1993; Гольцман и др., 1994; Попов, Чабовский, 1995). Однако, в случае этих двух видов, не обнаруживается четких зависимостей между уровнем социальности (большим у монгольских песчанок) и параметрами репродукции, агрессии и демографии в лабораторных группах. Так, для краснохвостых песчанок в большей степени, чем для монгольских, характерно физиологическое подавление размножения самок в группах –

у краснохвостых песчанок размножается только каждая четвертая взрослая самка, в то время как у монгольских – каждая вторая (рис. 4). У краснохвостых песчанок также наблюдается наибольшая разница между долей репродуктивно активных и рожавших самок (рис. 4). В свою очередь, для монгольских песчанок характерно одновременное размножение нескольких самок в группе (до 5), что приводит к появлению большого числа выводков, подавляющая часть из которых погибает. Наше исследование подтверждает ранее опубликованные данные (Swanson, Lockley, 1978; Payman, Swanson, 1980; French, 1994; Ильченко, 1996; Clark, Galef, 2002; Scheibler *et al.*, 2005), что у монгольских песчанок молодые самки способны размножаться одновременно со взрослой самкой-матерью. Таким образом, у монгольских песчанок в лабораторных группах реализуется крайне затратный механизм поддержания численности за счет постоянного производства детенышей несколькими самками, из которых только очень небольшая часть имеет шанс дожить до взрослого состояния.

Полученные нами результаты не позволяют установить четких взаимосвязей между степенью социальной зависимости изученных видов и реализуемыми ими стратегиями поддержания численности в замкнутых лабораторных группах. Несмотря на значительную внутривидовую изменчивость показателей между отдельными группами, видовая специфика реагирования на переуплотнение в условиях лабораторных групп отчетливо выражена (рис. 9). Возможно, что некоторое сходство стратегий регуляции численности у светлых и полуденных песчанок связано не со степенью социальной зависимости этих двух видов, а определяется какими-то иными видовыми особенностями. Эти результаты могут быть использованы для создания самовоспроизводящихся искусственных популяций животных, необходимых для сохранения видов в коллекциях зоопарков.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность И.С. Степанову за неоценимую помощь в обработке данных, а также всем сотрудникам Московского зоопарка, принимавшим участие в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Володин И.А. 1999. **Видовые особенности поведения песчанок в условиях неволи** // Автореф. канд. биол. наук. М. 24 с.
- Володин И.А., Ильченко О.Г., Попов С.В. 1996. **Песчанки: содержание и демография популяций разных видов в неволе**. М. 233 с.
- Гольцман М.Е., Попов С.В., Чабовский А.В., Борисова Н.Г. 1994. **Синдром социальной. Сравнительное исследование поведения песчанок** // Журнал общей биологии. Т. 55 (1). С. 49–69.
- Громов В.С. 1981. **Социальная организация семейных групп монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus*) в естественных поселениях** // Зоологический журнал. Т. 60 (11). С. 1683–1693.

Громов В.С., Ильченко О.Г. 2007. **Использование пространства и социальная организация у светлой песчанки (*Gerbillus perpallidus*) в условиях полувольного содержания** // Зоологический журнал. Т. 86 (9). С. 1131–1140.

Громов В.С., Попов С.В. 1979. **Некоторые особенности пространственно-этологической структуры поселений монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus*) и попытка воздействия на нее фармакологическими средствами** // Зоологический журнал. Т. 58 (10). С. 1528–1535.

Ильченко О.Г. 1996. **Размножение и динамика численности монгольских песчанок (*Meriones unguiculatus*) в лабораторных группах** // Научные исследования в зоологических парках. М. Вып. 6. С. 106–114.

Орленев Д.П., Переладов С.В. 1981. **Восстановление структуры популяции монгольской песчанки после искусственной депрессии численности** // Экология. №2. С. 58–66.

Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А., Россолимо О.Л., Потапова Е.Г. 1990. **Песчанки мировой фауны**. М.: Наука. 368 с.

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

Попов С.В., Воцанова И.П. 1996. **Динамика агрессивных взаимодействий у «социальных» и «несоциальных» видов песчанок (*Rodentia, Cricetidae*)** // Зоологический журнал. Т. 75 (1). С. 125–132.

Попов С.В., Чабовский А.В. 1995. **Плотность популяции, социальная среда и поведение: возможные взаимосвязи** // Экология популяций: структура и динамика. Ч. 1. М. С. 183–202.

Попов С.В., Чабовский А.В. 2005. **Понятие социальности в исследованиях млекопитающих** // Зоологический журнал. Т. 84 (1). С. 4–15.

Попов С.В., Чабовский А.В., Шилова С.А., Щипанов Н.А. 1989. **Механизмы формирования пространственно-этологической структуры поселений полуденной песчанки в норме и при искусственном понижении численности** // Фауна и экология грызунов. Вып. 17. М.: Изд-во МГУ. С. 5–58.

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

Шилов И.А. 1991. **Структура популяций у млекопитающих**. М.: Наука. 240 с.

Шилов И.А. 2000. **Экология**. М.: Высшая школа. 512 с.

Щипанов Н.А. 2003. **Популяция как единица существования вида. Мелкие млекопитающие** // Зоологический журнал. Т. 82 (4). С. 450–469.

Clark M.M., Galef B.G. 2002. **Socially induced delayed reproduction in female Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*): Is there anything special about dominant females?** // Journal of Comparative Psychology. Vol. 116 (4). P. 363–368.

French J.A. 1994. **Alloparents in the Mongolian gerbils: impact on long-term reproductive performance of breeders and opportunities for independent reproduction** // Behavioral Ecology. Vol. 5 (3). P. 273–279.

Gromov V.S. 2021. **Ecology and social behaviour of the Mongolian gerbil: a generalised review** // Behaviour. Vol. 159 (5). P. 403–441.

Krebs C.J. 2003. **How does rodent behaviour impact on population dynamics?** // Rats, mice and people: Rodent biology and management. Singleton G.R., Hinds L.A., Krebs C.J., Spratt D.M. (Eds.). Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research. P. 117–123.

Meder A. 1989. **Das Verhalten von *Gerbillus perpallidus* Setzer (Mammalia) in Gefangenschaft** // Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. A. №439. P. 1–20.

Payman B.C., Swanson H.H. 1980. **Social influence on sexual maturation and breeding in the female Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*)** // Animal Behaviour. Vol. 28. P. 528–535.

Scheibler E., Weinandy R., Gattermann R. 2005. **Social factors affecting litters in families of Mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus*** // Folia Zoologica. Vol. 54 (1–2). P. 61–68.

Shilova S.A., Tchabovsky A.V. 2009. **Population response of rodents to control with rodenticides** // Current Zoology. Vol. 55 (2). P. 81–91.

Swanson H.H., Lockley M.R. 1978. **Population growth and social structure of confined colonies of Mongolian gerbil: Scent gland size and marking behaviour as indices of social status** // Aggressive Behavior. Vol. 4. P. 57–89.

Wolff J.O. 2003. **Density-dependence and the socioecology of space use in rodents** // Rats, mice and people: Rodent biology and management. Singleton G.R., Hinds L.A., Krebs C.J., Spratt D.M. (Eds.). Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research. P. 124–130.

SUMMARY

I.A. Volodin, O.G. Ilchenko, E.V. Volodina

LONG-TERM DYNAMICS OF GROUP-MEMBER NUMBERS AND DEMOGRAPHY AND MECHANISMS OF THEIR REGULATION IN CLOSED LABORATORY GROUPS OF FOUR SPECIES OF GERBILS

This study describes species-specific peculiarities of Group-member numbers dynamics and mechanisms of their regulation in isolated for long-term laboratory groups of gerbils of four species: light gerbil (*Gerbillus perpallidus*), midday gerbil (*Meriones meridianus*), Libyan gerbil (*M. libycus*) and Mongolian gerbil (*M. unguiculatus*). Laboratory group was considered a group originated from a pair of animals and their descendants; no animals were removed or added to a group. We analysed the number and demography dynamics of a total of 32 laboratory groups: 11 groups of light gerbils, 5 groups of midday gerbils, 5 groups of Libyan gerbils and 11 groups of Mongolian gerbils. For each group, we calculated the following seven demographic variables, ten reproductive variables and five behavioural variables related to aggressive interactions. The end of group existence was considered when only one single individual or only same-sex individuals comprised a group. Time periods of group existence ranged between species from 11 months to 5 years. We found that timing of existence of isolated laboratory groups was directly related to the numbers of deaths resulted from aggression. In their order, the number of deaths resulted from aggression, was inversely correlated to the duration

(number of days) of aggression. We found that aggression resulted in deaths of group members, displays a relationship with suppression of breeding in female group members, whereas the aggression which only resulted in bites, did not affect the intensity of breeding. We reveal the species-specific dynamics of the group-member numbers and demography in the four species. We found that strategies of group number regulation are most similar in the light and midday gerbils, whereas the Libyan gerbil and Mongolian gerbil use different strategies. We discuss the lack of clear relationships between the degree of sociality or social dependence of the four study species and their strategies of group-member numbers and demography regulations observed in the closed laboratory groups.