

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН

На правах рукописи

Старков Алексей Иннокентьевич

**ЭКОЛОГИЯ ДАУРСКОЙ ПИЩУХИ (*OCHOTONA DAUURICA*
PALLAS, 1776) В ЮГО-ЗАПАДНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ**

Специальность 03.02.08 — Экология (биологические науки)

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
канд. биол. наук
Н.Г. Борисова

Улан-Удэ - 2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
Глава 1	
ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕГИОНА ИССЛЕДОВАНИЙ. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ	8
Физико-географическая характеристика региона исследований	8
Объект исследования. Материал и методы	15
Глава 2	
МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДАУРСКОЙ ПИЩУХИ ПОПУЛЯЦИЙ ЮГО-ЗАПАДНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ	54
Глава 3	
ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ДАУРСКОЙ ПИЩУХИ	75
3.1. Местообитания даурской пищухи.....	76
3.1.1. Экологические требования пищух к местообитаниям	76
3.1.2. Основные биотопы	87
3.2. Строение нор	89
3.3. Суточная активность.....	98
3.4. Питание	99
3.4.1. Доля фуражирования в бюджете времени	99
3.4.2. Суточное потребление корма	100
3.4.3. Запасание корма и его состав	101
Глава 4	
СОЦИОПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА	128
4.1. Пространственно-этологическая структура колоний	128
4.1.1. Пространственная структура	128
4.1.2. Социальная структура	149
4.2. Звуковая коммуникация	157

4.2.1. Звуковые реакции и контексты их издавания	157
4.2.2. Индивидуальная специфика вокализаций	162
4.2.3. Пространственная структура звуковой активности	164
4.2.4. Сезонная и суточная динамика вокализаций	166
ВЫВОДЫ.....	190
ЛИТЕРАТУРА.....	192

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы.

Как известно, степи в настоящее время – один из наиболее хозяйственно используемых и вследствие этого один из наиболее угрожаемых биомов в мире (в частности, вследствие деградации земель в результате воздействия различных факторов, в том числе изменения климата и деятельности человека). Состояние степей Юго-Западного Забайкалья оценивается на сегодняшний день как более менее благополучное. Сохранение такого статуса требует грамотного управления, основанного на твердых научных знаниях структуры и процессов функционирования экосистемы. В настоящее время признается, что для сохранения полноценно функционирующих экосистем очень важно сохранение так называемых «ключевых видов» (Power et al., 1996; Delibes-Mateos et al., 2011) – видов, воздействие которых на структуру и функции экосистемы непропорционально велико по отношению к их обилию в экосистеме (Power et al., 1996), и воздействие которых невыполнимо ни другими видами, ни процессами (Kotliar, 2000). Даурскую пищуху (*Ochotona dauurica* (Pallas, 1776)), обладающую высоким потенциалом размножения, высокой кормовой и запасающей активностью, являющуюся основным объектом питания для многих хищников, особенно зимой, проявляющую в силу активной роющей деятельности своеобразную инженерную роль в строении степных биоценозов, мы рассматриваем как ключевой вид для степных экосистем Юго-Западного Забайкалья. Для успешного сохранения любого вида необходимы детальные и глубокие знания его экологии, причем именно в конкретных локальных условиях, поскольку экологические черты могут различаться в разных частях ареала вида. Как известно, на периферии ареала в высоких широтах, где суровее условия обитания для вида, вероятность процессов видообразования намного выше (Botero et al., 2014; Weir, 2014), поэтому исследования экологии даурской пищухи на северной периферии ареала актуальны и с теоретической точки зрения для изучения процессов видообразования.

В-целом экология даурской пищухи исследована слабо: системных количественных исследований практически нет. Лишь отдельные аспекты, а именно питание, динамика численности исследованы достаточно неплохо.

Цель работы.

Установление особенностей экологии популяции даурской пищухи в Юго-Западном Забайкалье.

Основные задачи.

- провести морфологическое описание популяций;
- выявить режим активности;
- исследовать конструкцию нор;
- установить рацион и особенности питания;
- установить факторы, определяющие выбор местообитаний;
- выявить социопропространственную структуру;
- проанализировать звуковую коммуникацию и ее связь с социопропространственной структурой.

Научная новизна.

Выявлены основные факторы, определяющие изменчивость и многолетние флуктуации морфометрических признаков даурских пищух в разных популяциях. Установлена зависимость суточного ритма активности пищух от особенностей их поведения. Исследовано строение нор, показана их роль в жизнедеятельности биоценоза. Выявлены региональные особенности питания. Впервые количественно установлены требования даурских пищух к факторам, определяющим выбор местообитаний. Показано, что для нормального обитания на периферии ареала это очень важный аспект жизни зверьков. Установлены особенности социопропространственной структуры популяций даурских пищух, выявлены некоторые закономерности ее функционирования, ведущую роль в ее поддержании играют звуковые коммуникации зверьков.

Практическая значимость.

Результаты исследований могут быть использованы при разработке и внедрении мероприятий по оценке состояния, сохранению и управлению степными экосистемами Юго-Западного Забайкалья, при прогнозировании реагирования фауны на глобальные и локальные изменения климата и изменения ландшафтов.

Данные по звуковой коммуникации вида могут быть использованы при экспресс-оценивании численности и состояния локальных поселений вида.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Для популяций даурской пищухи на периферии ареала характерна краниометрическая изменчивость, проявляющаяся не только в пространственном, но и в хронологическом отношении.

2. В экологии даурских пищух на периферии видового ареала прослеживается повышенная требовательность к условиям местообитаний и проявляются некоторые специфические адаптации.

3. Даурская пищуха в Юго-Западном Забайкалье, несмотря на колониальный образ жизни, характеризуется как вид с относительно низкой степенью социальности.

Апробация работы.

Результаты по теме диссертации докладывались и обсуждались на международных, российских и региональных конференциях и конгрессах: XIIth Lagomorph Workshop, 1996 (Франция), XIX International Congress of Zoology, 2004 (г. Пекин, Китай), Сибирской зоологической конференции, посвященной 60-летию ИСиЭЖ СО РАН, 2004 (г. Новосибирск, Россия), I Международной научной конференции «Биоразнообразие экосистем Внутренней Азии», 2006 (г. Улан-Удэ, Россия), Всероссийской конференции молодых учёных «Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее», 2008 (г. Екатеринбург, Россия), Всероссийской конференции молодых ученых «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы», 2010 (г. Улан-Удэ, Россия), II Международной научной конференции «Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии», 2011 (г. Улан-Удэ, Россия),

Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы современной териологии», 2012 (г. Новосибирск, Россия).

Публикации.

По теме диссертации опубликовано 16 работ (на русском и английском языках), в том числе 5 статей в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем работы.

Диссертация состоит из введения, 4 глав, выводов и списка публикаций. Общий объем работы составляет 219 страниц, работа иллюстрирована 35 таблицами и 56 рисунками. Список публикаций включает 272 наименования.

Благодарности.

Выражаю искреннюю признательность моему научному руководителю, к.б.н. Н.Г. Борисовой за ценные замечания, консультации, руководство, помощь на всех этапах подготовки диссертации. Моя горячая и глубокая благодарность моим коллегам, совместно со мной собиравшим и анализировавшим материал: Т.В. Кислощевой, Л.В. Рудневой и А.А. Дагдуновой. Также хочу поблагодарить И.А. Володина (МГУ, г. Москва), Т.В. Воробьеву (Московский зоопарк, г. Москва), А.Б. Будаева — за помощь в проведении полевых работ и консультации.

ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕГИОНА ИССЛЕДОВАНИЙ. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

1.1. Физико-географическая характеристика Юго-Западного Забайкалья

Рельеф. Юго-Западное Забайкалье, административно почти полностью входящее в территорию Бурятии, находится на стыке Байкальского сводового поднятия, представленного здесь хребтом Хамар-Дабан с высотами до 2 тыс. м н.у.м. и протяженностью более 350 км, к югу от которого располагается менее высокий и протяженный хребет Хамар-Дабан, и Зачикойской горной страной (Кулаков, 2009), или Хэнтэй-Чикойским нагорьем, откуда с востока вклиниваются субширотные хребты Цаган-Дабан, Заганский и Малханский с высотами до 1-1,5 тыс. м. Склоны всех этих хребтов, обращенные внутрь региона, пологие, долины верховьев рек неясно отграничены как от осевой части хребтов, так и от их отрогов; ниже по течению перепад высот возрастает (до 800-900 м на расстоянии 10 км). Центральную часть региона, охватывающую среднюю часть бассейна р. Селенги: от границы с Монгольской Народной Республикой (где располагается Джидинский хребет, даже в восточной его периферии (хребет Гунзан) достигающий высоты более 1,5 тыс. м) — на юге до южных склонов хребтов Хамар-Дабан и Улан-Бургасы — на северо-западе и севере, занимает Селенгинское среднегорье. Главные орографические единицы среднегорья — хребты и межгорные понижения. Хребты (Ганзуринский, Моностой, Боргойский и др.) плосковершинны и монолитны, протяженностью до 100 км и высотой редко более 1 тыс. м. На северных склонах основных хребтов чаще всего присутствует многолетняя мерзлота. Межгорные понижения, высота которых 500-800 м (Бойков и др., 2002), разделяющие хребты, находятся как в периферийных, так и в центральных частях природного округа. Их выполняют континентальные отложения мезозойского и кайнозойского возрастов, мощность которых достигает сотен метров.

Климат. Воздушные массы, идущие с запада, задерживаются на северных, более крутых склонах Хамар-Дабана и тратят большую часть своего влагозапаса, а остающаяся часть, пересекающая хребет и в виде фена по пологим южным склонам спускается вниз, к долинам, лишена влаги (Дамбиев и др., 2006). Это является одной из важнейших причин развития на территории Юго-Западного Забайкалья резко континентального климата. Годовое количество осадков в котловинах Селенгинского среднегорья составляет 150-300 мм (что меньше этого показателя в горах в 2-3 раза), чаще всего летом в виде кратковременных ливней, главным образом приходящими с тихоокеанскими воздушными массами в июле–августе, но испарение с поверхности земли, достигающее 650 мм, как правило, сводит на нет роль осадков, что и определяет засушливость территории (Дамбиев и др., 2006). В зимнее время здесь формируется область повышенного давления, что обуславливает морозную безветренную погоду (Бойков и др., 2002), длящуюся с ноября по март, причем высота снега часто не превышает 20 см (Бойков и др., 2002), в южных частях его не бывает совсем.

Весной и в конце зимы, при увеличении солнечной активности, снег быстро исчезает и почва начинает прогреваться и иссушаться. Сопутствующее падение атмосферного давления приводит к сильным ветрам, иногда достигающих штормовых значений (до 30 м/с). Все это ведет к размыву почв и их перевеванию. Более влагообеспечены, помимо долин рек, северные склоны хребтов, главным образом из-за меньшего действия солнечной радиации. Распашка закрепленных грунтов ведет к испарению скудной, но в известной степени цементирующей почву влаги. В результате развивается эрозия, которую сдерживает лишь развитие хорошо развитой корневой системы многих степных трав. Исключительно пагубны для почв в последние годы неконтролируемые сельхозпалы, в результате которых разрушается поверхностный слой почвы, где сосредоточена основа корневой массы растений.

Ход температуры по сезонам характеризуется очень сильными перепадами. Максимум летних температур составляет $+36-38^{\circ}\text{C}$, а минимум зимних — $-46-52^{\circ}\text{C}$ (Фадеева, 1961, 1963; цит. по: Бойков и др., 2002). Наблюдаются и сильные суточные колебания. В дневные часы температуры могут отличаться от ночных на $20-25^{\circ}\text{C}$, что зимой, особенно в ее вторую половину, приводит к уплотнению начинающего таять под действием солнечного облучения снега днем и его смерзания ночью, что приводит к образованию ледяных корок и наста, по которому свободно могут перемещаться небольшие животные (иногда он даже выдерживает вес человека), а летом, когда с понижением температур ночью испарение замедляется, к формированию обильной росы.

Почвы. Неравномерность в прогреве и выхолаживании различных участков рельефа в летние и зимние месяцы в разных местах формируются различные типы почв. К хорошо прогреваемым южным склонам хребтов (до 1000 м) и котловинам приурочено основное развитие каштановых почв, с преобладанием песков и суглинков (на северных склонах, занятых сосновыми лесами, а также на южных макросклонах хребтов — серых лесных с супесчаными и лессовидными осадками), а в возвышенных участках, на террасах, в редколесьях и на границе с сосновыми лесами, с одной стороны, и в понижениях в разнотравных степях, с другой, — черноземных почв щебнисто-карбонатного типа (Республика Бурятия, 1998); в понижениях развиваются солонцы и солончаки. Термический режим многих из этих почв, в целом характеризующихся низкой величиной влагоемкости, обычно характеризуется глубоким промерзанием в течение зимы, даже весной она прогревается лишь в верхних горизонтах, а нижние (на глубине 4-5 м) могут оставаться холодными (около 0°C) даже летом (Бойков и др., 2002).

Гидрологический режим. Юго-Западное Забайкалье практически целиком расположено в бассейне р. Селенги. Регион хорошо дренирован речной системой (Селенга и ее притоки, в т.ч. такие крупные, как Джида,

Чикой, Хилок). Верхнее и среднее течения этих рек, истоки которых (или многих их притоков) располагаются в высокогорьях хребтов, как и многие менее крупные реки, характеризуются большим расходом воды и значительными колебаниями их уровня; в Селенге и приустьевых участках названных рек скорость заметно снижается, местами образуются старицы; в отдельные годы в результате интенсивного таяния снегов в истоках весной и сильных продолжительных дождей летом на них возникают паводки, реки выходят из берегов, в это время они несут много перемытого материала, что может приводить к изменению русла. Однако на растительность это почти не влияет из-за характера окружающих почв, плохо обеспечивающих горизонтальную транспирацию влаги, а также из-за глубокого залегания грунтовых вод, и степной фитоценоз может вплотную подходить к берегу (Бойков и др., 2002). Осенью реки теряют свою многоводность и в период межени значительная часть русла свободна от воды, а оставшаяся вода в большинстве рек промерзает до дна. Ледостав продолжительный, длится 5-6 месяцев (ноябрь–апрель). Озера развиты незначительно, приурочены к котловинам тектонического типа. Гусиное озеро — самое крупное из озер региона, с площадью 163 км² (Республика Бурятия, 1998) — образовано в котловине такого типа; озеро Щучье и окружающие его небольшие озера имеют делювиальное происхождение (Кислов, 1999, Карпова, 2012). Некоторые из озер — соленые, одни (Сульфатное) за счет преобладания сульфатов, чаще мирабилита; другие (Боргойские озера) — содовые; минеральное питание таких озер осуществляется за счет химического выветривания окружающих пород и выщелачивания солей грунта из почв (Карпова, 2012).

Растительность. Флористический состав господствующей в регионе степной растительности, несмотря на разнообразие ее ландшафтов, однотипный как в масштабах региона, так и всей обширной степной зоны, Средней и Центральной Азии, что указывает на большую континуальность биома в прошлом (Бойков и др., 2002). Разнообразие растительности

проявляется в основном в биогеоценотическом срезе и ему присуща вертикальная поясность. В горных впадинах, на хорошо прогреваемых склонах гор до нижней границы леса (1,2 тыс. м), развивается горно-лесостепная растительность. Ниже (0,9 тыс. м.) она сменяется горно-степной растительностью, из которых на привершинных участках развиваются типчаковые сообщества, далее вниз по склону (до 700 м) — ковыльные, на высотах 600-640 м — тонконоговые и холоднопопынные, ниже 600 м, на пойменных террасах и на котловинах — ячменево-бескильницево-луговые, ирисовые и волоснецовые луга и степи. На северных, относительно прохладных и влагообеспеченных склонах развиваются сосновые и лиственничные леса (сосна в северной части региона развивается и на южных лесостепных склонах) с примесью берез и других лиственных деревьев и кустарников (особенно рододендрон даурский) и участки разнотравных степей ниже по склонам, к ним примыкают небольшие участки нителестниковых сообществ. На надпойменных террасах и наветренных подножиях склонов гор развиваются мятликовые степи. На участках, подвергшихся интенсивному выпасу, пионерами являются такие выносливые к вытаптыванию растения, как полынь холодная (*Artemisia frigida*), тимьян ползучий (*Thymus serpyllum*), лапчатка бесстебельная (*Potentilla acaulis*), осока твердоватая (*Carex duriuscula*) и др., образующие свои варианты степей. Низкотравные степи развиваются на бортах котловин со скальными выходами, на наносных субстратах встречаются участки пырейных степей. Равнинные участки степей ниже 750 м занимают крыловоковыльные и тонконоговые степи, а житняковые, сазовые, чиевые и пикульниковые степи преимущественно распространены на юге Бурятии (Республика Бурятия, 1998), хотя чий (*Achnatherum splendens*) и житняк (*Agropyron cristatum*) представляют собой обычные виды степных биоценозов и в северной части Селенгинского среднегорья. Характерны для степей Селенгинского среднегорья караганы, из которых один вид, *Caragana spinosa*, формирует кустарниковые марши у подножий гор северной и восточной экспозиций и на

прилегающих равнинах с грунтами щебнистого типа, а *C. microphylla* и *C. rugosa* входят в состав многих степных фитоценозов. Ограниченно на юге распространены также селитряно-полынные степи. В южной части региона заметную роль играют ильмовые сообщества, которые занимают как склоны, так и относительно выровненные участки; севернее ильм (*Ulmus pumila*) мозаично встречается во многих равнинных и пойменных ландшафтах вплоть до г. Улан-Удэ и по р. Уда. В поймах крупных рек (Селенга, Чикой) развиваются тополево-ивовые сообщества с участием черемухи, ольхи, некоторых кустарников, а по их периферии развиваются луговые и лугостепные сообщества (Республика Бурятия, 1998).

В целом растительность носит хорошо выраженный ксерофитный характер, а ее состав сходен с тем, что проявляется в смежных регионах Монголии, Северного и Северо-Западного Китая, с включением сюда некоторых мезофитных элементов, имеющих интразональное распространение либо произрастающих вблизи южных границ распространения. Для многих травянистых растений и кустарничков характерна мощная корневая система, приземистость, низкорослость, что объясняется жесткими условиями резко континентального климата (Бойков и др., 2002).

Животный мир. Состав фауны наземных животных Юго-Западного Забайкалья характеризует ее общность с фауной как Центральной Азии, так и Южной Сибири, есть в ее составе и дальневосточные и широко распространенные виды. Наиболее характерны для региона обитатели степей, многие из которых лишь проникают в лесную зону. Насекомые представлены многими видами жесткокрылых и прямокрылых (к последним относится своеобразный палласов толстун), многочисленными двукрылыми, обитают здесь одиночные осы, шмели, муравьи, бабочки, представители сетчатокрылых (муравьиные львы) и др.; есть несколько характерных для степей видов паукообразных. Среди земноводных широко распространена монгольская жаба, около водоемов встречаются сибирская лягушка,

дальневосточная квакша и сибирский углозуб. Пресмыкающиеся представлены типичным обитателем степей — монгольской ящуркой, а также 3 видами змей. Хорошо представлена орнитофауна, из которых для степей наиболее типичны несколько видов журавлей, дрофа, огарь, ряд видов хищных птиц (степной орел, мохноногий курганник и др.), бородатая куропатка, скалистый голубь, некоторые совообразные, козодой, жаворонки, ласточки, коньки, сибирский и буланный жуланы, ворон, черная ворона и даурская галка, каменки, пестрый каменный дрозд, полевой и монгольский земляной воробьи, несколько видов овсянок; у степных озер много водоплавающих птиц, в т.ч. уток, чаек и многих куликов, цапли, удода и др., из лесной зоны в лесостепь и степь проникают многие лесные виды воробьинообразных, кукушки, дятлы и т.д., вслед за человеком проникают синантропные виды. Зимой здесь можно видеть мохноногого канюка, изредка белую сову, регулярно — чечеток, свиристелей, снегирей (Доржиев и др., 1996). Из млекопитающих в степях распространены 2 редких вида насекомоядных (даурский еж и манчжурская белозубка), встречаются несколько видов рукокрылых, из зайцеобразных — заяц-толай и даурская пищуха (заходит заяц-беляк), богата и во многом характерна для региона фауна грызунов: тарбаган, длиннохвостый суслик (заходами белка и бурундук), тушканчик-прыгун, несколько видов хомячков (роды *Cricetulus* и *Phodopus*) и полевок, на юге региона — монгольская песчанка, у водоемов и у поселений человека — несколько видов мышинных; хищные млекопитающие представлены волком, обыкновенной лисицей и корсаком, манулом, несколькими видами куньих р. *Mustela* и барсуком, возможны заходы бурого медведя и рыси; из диких копытных в настоящее время типичных степных видов нет (из лесной зоны заходят косули, кабаны), их функцию частично занимают домашний скот и лошади, часто в свободном выпасе. Большую проблему для дикой фауны представляют одичавшие собаки.

1.2. Объект исследований. Материал и методы

ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЙ

Даурская пищуха (*Ochotona dauurica* Pallas, 1776) — типичный обитатель степных экосистем Юго-Западного Забайкалья (рис. 1.1).

Вид включает 4 подвида:

1. *O. d. dauurica* (Pallas, 1776) (центральная и восточная Монголия, Южное Забайкалье, восточная часть Северного Китая),

2. *O. d. mursaevi* (= *mursavi*) Vannikov, 1951 (южный макросклон хр. Хангай, Гобийский Алтай, смежные части центральной Монголии),

3. *O. d. altaina* Thomas, 1911 (Алтай, Тува, северо-западная Монголия до Котловины Больших Озер),

4. *O. d. bedfordi* Thomas, 1908 (Китай, пров. Шаньси, Хэнань) (рис. 1.2).

O. d. annectens Miller, 1911 сейчас считается подвигом ганьсуйской пищухи, *O. cansus* (Smith and Xie, 2008). В ряде работ (Павлинов, Россолимо, 1987; 1998; Соколов и др., 1994; Аверьянов, 1999; Бобаль, 2001) пищухи, обитающие на юге Тувы, выделяются в подвид *O. d. latibullata* Sokolov, Ivanitskaya, Gruzdev, Neptner, 1994, однако отличия зверьков из этих популяций с *O. d. altaina* спорны. Подвид *O. d. shaanxiensis* Xu & Wang, 1992 из самых южных частей ареала в Китае сейчас объединяется с *O. d. bedfordi*.



Рис. 1.1. Даурская пищуха

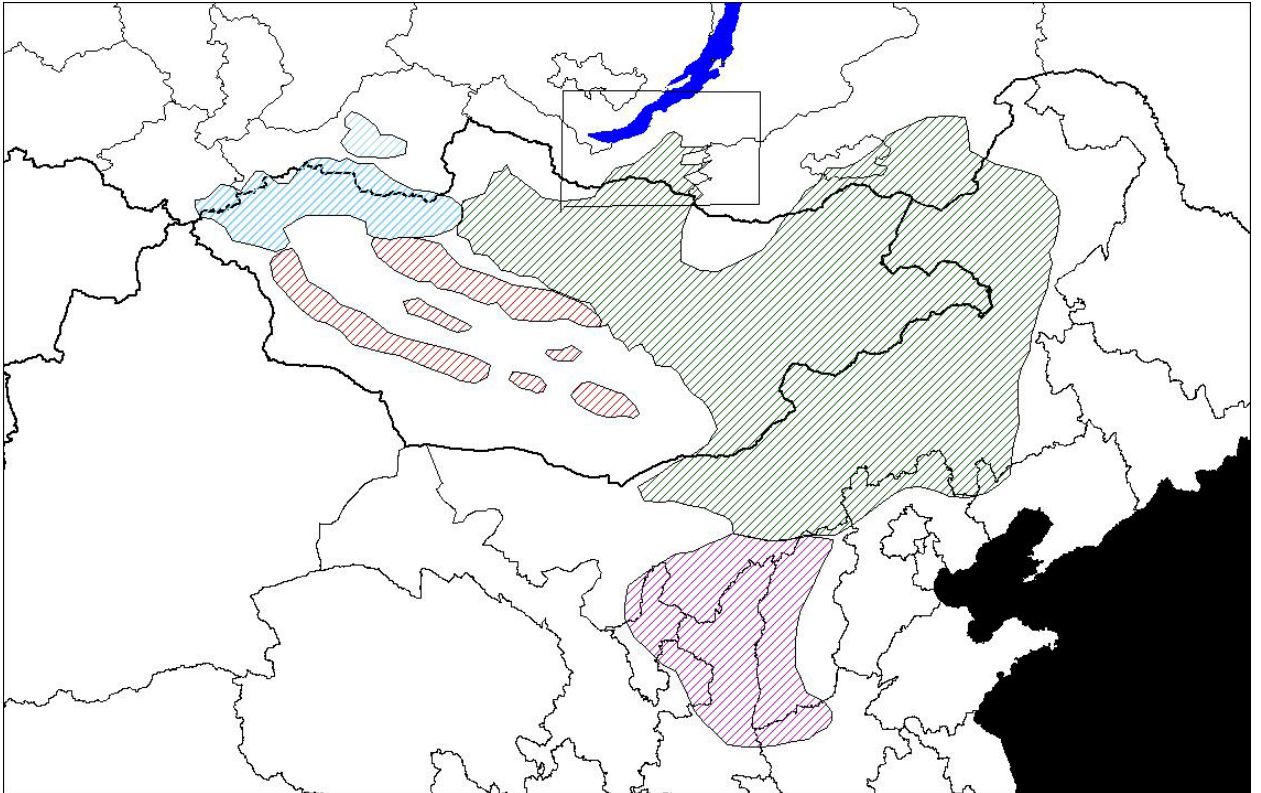


Рис. 1.2. Ареал даурской пищухи

Районы наших исследований заключены в прямоугольник

Обозначения подвидов:



O. d. daurica



O. d. mursaevi



O. d. altaina



O. d. bedfordi

Объектом моих исследований была даурская пищуха, обитающая в Юго-Западном Забайкалье (южные и центральные районы Бурятии), относящаяся к номинативному подвиду *O. d. daurica*, находящаяся на северной окраине видового ареала.

Места сбора материала

Исследования проводили с 1990 г. по 2013 г. практически до настоящего времени в Иволгинском, Селенгинском, Джидинском, Кяхтинском, Тарбагатайском, Мухоршибирском и Бичурском районах.

Ниже я привожу детальные описания мест исследования.

Хурумшинская популяция

Местность, где проходили исследования, расположена в 15 км к юго-западу от с. Хурумша Иволгинского района РБ (51°35' с.ш., 106°51' в.д., 570 м н.у.м.). Участки исследования размещены на макросклоне Хамар-Дабана в Оронгой-Убукуринской межгорной впадине (рис. 1.3).

Ландшафт представляет собой степные понижения в чередовании с холмами высотой до 650-700 м, местами с березовыми колками и по периферии с сосновым редколесьем, общий рельеф сглажен.

Растительность: крупнозлаковая полидоминантная степь с обильным участием карликовой караганы (местами с зарослями колючей) в сочетании с полынными, лапчатниковыми и другими сообществами.

Почвы горные карбонатные супесчаные мучнисто-карбонатные глубокопромерзающие. Климат засушливый в первой половине лета и умеренно влажный во второй. Зима продолжительная, относительно малоснежная (местами в низинах глубина снега достигает до 1 м: наши наблюдения), длится 5 мес.; лето длится 4 месяца (май—август). Температура воздуха в январе — около -25°C, в июле — от +14 до +18°C, в отдельные годы до +22°C. Основное направление ветров — северное и северо-западное. Устойчивый снежный покров образуется с конца октября—начала ноября, разрушается с середины марта по середину или конец апреля.

Небольшие реки (Уха-Тологой) мелкие, часто пересыхают; сток более регулярен весной, во время таяния снегов. Годовая сумма осадков — 250-300 мм. Вегетационный период длится 140-150 дней.

Кудара-Сомонская популяция

Популяция расположена в 1,5 км к востоку от с. Кудара-Сомон Кяхтинского района РБ (50°09' с.ш., 107°25' в.д., 800 м н.у.м.). Участки исследования — на южном макросклоне Малханского хребта (рис. 1.4).



Рис. 1.3. Участок исследования Хурумшинской популяции



Рис. 1.4. Участок исследования Кудара-Сомонской популяции

Ландшафт — остепненный склон крутизной от 3 до 40°, вблизи границы леса, в чередовании со старыми пашнями и выгонами, овраги небольшие, но широкие (до 3-4 м).

Растительность: крупнозлаковая полидоминантная степь с некоторым участием карликовой караганы в сочетании с полынными, лапчатниковыми, ирисовыми, пижмовыми и другими сообществами.

Почвы черноземные мучнисто-карбонатные глубокопромерзающие. Климат засушливый в первой половине лета и умеренно влажный — во второй половине (бывают сильные дожди). Зима продолжительная, на выровненных участках малоснежная, длится 5 мес.; лето длится 4 месяца (май—август). Температура воздуха в январе — около -25°C, в июле — от +18 до +22°C. В основном преобладают западные и юго-западные ветра, летом также юго-восточные. Устойчивый снежный покров образуется во вторую половину ноября, разрушается в марте.

Петропавловская популяция

Эта местность находится в 11 км к северу от с. Петропавловка Джидинского района РБ (50°41' с.ш., 105°14' в.д., 780 м н.у.м.). Участки исследования размещены на макросклоне Малого Хамар-Дабана в понижении между рр. Гэгэтуй и Цагатуй (рис. 1.5).

Ландшафт представляет собой слабонаклоненную на юг равнину с неглубоким тальвегом, на юге с повышением до 810 м, западнее местность повышается до 900 м, там есть участки соснового леса.

Растительность: низкотравная густая, местами крупнозлаковая полидоминантная степь с обильным участием карликовой караганы в сочетании с полынными, лапчатниковыми, тимьянниковыми, ирисовыми, пижмовыми и другими сообществами.

Почвы легкосуглинистые черноземные мучнисто-карбонатные глубокопромерзающие. Климат сухой или очень засушливый в первой половине лета и умеренно влажный во второй половине лета.



Рис. 1.5. Участок исследования Петропавловской популяции

Зима продолжительная, малоснежная, в некоторые годы бесснежная, длится 5 мес.; лето длится 4 месяца. Температура воздуха в январе — от -26 до -28°C, июле — от +20 до 22°C. Преобладают юго-восточный и северо-западный ветра сильного порывистого характера. Устойчивый снежный покров образуется в период с 1 ноября по 1 декабря, разрушается — с 1 марта по 1 апреля. Скудные стоки с гор образуются лишь во время таяния снегов весной и во вторую половину лета при сильных ливнях. Годовая сумма осадков — 200-250 мм. Вегетационный период длится более 150 дней.

Гэгэтуйская популяция

Обследованная местность расположена в 7 км к северо-востоку от с. Гэгэтуй Джидинского района РБ (50° 41' с.ш., 105° 14' в.д., 900 м н.у.м.). От Петропавловской популяции ее отделяет 2-3 км. Участки исследования размещены на макросклоне Малого Хамар-Дабана в долине левобережья р. Гэгэтуй (рис. 1.6).

Ландшафт представляет собой степные межгорные впадины с древесно-кустарниковой растительностью, с глубокими оврагами, иногда обрывами.

Растительность: низкотравная густая крупнозлаковая полидоминантная степь с обильным участием карликовой караганы в сочетании с полынными, лапчатниковыми, тимьянниковыми и другими сообществами, с чередованием пахотных участков.

Почвы, климат и характер стока аналогичны Петропавловской популяции.

Саянтуйская популяция

Обследованная нами местность расположена в 17,5 км к югу от г. Улан-Удэ РБ (51° 42' 40" с.ш., 107° 29' 30" в.д., 520 м н.у.м.). Участки исследования размещены на окраинах пойм р. Селенги западного склона хребта Цаган-Дабан (рис. 1.7).



Рис. 1.6. Участок исследования Гэгэтуйской популяции



Рис. 1.7. Участок исследования Саянтуйской популяции

Ландшафт представляет собой террасы с уклоном 40 – 45°, где присутствуют неглубокие овраги и балки (до 1 м), местами закустаренные.

Растительность: крупно-злаковая полидоминантная степь с участием карликовой караганы в сочетании с полынными, лапчатковыми, тимьянниковыми и другими сообществами.

Почвы супесчаные аллювиально-луговые глубокопромерзающие. Климат засушливый. Зима продолжительная, длится 5-6 месяцев. Температура воздуха в январе колеблется от -26 до -28°C. Лето сравнительно короткое, длится не более 3 месяцев. Температура воздуха в июле колеблется от +16 до +18°C. Преобладают западный и юго-западный ветра. Устойчивый снежный покров образуется к началу ноября, разрушается к концу марта — середине апреля.

На р. Селенга ледостав продолжается с конца ноября по середину апреля. Годовая сумма осадков — 200-250 мм. Продолжительность вегетационного периода длится 120-150 дней.

Тологойская популяция

Исследованная нами местность расположена в 18 км к югу-юго-западу от г. Улан-Удэ РБ (51° 43' 40" с.ш., 107° 27' в.д., 620 м н.у.м.). Участки исследования размещены на северо-восточном выступе Шаманских гор (хребет Хамар-Дабан), в 1 км от р. Селенга (рис. 1.8).

Ландшафт представляет собой однородной склон с углом наклона к северу и северо-востоку от 10° до 40° с небольшими увалами.

Растительность: крупно-злаковая полидоминантная степь с участием карликовой караганы в сочетании с полынными, лапчатковыми, тимьянниковыми и другими сообществами.

Почвы легкосуглинистые горные каштановые мучнисто-карбонатные глубокопромерзающие. Климат очень сухой. Зима продолжительная, длится 4-5 месяцев. Температура воздуха в январе колеблется от -24°C до -26°C. Лето длится в среднем 3 мес.



Рис. 1.8. Участок исследования Тологойской популяции

Температура воздуха в июле колеблется от +18°C до +20°C. Преобладает западный ветер. Устойчивый снежный покров образуется в конце октября — начале ноября, разрушается к концу марта. О ледоставе на р. Селенга см. выше. Годовая сумма осадков — 200-250 мм. Продолжительность вегетационного периода длится 120-150 дней.

Популяция Ключи

Данная местность расположена в 35 км к юго-западу от г. Улан-Удэ РБ (51° 41' с.ш., 107° 9' 45" в.д., 690 м н.у.м.). Участки исследования размещены на восточной-северо-восточной части хребта Хамар-Дабан (рис. 1.9).

Ландшафт представляет собой террасы и шлейфы с караганово-крупно-злаковыми степями.

Растительность: крупно-злаковая полидоминантная степь с участием карликовой караганы в сочетании с полынными, лапчатковыми, тимьянниковыми и другими сообществами с чередованием соснового и лиственнично-соснового травяно-кустарникового леса.

Почвы супесчаные черноземы мучнисто-карбонатные глубокопромерзающие. Климат сухой. Зима продолжительная, длится 4-5 месяцев. Температура воздуха в январе колеблется от -26°C до -28°C с преобладанием западного ветра. Лето длится 3–4 месяца. Температура воздуха в июле колеблется от +18°C до +20°C с преобладанием западного и северо-западного ветров. Устойчивый снежный покров образуется в середине ноября, разрушается к концу марта. Имеются небольшие ручьи, часто пересыхающие. Годовая сумма осадков составляет 200-250 мм. Продолжительность вегетационного периода длится 120-150 дней.

Бичурская популяция

Обследованная местность расположена в 8 км к югу от с. Шибертуй Бичурского района РБ (50° 41' 50" с.ш., 107° 52' 20" в.д., 800 м н.у.м.).



Рис. 1.9. Участок исследования популяции Ключи

Участки исследования размещены на южном склоне отрога Заганского хребта. Ландшафт представляет собой чередование пологих склонов и глубоких оврагов (рис. 1.10).

Растительность: крупно-злаковая полидоминантная степь с участием карликовой караганы в сочетании с полынными, лапчатковыми, тимьянниковыми и другими сообществами.

Почвы легкосуглинистые черноземы мучнисто-карбонатные глубокопромерзающие. Климат сухой. Зима продолжительная, длится 4-5 месяцев. Температура воздуха в январе колеблется от -26°C до -28°C с преобладанием западного и южного ветров. Лето длится 3, иногда 4 месяца. Температура воздуха в июле колеблется от $+16^{\circ}\text{C}$ до $+20^{\circ}\text{C}$ с преобладанием западного и юго-восточного ветров. Устойчивый снежный покров образуется к середине ноября, разрушается к середине мая.

Временный сток по понижениям лишь весной во время таяния снега или летом по время ливней. Годовая сумма осадков составляет 300-350 мм. Продолжительность вегетационного периода длится более 150 дней.

Селенгинская популяция

Обследованная нами местность расположена в 12 км к юго-востоку от с. Ташир Селенгинского района РБ ($50^{\circ} 53' "$ с.ш., $105^{\circ} 55' "$ в.д., 920 м н.у.м.). Участки исследования располагаются на северных отрогах Боргойского хребта (рис. 1.11).

Ландшафт представляет собой однородный склон с углом наклона $10-15^{\circ}$, местами с оврагами и кустарниками.

Растительность: крупно-злаковая полидоминантная степь с участием карликовой караганы в сочетании с полынными, лапчатковыми, ирисовыми, чиевыми и другими сообществами.

Почвы горные каштановые супесчаные мучнисто-карбонатные глубокопромерзающие. Климат очень сухой.



Рис. 1.10. Участок исследования Бичурской популяции



Рис. 1.11. Участок исследования Селенгинской популяции

Зима длится со второй половины октября — ноября по март, малоснежная, в некоторые годы бесснежная; лето длится со второй половины мая по август. Температура воздуха в январе $-24 - -26^{\circ}\text{C}$, июле — $+16 - +20^{\circ}\text{C}$, в некоторые годы выше. Из ветров зимой преобладают северные и северо-западные, в бесснежный период — северо-западные, нередко порывистые. Устойчивый снежный покров образуется в конце ноября, разрушается в середине марта. Водотоки временные и скудные в период

таяния снегов и летних ливневых осадков. Годовая сумма осадков — около 250 мм. Продолжительность вегетационного периода от 140 до 150 дней.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Конкретные методы, поскольку они очень разнятся между задачами, поставленными в работе, описаны ниже по отдельности. Наиболее часто используемыми и общими были методы, применяемые при картировании площадок исследований и отлове зверьков, поэтому я приведу их в данном разделе. Площадки выбирали обязательно заселенные даурской пищухой, ориентируясь по следующим признакам: наличие свежего помета (рис. 1.12), хорошо протоптанных и не успевших зарости тропинок, хорошо прочищенных отверстий нор, фрагментов поеденных растений у нор, стожков или пучков со свежими растениями.



Рис. 1.12. Свежий помет пищухи

Картирование площадок исследования

Заселенные пищухой площадки разбивали методом провешивания на квадраты 25x25 м² или 5x5 м². Углы квадратов маркировали кольями с надписями. Точность углов измеряли по компасу. Для каждого квадрата картировалась топографическая основа (сначала с помощью компаса и рулетки, либо шагомера, впоследствии с помощью приемника GPS), распределение растительности: виды, проективное покрытие, высота растительного покрова; расположение и ориентация отверстий нор, крупных камней, тропинок.

Отлов и мечение зверьков

В норы ставили и настораживали трапиковые живоловки отверстием на вход. Живоловки проверяли через 2-3 ч (в зависимости от погодных условий).

Пойманных зверьков извлекали из живоловки в мешочек (тканевый) взвешивали, определяли пол, измеряли по стандартной методике (Новиков, 1953), если были эктопаразиты или какие-то индивидуальные особенности, мы делали особые пометки. Зверьков индивидуально метили цветными пластмассовыми ушными метками фирмы Dalton Rototag (Германия), состоящими из двух частей, скрепляющихся по принципу сережек, либо алюминиевыми ушными метками с цветными подложками, самцов в левое ухо, самок в правое. При установлении возрастной принадлежности выделяли категории: juv, sad, ad. В отличие от взрослых определение пола у детенышей затруднительно, поэтому при возможности проводили повторные отловы молодых в более позднем возрасте.

МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДАУРСКОЙ ПИЩУХИ ПОПУЛЯЦИЙ ЮГО-ЗАПАДНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ

При выборе статистических методов исследования в биологии вообще и в эволюционной биологии в частности существуют известные ограничения,

которые среди прочего в немалой степени связаны с объемом имеющегося материала. Хотя морфологическая изменчивость, в частности изменчивость черепа, не так подвержена случайным влияниям, как, например, экологическая, где приходится в большей мере использовать непараметрические методы, но и здесь использовать методы параметрической статистики необходимо, во-первых, лишь при достаточно большом размере выборки либо тогда, когда достоверно известно, что даже при недостаточном ($n < 100$) размере выборки распределение нормализовано. Так, использование И.Н. Шереметьевой (2003) t-теста при анализе выборок популяций дальневосточной полевки *M. fortis* ($n < 60$) позволяет предполагать малую индивидуальную изменчивость черепа, хотя автор об этом не упоминает. Из методов сокращения размерности многими авторами (Абрамов и др., 2000; Дупал, 2000; Ильяшенко, Онищенко, 2003; Окулова и др., 2004; Газарян, 2005 и др.) используется метод главных компонент факторного анализа; из классификационных методов преобладает, безусловно, кластерный анализ; кроме большинства упомянутых авторов, его использует М.И. Баскевич (Баскевич, Окулова, 2003); из методов оценки различаемости выборок и влияния на них независимых факторов преобладают дискриминантный и несколько реже дисперсионный (как одно- и двухфакторный, так и непараметрический тест Краскела-Уоллиса) анализы (Шереметьев и др., 2004). При оценке взаимосвязи выборок иногда, как, например, в работе В.А. Яскина и Н.Н. Емельченко (2003), используется ранговый корреляционный анализ Спирмена. Особенно своеобразный подход демонстрируют работы школы А.Ю. Пузаченко (Пузаченко, 2001а,б; Куприянова и др., 2003), в которых используется сочетание евклидовой метрики и ранговые корреляции гамма и Кендалла как в сущности непараметрический аналог дискриминантного анализа, метод невзвешенного группового среднего как непараметрический аналог кластерного анализа и метод многомерного шкалирования — как непараметрический аналог метода главных компонент. На наш взгляд, применение такого сложного подхода

можно оправдать лишь при явно прослеживаемых случайных распределениях значений в выборках. При проведении процедуры различных методов ранговых корреляций с нашими данными мы обнаружили высокие значения корреляций в более чем 85% сравниваемых переменных; таким образом, здесь нулевая гипотеза оказывается отвергнутой и для анализа вполне можно использовать традиционные методы.

Материалом для краниометрического анализа послужили коллекции, хранящиеся в зоомузеях ИСиЭЖ СО РАН (г. Новосибирск), ЗИН РАН (г. Санкт-Петербург) и собственные сборы. В анализе использованы только взрослые экземпляры обоего пола (весом более 130 г). Выборки мы объединяли по региону, с включением в него точек, где сборы проводили в течение нескольких лет подряд.

По нашим данным из Бурятии были сформированы выборки из 4 географических точек:

1) «Хурумша» — октябрь 1997 г. — 10 экз.; 2) «Кудара-Сомон-97» — август 1997 г. и сентябрь 1998 г. — 13 экз.; 3) «Петропавловка» — сентябрь 1998 г. — 6 экз.; 4) «Гэгэтуй» — октябрь 1998 г. — 7 экз. Описания см. гл. 1.

Из коллекционных материалов использовали следующие:

из Бурятии: 5) «Кяхта» (сборы 1924–25 гг., Зоологический музей ЗИН РАН) — 6 экз.; 6) «Кудара-Сомон-62» (сборы М. А. Ербаевой, 1962 г., зоомузей ЗИН РАН) — 48 экз.; 7) «Кокорино» (сборы А.К. Тарховой, 1973 г., Зоологический музей ИСиЭЖ СО РАН) — 20 экз.; 8) «Муртой» (Селенгинский район, безлесные, покрытые петрофитной степью юго-восточные склоны Хамбинского хребта, спускающиеся к оз. Гусиное; сборы А.В. Абрамова, 1999 г., Зоологический музей ЗИН РАН) — 13 экз.;

из Тувы: 9) «Тере-Холь-59» — 7 экз. (сборы 1959 г., Зоологический музей МГУ); 10) «Торгалык» — 9 экз. (сборы 1962 г.); 11) «Нарын» — 28 экз., 12) «Тере-Холь-71» — 22 экз. и 13) «Холь-Ежу» — 44 экз. (сборы 1971 г.); 14) «Бурэн-Бай-Хак» — 6 экз. (сборы 1973 г.); 15) «Самагалтай» — 11 экз.

(сборы 1974 г.); 16) «Эрзин» — 8 экз. (сборы 1968-71 гг.) (все — Зоологический музей ИСиЭЖ СО РАН);

из юго-восточного Алтая: 17) «Ташанта» — 13 экз. (сборы 1967 г., Зоологический музей ИСиЭЖ СО РАН);

с юго-востока Забайкальского края: 18) «Кулусутай» — 8 экз. (сборы 1856 г., Зоологический музей МГУ); 19) «Зун-Торей» — 7 экз. (сборы 1971 г., Зоологический музей ЗИК АН Украины), 20) «Торей» — 4 экз. (сборы 1975 г., Зоологический музей ИСиЭЖ СО РАН);

из Монголии (хр. Хангай): 21) «Тавшрулэх» — 8 экз. (сборы 1978, Зоологический музей МГУ).

Географическое положение точек сборов показано на рис. 1.13.

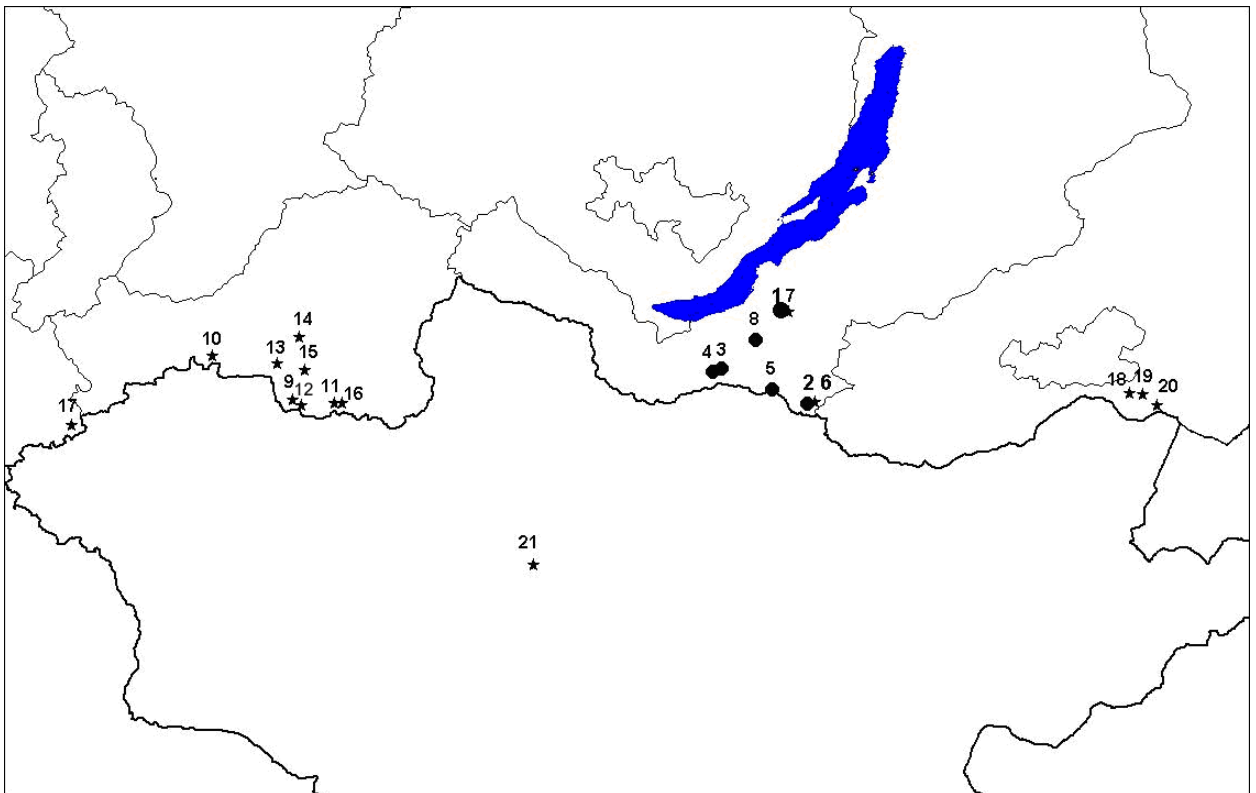


Рис. 1.13. Точки сборов морфометрического материала по даурской пище

Обозначения:

● — наши данные;

★ — коллекционные материалы

В каждую выборку были взяты материалы сборов в течение среднего времени жизни 1 поколения пищух, т.е. не более 2 лет (Соколов и др., 1994). Размер выборок ≥ 6 . Всего в генеральную совокупность вошел 21 параметр (см. Бобаль, 2001 и ширина P_3) (рис. 1.14, табл. 1.1).

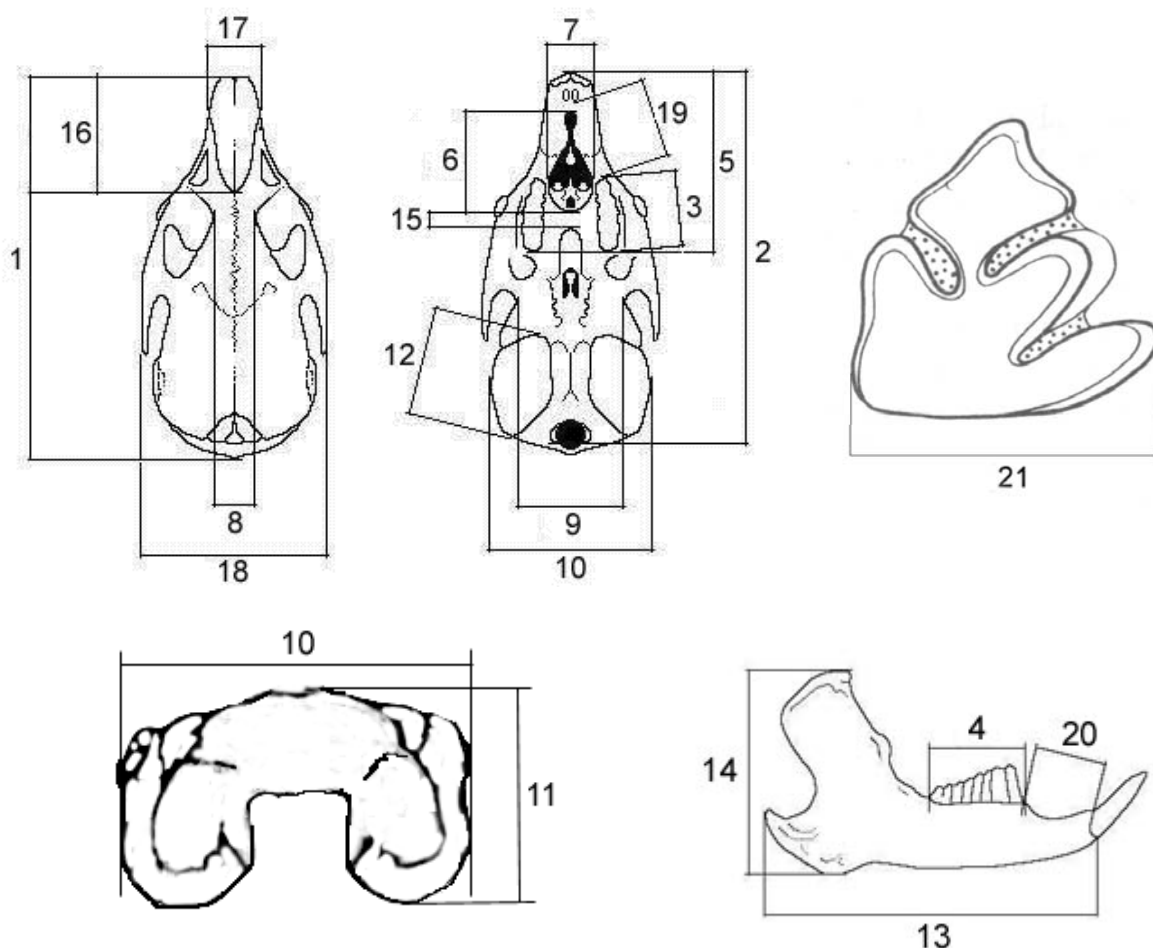


Рис. 1.14. Краниметрические признаки черепов даурских пищух (по Бобалю, 2001, с изменениями и дополнениями)

Разбиение выборки по половозрастному принципу мы не проводили из-за наличия близких к критически статистически малых объемов ряда выборок ($n=7$). Вместе с тем с целью выяснить, существуют ли возможные связи межпопуляционной изменчивости с полом животных, мы провели процедуру двухфакторного дисперсионного анализа (two-way ANOVA).

Обозначения промеров к рис. 1.14

- | | |
|---|--|
| 1. Общая длина черепа | 13. Длина нижней челюсти |
| 2. Кондилобазальная длина черепа | 14. Высота нижней челюсти |
| 3. Альвеолярная длина зубного ряда верхней челюсти | 15. Длина твердого нёба |
| 4. Альвеолярная длина зубного ряда нижней челюсти | 16. Длина носовых костей |
| 5. Длина лицевого отдела черепа | 17. Ширина носовых костей |
| 6. Длина резцового отверстия | 18. Ширина черепа в области скуловых дуг |
| 7. Ширина резцового отверстия | 19. Длина диастемы верхней челюсти |
| 8. Межглазничная ширина черепа | 20. Длина диастемы нижней челюсти |
| 9. Заглазничная ширина черепа | 21. Ширина заднего отдела 3-го предкоренного зуба нижней челюсти (P ₃) |
| 10. Максимальная ширина черепа в области слуховых барабанов | |
| 11. Максимальная высота черепа в области слуховых барабанов | |
| 12. Длина слуховых барабанов | |

Были сформированы выборки из 11 хронологически обособленных географических сборов (табл. 1.2).

С целью отбора признаков, по которым генеральная совокупность представлена наиболее полно, мы провели факторный анализ массива данных (Дзеве́рин, 1999) методом центроидов, давшим более строгие результаты, чем метод главных компонент.

Таблица 1.2

Хронологически обособленные области сборов краниологического материала
даурских пищух

№ №	Сборы	Территория	Точки	Размер выборки
1.	Бурятия-90 (без КС) (1997–1999 гг.)	Бурятия	«Хурумша», «Гэгэтуй», Петропавловка», «Муртой»	32
2	Бурятия-90-КС (1998 г.)		«Кудара-Сомон»	13
3	Бурятия-70 (1973 г.)		«Кокорино»	33
4	Бурятия-60 (1962 г.)		«Кудара-Сомон»	48
5	Бурятия-20 (20-е гг. XX в.)		«Кяхта»	8
6	Тува-70 (конец 60-х — начало 70-х гг.)	Тува	«Тере-Холь», «Нарын», «Холь- Ежу», «Самагалтай», «Эрзин», «Бурэн- Бай-Хак»	118
7	Тува-60 (1962 г.)		«Торгалык»	9
8	Тува-50 (1959 г.)		«Тере-Холь»	7
9	Алтай (1967 г.)	Алтай	«Ташанта»	13
10	Забайкальский край (начало 70-х гг.)	Забайкальский край	«Зун-Торей», «Торей»	11
11	Монголия (1978 г.)	Монголия	«Тавшрулэх»	8

Ввиду того что распределение у большинства выборок отличалось от нормального, мы проводили попарные сравнения с использованием непараметрического теста Колмогорова—Смирнова, который дает более наглядную и одновременно строгую оценку по сравнению с U-тестом Манна—Уитни (Старков и др., 2005). Критерий ошибки $p=0,05$. Для построения классификации также использовали кластерный анализ (метод одной связи, эвклидовы расстояния) по средним значениям промеров.

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ДАУРСКОЙ ПИЩУХИ

Местообитания даурской пищухи.

В биотопах, населенных даурской пищухой, было заложено 320 площадок размером 10×10 м², на равнинных и холмистых участках. Для холмистых участков с помощью компаса по азимуту определяли южную, северную, восточную, западную и смежные между ними экспозиции. Для каждой экспозиции закладывали равное количество площадок на 3 уровнях: подножие склона, средняя часть склона, верхняя часть склона.

Для каждой площадки отмечали процентное соотношение открытых и закрытых (овраги, промоины, караганники, крупные камни и т.д.) участков и описывали рельеф, грунт и растительность по следующим параметрам.

Рельеф.

Указывали крутизну поверхности в градусах. Угол наклона поверхности проектировали на бумагу и с помощью транспортира оценивали градус наклона поверхности площадки. По углу наклона выделяли (Николаев, 1980):

- 1) $2 - 6^\circ$ – склоны очень пологие;
- 2) $6 - 15^\circ$ – пологие склоны;
- 3) $15 - 30^\circ$ – склоны средней крутизны;
- 4) $30 - 45^\circ$ – крутые склоны;
- 5) $45 - 60^\circ$ – очень крутые склоны;

б) 60 – 80° – обрывистые склоны.

Грунт.

Гранулометрический состав почвы включал в себя описание механического состава и плотности почвы.

Механический состав при описании почвенного разреза определялся пробой на скатывание с помощью увлажнения по методике Качинского (1957). Небольшое количество почвенного материала смачивалось водой до консистенции густой вязкой массы. Затем эта масса скатывалась в шарик диаметром 1—2 см. Далее шарик раскатывался в шнур, который затем сгибался в кольцо.

Были выделены несколько градаций механического состава: глинистый, суглинистый, супесчаный, песчаный, скелетный. Если почва глинистая, шнур при сгибании в кольцо не ломался и не растрескивался. Шнур из суглинистой почвы при сгибании в кольцо разламывался. Из супесчаной почвы получали только непрочный, легко рассыпающийся шарик, шнур из которого приготовить нельзя.

Плотность почвы определяли при копке. Различали следующие градации:

– копать невозможно, приходится долбить, острие ножа не входит в почву – очень плотная почва;

– копается с трудом, кончик ножа при нажиме входит в почву на 1 – 2 см – плотная почва;

– легко копается и при выбросах рассыпается на отдельные комочки, нож входит в стенку довольно свободно на несколько сантиметров – слабоуплотненная почва;

– почва сыплется – рыхлая почва;

– при надавливании легко сжимается, нога оставляет глубокий след – пухлая почва.

При копке измеряли мощность почвы в сантиметрах с помощью линейки от верхнего генетического горизонта до горизонта материнской или

подстилающей породы. Исходя из количественных показателей, нами установлены следующие пределы мощности почвенного покрова:

- 1) профиль менее 50 см – маломощный;
- 2) 50 – 100 см – среднемощный;
- 3) 100 – 150 см – мощный;
- 4) 150 – 200 см – сверхмощный.

На площадках визуально оценивали каменистость поверхности участка и при копке – каменистость почвы в процентах. По степени насыщенности поверхности и почвы камнем, нами были выделены следующие градации каменистости:

- 1) 5 – 10% – слабокаменистая;
- 2) 10 – 20 % – среднекаменистая;
- 3) 20 – 40 % – сильнокаменистая;
- 4) более 40 % – очень сильнокаменистая.

Растительность. Оценивали среднюю высоту травостоя (от 10 до 50 см). Визуально определяли проективное покрытие растительности и отмечали в процентах от общей площади описываемого участка по шкале О.Друде:

- сор3 (очень обильно) – растения почти сплошь закрывают почву; проективное покрытие 70 – 90 %;
- сор2 (обильно) – растений много, перекрытия нет; проективное покрытие 70 – 50 %;
- сор1 (довольно обильно) – растений значительно меньше; проективное покрытие 50 – 30 %;
- sp (рассеяно, в небольшом количестве) – растение приходится искать; проективное покрытие 30 – 10 %;
- sol (единично) – растения обнаруживаются при тщательном осмотре площади; проективное покрытие менее 10%;

– un (единственный экземпляр) – на всей площади обнаружено лишь одно растение данного вида;

– gr – растения распределены по площади неравномерно и местами образуют плотные группы.

Материалом для определения видового состава растительности на площадках послужил собранный нами гербарий.

Статистический анализ. Для анализа данных была использована система общих линейных моделей (пакет «Statistica 6.0»), позволяющая установить влияние категориальных и количественных переменных на выбор местообитания даурской пищухи. В анализ были включены ландшафтные и эдафические факторы:

1. экспозиция площадки;
2. крутизна поверхности площадки;
3. уровень расположения площадки в пространстве;
4. плотность почвы;
5. каменистость почвы;
6. механический состав почвы;
7. мощность почвенного покрова;
8. каменистость поверхности площадки;
9. наличие высокой густой растительности;
10. соотношение открытых/закрытых участков;
11. наличие понижений рельефа (оврагов).

Все факторы были объединены в группы:

1. рельеф;
2. почва;
3. наличие на поверхности естественных укрытий.

Каждая группа состояла из категориальных и непрерывных (количественных) переменных.

Группа «рельеф» включала в себя:

1. категориальные факторы: экспозиция площадки и уровень расположения площадки в пространстве,
2. количественный фактор: крутизна поверхности площадки.

Группа «почва» –

1. категориальные факторы: плотность почвы, механический состав почвы,
2. количественные факторы: каменистость почвы, мощность почвенного покрова.

Группа «наличие на поверхности естественных укрытий» –

1. категориальные факторы: депрессии рельефа, соотношение открытых/закрытых участков, высокая густая растительность;
2. количественный фактор: каменистость поверхности.

Для анализа влияния выявленных факторов был применен метод попарного сравнения выборок с использованием критерия Манна—Уитни.

Проверялись следующие гипотезы:

1. Даурская пищуха предпочитает места с высокой густой растительностью. Для этого случайным образом были заложены площадки с одинаковой площадью. На всех площадках оценивали общее количество норных отверстий независимо от того, расположены они в высокой густой растительности или вне нее. На площадках определяли площадь участка с высокой густой растительностью.

Анализ влияния высокой густой растительности на наличие в ней норных отверстий даурской пищухи проводился с помощью однофакторного дисперсионного анализа.

2. Поселения даурской пищухи тяготеют к депрессиям рельефа. Принцип закладки площадок по площади тот же, что и в гипотезе 1. Общее количество колоний оценивали независимо от того, расположены они в депрессиях рельефа или вне них. На площадках определяли площадь участков, которые находятся в депрессиях рельефа.

Как и при оценке влияния растительности на характер норения, анализ влияния депрессий рельефа на наличие в них норных отверстий даурской пищухи проводился с помощью однофакторного дисперсионного анализа.

Строение нор.

Норой мы называем в соответствии с терминологией В.В. Кучерука (1983) «единую систему подземных ходов». Раскопки нор проведены в июне-августе 1989 г. — в Селенгинском районе в окр. с. Шанан, долина нижнего течения р. Темник; в 1993-1995 — в Иволгинском районе, к юго-западу от с. Хурумша; в 2000 г. — в районе оз. Гусиное, к северу от ст. Гусиное Озеро; в 2004 г. — в Бичурском районе, к западу от с. Усть-Заган. Всего исследовано 24 норы. Строение нор зарисовывали в вертикальной и горизонтальной проекциях, проводя следующие замеры: длину, диаметр и число ходов, углы между ходами, глубину залегания колен, глубину расположения и диаметр камер. Измерения проводили с помощью рулетки или метровой ленты, точность измерения 1 см, измерение диаметра хода и камер в норе — с помощью штангенциркуля, углы — с помощью транспортира.

Биоценотическая роль нор даурских пищух.

Для изучения биоценотической роли мы проводили наблюдения за колониями и населяющими или появляющимися на них животными (в том числе попадающими в ловушки). При наблюдениях с биноклем поминутно регистрировали любую активность на колонии, как самих пищух, так и других млекопитающих и птиц.

Суточная активность.

Суточную наземную активность изучали в ходе непосредственных наблюдений за мечеными зверьками сменяющимися через 4 ч наблюдателями с мая по октябрь, в каждом месяце было проведено по 4

суток наблюдений, одновременно фиксировались все изменения метеоусловий и каждый час измерялась температура воздуха на высоте 0,5 м от поверхности земли. Всего 1051 час наблюдений.

Питание.

Доля фуражирования в бюджете времени

Временные аспекты фуражирования изучали в ходе непосредственных наблюдений за мечеными зверьками.

Рацион питания изучали путем изучения состава стожков и пучков растений, собираемых пищухами. Каждый стожок или пучок взвешивали с помощью весов, точность измерения — 1 мг, также определяли вес каждой видовой составляющей; фиксировали место их нахождения относительно разметки.

Суточное потребление корма

Суточное потребление изучали в экспериментальных условиях. В поле отлавливали взрослых пищух (весом не менее 110 г и не более 130 г), помещали в клетки размерами и через 2-3 суток начинали эксперимент. Каждый день зверькам предлагали в изобилии растения, произрастающие в точках отлова. Через сутки взвешивали остатки растительных кормов в клетке и высчитывали коэффициент естественного усыхания корма по контрольному образцу.

СОЦИОПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА

1.1. Пространственно-этологическая структура колоний

В данной главе использованы материалы, собранные в течение полевых сезонов 1990-1996 и 2002-2003 гг. в популяции Хурумша.

Места сбора материала

Перечень подготовленных участков наблюдений и их площади указаны в Табл. 1.3. Общая картина расположения участков относительно друг друга показана на Рис. 1.15.

Таблица 1.3

Перечень исследованных колоний

№	Название	Размеры, м ²	Период наблюдений
1	Наташина нора-Г	4500	1 июня — 31 августа 2002
2	Колина нора-Г	1900	1 — 30 июня; 1— 31 августа 2002
3	Склон	15000	1 июня — 31 августа 2002
4	Озеро	1950	1 — 30 июня; 1— 31 августа 2003
5	М-15	9000	1 — 30 июня; 1— 31 августа 2003

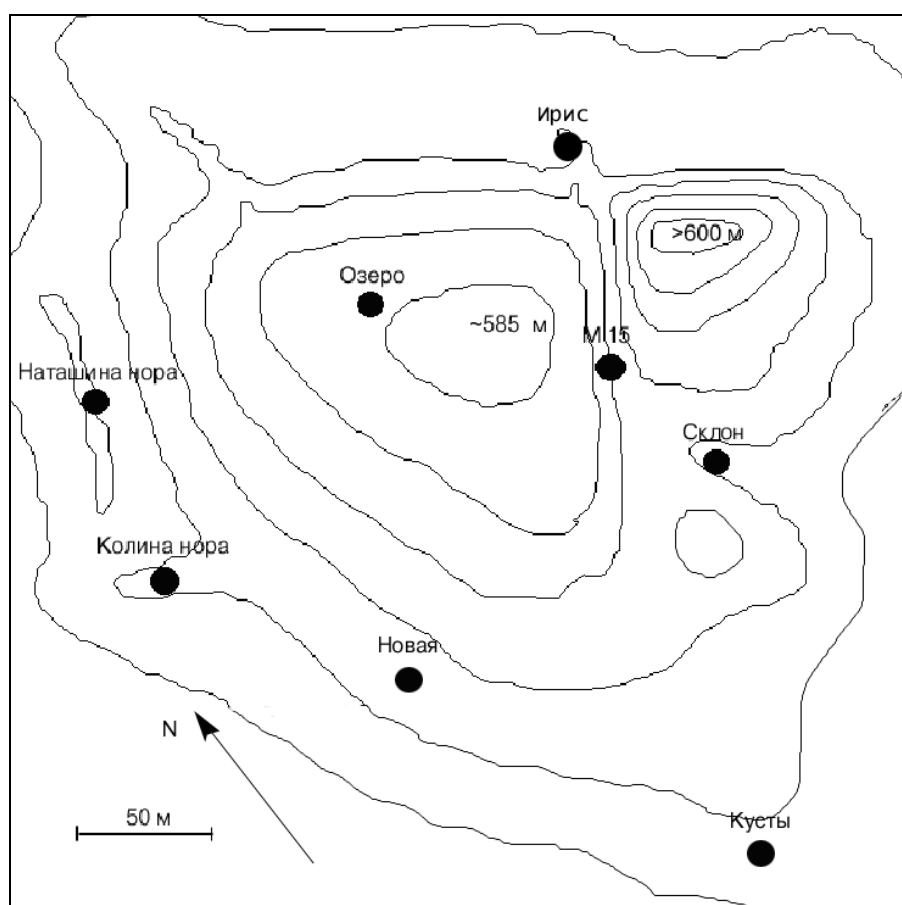


Рис. 1.15. Взаимное расположение участков

Наташина нора-Г

Колония расположена в небольшом распадке с глубокой ложбиной, являющейся продольной осью колонии. Верхняя часть колонии расположена на северном склоне небольшого возвышения (угол подъема – приблизительно 15° , при высоте холма 7 м). Нижняя часть колонии размещена на плато. На колонии произрастают одиночные сосны. Вся ложбина занята густыми зарослями крапивы. Большая часть колонии покрыта разнотравной растительностью высотой менее 30 см. В колонии можно выделить две части, разделенные расстоянием около 20 м. Расстояние до ближайшей колонии — 70 м.

Колына нора-Г

Эта колония также приурочена к небольшой складке местности. Большая часть колонии размещена на склоне северной экспозиции невысокого холма (угол наклона — 20° , общая высота — 10 м). Часть колонии расположена в понижении, но не в узкой ложбине, как в Наташиной норе-Г, а шириной приблизительно 5 м. На территории находится очень большой валун, интенсивно используемый пищухами и в качестве укрытия, и как высокая точка, с которой зверьки осматривают окрестности. Растительность на колонии представлена полидоминантным злаково-караганниковым сообществом с редкими куртинами крапивы. Высота растительного покрова не превышает 25-30 см. Крупных деревьев и кустов на колонии нет. Расстояние до ближайшей колонии — 100 м.

Склон

Это значительное по площади поселение пищух с большим количеством отверстий нор. Колония расположена на юго-западном склоне в средней части обширного полого возвышения (угол наклона — 5° , общая высота — 100 м). На колонии имеется несколько сгущений высокой растительности, образованных кустарниками: шиповником, караганой и боярышником. Остальная часть территории покрыта разнотравной растительностью высотой 20-30 см с разбросанными куртинами злаков высотой 40-50 см. На колонии

много довольно крупных камней, используемых пищухами в качестве укрытий. В непосредственной близости от колонии (в 70 м) располагаются очень значительные по площади заросли караганы, густо заселенные даурскими пищухами.

Озеро

Эта колония расположена близ искусственно создаваемого водоема, посредине плато. Поверхность колонии очень ровная, с выступающими небольшими камнями. Растительность редкая, но довольно высокая — 40-50 см. Высокой кустарниковой растительности нет, но злаки образуют довольно густые и высокие заросли в некоторых частях колонии. Плотные куртины образованы ирисом. Расстояние до ближайшей колонии — 85 м.

М-15

Эта колония расположена в ложбине — неглубоком извилистом овраге, идущем с юга на север. Дно ложбины довольно просторное — около 2-4 м, заросшее кустами караганы и зарослями крапивы. Склон восточной экспозиции ложбины довольно крутой — около 60° , склон западной экспозиции — пологий и плоский — около 10° . В некоторых местах выступают скальные обнажения. На склоне восточной экспозиции расположены довольно плотные и высокие заросли злаков. Основная часть отверстий нор расположена в нижней, северной части. В верхней, южной большинство нор очень коротких, простого строения. Расстояние до ближайшей колонии — 70 м.

Время наблюдений

Наблюдения проводили на колониях, когда все их обитатели были помечены, либо когда там не стояли живоловки, в светлое время суток в часы активности зверьков на поверхности: в июне-июле утром с 4 ч до 9 утра, вечером с 19 до 23 ч, в августе утром с 6 ч до 10 утра, вечером с 18 до 22 ч, в сентябре — октябре утром с 8 ч до 12 ч, вечером с 16 ч до 20 ч.

Способ организации наблюдений

Визуальные наблюдения вели с помощью бинокля 12X. Наблюдения вели, чередуя методики «наблюдения за фокальным зверьком» и «временных срезов» (Altmann, 1973). Наблюдения за фокальными животными вели по 15 мин за каждым зверьком. По методу временных срезов наблюдатель раз в две минуты регистрировал номера зверьков, находящихся на поверхности участка наблюдений, их местоположение и тип активности. В случае, если участок был большим и/или на нем обитало много зверьков, то либо наблюдения вели несколько человек, разделив заранее территорию участка между собой, либо один исследователь вел наблюдения поочередно за секторами, на которые предварительно был поделен участок. Порядок чередования фокальных зверьков и секторов для наблюдения определяли заранее по таблице случайных чисел. При отсутствии зверька на поверхности регистрировали этот факт и переходили к следующему по списку объекту. После каждого зверька переходили на 10 минут к методу временных срезов.

Выделяли следующие типы активности: 1) кормление; 2) комфортное поведение; 3) отдых; 4) сидение; 5) перемещение; 6) контакты. Взаимодействия зверьков регистрировали по принципу «все случаи», стараясь записывать детали структуры действий и их продолжительность.

В анализе было использовано 2740 часов наблюдений.

Методы анализа данных

Границы участков описывали эллипсами, аппроксимирующими двумерное распределение на плоскость с помощью программы «Ellips», разработанной А.Т. Терехиным, В.Ю. Румянцевым, А.А. Никольским (1995). Аппроксимация учитывает статистический характер двумерного распределения и дает возможность изобразить границы участков с любой заданной вероятностью. В данной работе выбрали вероятность, равную 95%. Это означает, что в пределах территории, ограниченной эллипсом, данную особь можно встретить с вероятностью 95%.

4.2. Звуковая коммуникация

В настоящем исследовании проанализированы данные, собранные в естественном поселении даурских пищух в Хурумшинской популяции, в летне-осенние периоды 1990–1993 и 1995 гг. (около 3500 ч наблюдений). Отдельные исследования проводились там же и позднее, в 1997, 2003, 2004, 2006 и 2013 гг., а также во всех остальных исследованных популяциях.

Сбор материала

Для описания репертуара звуковой коммуникации, встречаемости типов сигналов у разных зверьков и в разных ситуациях использовали данные детальнейших наблюдений, проводимых по методикам, указанным для главы 4.

Для анализа суточной и сезонной динамики частоты издавания звуковых сигналов использовали также данные детальнейших наблюдений и данные, собранные специально. На большой площадке наблюдений размерами в местности Хурумша были выбраны три точки, находясь в которых, опытные наблюдатели регистрировали все слышимые ими звуковые сигналы пищух, указывая тип сигнала, время и место, откуда сигнал подается. Такого рода наблюдения проводили круглосуточно не менее 8 раз в месяц.

Анализ

Для анализа сезонной изменчивости частот исполнения песен и трелей (циканья не использовали из-за их несомненной связи с уровнем возбуждения зверьков в связи с повышением опасности) рассчитывали среднее количество типов на один час наблюдений в день. Из расчетов исключали первые 20 минут после прихода наблюдателя на колонию пищух. Весь период наблюдений по каждому году разделили на 15-дневные блоки, на основе которых были сформированы выборки частот вокализаций. Так как распределение частот оказалось статистически отличным от нормального, то сравнение выборок провели по непараметрическому критерию Манна-Уитни (Mann-Whitney U-test) при помощи пакета Statistica 6.0.

При анализе суточной изменчивости, чтобы учесть сезонную, весь период наблюдений был поделен на шесть 15-дневных блоков: 1-я половина мая, 1-я и 2-я половины июня и июля, 2-я половина августа 1995 г. Анализ суточной изменчивости проводился внутри этих блоков. Сутки были разделены на 30-минутные периоды, для каждого из которых подсчитывалось количество песен, трелей и циканий. Значения частот сравнивали попарно между всеми 30-минутными периодами по критерию Манна—Уитни, поскольку распределение данных в выборках существенно отличалось от нормального.

Для исследования индивидуальной специфики сигналов были сделаны записи песен 5 индивидуально помеченных самцов (на колониях Кусты, Склон, Ирис, Новая и Озер) на магнитофон Sony TC-D5M (частотный диапазон 5—20000 Гц) через динамический узконаправленный микрофон Realistic (диапазон до 15000 Гц). Микрофон устанавливали в 5—10 м от регулярного места пребывания вокализирующего зверька. На четырех колониях (Склон, Ирис, Новая, Озеро) записи были проведены в период с 20 июля по 15 августа 1995 г., на колонии Кусты в период с 20 мая по 10 июня 1995 г. Самец с определенной ушной меткой с колонии Кусты не был обнаружен на площадке исследований в июле-августе, но не является ли он кем-то из 4 помеченных позже самцов, сказать невозможно.

Из сонограмм песен (не менее 20) для каждого зверька-исполнителя были сформированы выборки следующим образом: всем нотам одного типа (длительностью более 56 мс, рис. 1.16) были присвоены номера.

Затем по таблице случайных чисел выбрали по 10 нот для каждого зверька, сформировав «обучающую» выборку. Опять же с помощью таблицы случайных чисел сформировали «контрольную» выборку, в которую включили по 10 нот для каждого индивидуально опознаваемого зверька и 6 нот из песен, записанных на тех же колониях, но когда авторство песен не было точно установлено (всего 46 нот).

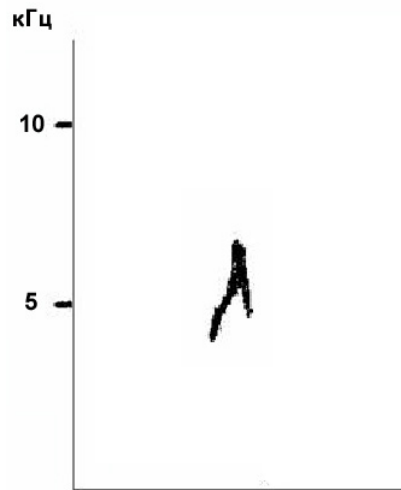


Рис. 1.16. Сонограмма типа звука песен, использованного в анализе индивидуальной изменчивости

Кроме того была создана выборка «нерасклассифицированная» (Клекка, 1989), куда вошли 10 нот, выбранных случайным образом из песен самца с колонии Кусты. Каждая нота была описана 8 переменными – значениями основной частоты, измеренной с интервалом 8 мс. Для выявления индивидоспецифичности выбранных звуков мы использовали дискриминантный анализ (статистический пакет STATISTICA 6.0 for Windows, модуль Discriminant Analysis). В качестве группирующей переменной использовали колонии.

ГЛАВА 2. МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДАУРСКОЙ ПИЩУХИ ПОПУЛЯЦИЙ ЮГО-ЗАПАДНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ

В настоящее время существует ряд современных методов исследования изменчивости млекопитающих (Лебедев и др., 1998), однако традиционным методом до сих пор является краниометрия. Работы по краниометрии млекопитающих по черепам, как правило, хорошо иллюстрируют как внутри-, так и межпопуляционную изменчивость (Ventura et al., 1998; Aragon et al., 1998; Дупал, 2000; Пузаченко, 2001а, б; Renaud et al., 2003; Monteiro et al., 2003; Окулова и др., 2004). Это обстоятельство явилось определяющим, когда мы выбирали метод исследования.

Различия между подвидами даурской пищухи (см. Гл. 1) основаны в основном на морфометрических признаках, преимущественно особенностях черепа и окраски, для некоторых форм и общих размеров тела. Данные, базирующиеся на основе современных молекулярно-генетических методов, получены лишь в конце 90-х гг. XX в – первое десятилетие XXI в. (Yu et al., 2000; Yang et al., 2008). Большинство вышеуказанных изменений в статусе ряда подвидов даурской пищухи — результат применения этих методов.

Широкое распространение номинативного подвида даурской пищухи, *O. d. dauurica*, обеспечивается столь же широким распространением оптимальных для ее местообитания степных биотопов, которые в Монголии и на самом юге Бурятии и Забайкальского края не имеют существенных естественных границ в виде крупных рек и горных хребтов с лесными массивами на их площади. Эти биотопы, в частности, в Монголии распространены и на южном макросклоне хр. Хэнтэй, что в многолетнем плане дает основание для смешивания популяций бассейнов р. Селенги и Керулена. Однако на этом пространстве даурская пищуха обитает преимущественно в полынно-злаковых, полынно-лапчатковых и крупнозлаковых фитоценозах с участием караган и ириса, избегая, с одной стороны, разнотравные степи, пойменные луга и лугостепи, а с другой,

низкотравные сухие степи с сильнокаменистой почвой и незакрепленные пески (Соколов и др., 1994). В этих местах пищухи выбирают участки с большей влагообеспеченностью почв, а значит и с более высокой продуктивностью растений, как на склонах, так и в днищах распадков, что создает возможность и более надежного обустройства нор, и запасаения стожков (Кучерук и др., 1980; цит. по: Соколов, 1994). Эти участки расположены мозаично, что ограничивает возможности расселения. Малочисленны пищухи и на выровненных участках, как в низкотравных, так и разнотравных вариантах степей, здесь их поселения заселены по сезонам неравномерно (Проскурина и др., 1985; Соколов и др., 1994). На северной периферии ареала мозаичность благоприятных для пищух биотопов усиливается развитием участков, занятых сосновыми и сосново-лиственничными лесами на склонах гор и березово-лиственничными колками в припойменных заболоченных участках; наличие здесь крупных и многоводных рек, таких как Селенга, Ингода и др., несомненно, препятствует их расселению — даже в зимнюю межень ширина этих рек слишком велика, чтобы зверьки могли беспрепятственно их пересекать.

Условия полупустынных ландшафтов в Монголии и смежных частях Китая являются препятствием для расселения и других видов пищух, именно поэтому ареал там разбит на отдельные участки по долинам рек и в районе озер. При этом пищухи явно избегают участков с высокой засоленностью почв, как, например, в Котловине Больших Озер. Существенными барьерами являются также возделываемые участки, особенно в Китае. Обычно пищухи на них не селятся, предпочитая их окраины, откуда они лишь проникают на поля. Долина р. Хуанхэ с Шаньсийскими горами являются северным и восточным барьерами для подвида *O. d. bedfordi*, ниже по течению, а также южнее, на хр. Циньлин, степной биом исчезает, что и определяет естественную границу ареала всего вида.

В условиях такого неравномерного распределения благоприятных для обитания участков, при том что на всем ареале виду свойственны

значительные многолетние колебания численности, могут возникать ситуации, когда прежняя популяция (или субпопуляция) может оказаться в критическом для выживания состоянии и впоследствии, либо на этой, уже опустевшей территории заселятся пришельцы, либо остатки прежней популяции пройдут через «бутылочное горлышко», после которого может устойчиво измениться фенотип. В последнем случае есть смысл говорить, что возникли предпосылки для формирования нового таксона.

В настоящее время не выявлены морфологические признаки, универсальные для выявления различий между популяциями даурских пищух. Вероятно, что различия выявляются в комплексе признаков, но неизвестно, почему состав признаков в этих комплексах варьирует. Предполагается (Бобаль, 2001), что для номинативного подвида многие проблемы определения таксономического статуса связаны с высокой индивидуальной изменчивостью, однако нельзя утверждать, что этот принцип не действует у других подвидов. Возможно, здесь надо искать иные причины, в частности здесь может играть роль фактор времени, но этот вопрос до сих пор плохо проработан, во многих работах анализируются популяции без указания времени сбора данных.

К предположению о том, что между популяциями даурских пищух существует не только пространственная, но и временная изменчивость, мы пришли при предварительном изучении черепов даурских пищух из Кудара-Сомона в 1998 г., которые оказались явно крупнее черепов сборов М.А. Ербаевой в этих же местах в 1962 г. (Ербаева, личное сообщ.).

Нами была предпринята попытка оценить степень морфометрических различий в популяциях даурских пищух, чтобы уточнить, какие признаки будут больше изменяться между одновозрастными популяциями, а какие — между разновозрастными популяциями одного и того же локалитета.

Целью, таким, образом, мы определили анализ межпопуляционной изменчивости у даурских пищух с учетом как пространственных (регионального и локального), так и временного (многолетнего) аспектов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам факторного анализа из 21 признака (табл. 2.2) для t -распределения при использовании метода центроидов было отобрано 8, оказывающих наибольшее влияние на распределение по первой канонической переменной: общая длина черепа (О.Д.Ч.); кондилобазальная длина черепа (К.Д.Ч.); длина лицевого отдела черепа (Д.Л.О.); длина резцового отверстия (Д.Р.О.); длина слухового барабана (Д.С.Б.); длина нижней челюсти (Д.Н.Ч.), длина носовых костей (Д.Н.К.) и ширина скуловых дуг (Ш.С.Д.). При использовании метода главных компонент в число отобранных добавлялись также: по первой канонической переменной — максимальная высота черепа в области слухового барабана (М.В.Ч.), высота нижней челюсти (В.Н.Ч.) и длина диастемы верхней челюсти (Д.В.Д.), а по второй — длина твердого нёба (Д.Т.Н.).

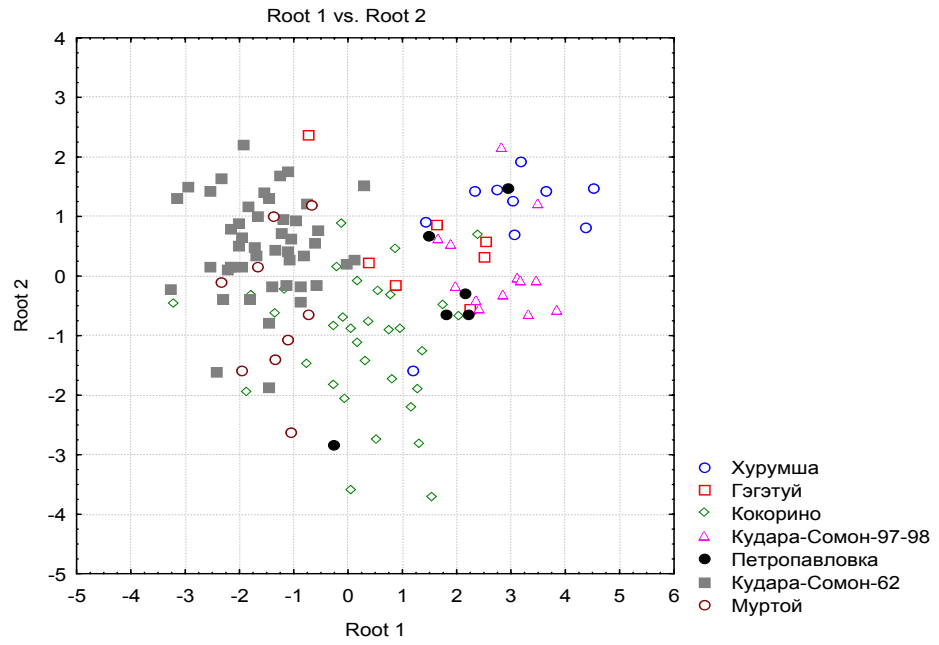
Средние значения и значения стандартных отклонений признаков для 11 областей сборов приведены в табл. 2.1.

Проведенный после этого на выборке с отобранными признаками (по Бурятии) дискриминантный анализ показал, что на скаттер-диаграмме выделяются приблизительно 3 группы, одна из них соответствует нашим сборам 1997-1998 г. (точки Хурумша, Гэгэтуй, Кудара-Сомон, Петропавловка), другая — сборам 1973 г. (точка Кокорино) и третья, соприкасающаяся с предыдущей, — сборам М.А. Ербаевой 1962 г. (точка Кудара-Сомон). Однако с последней из точек почти полностью накладываются данные по точке Муртой (рис. 2.1а). Дискриминантный анализ по 7 тувинским точкам обнаружил только одну группу, но разброс данных от центров осей канонических переменных по некоторым точкам, например Эрзин, Нарын, с одной стороны, и Торгалык, дата сборов в которой (1962 г.) отличается от всех остальных (1968-73 гг.), достаточно велик (рис. 2.1б).

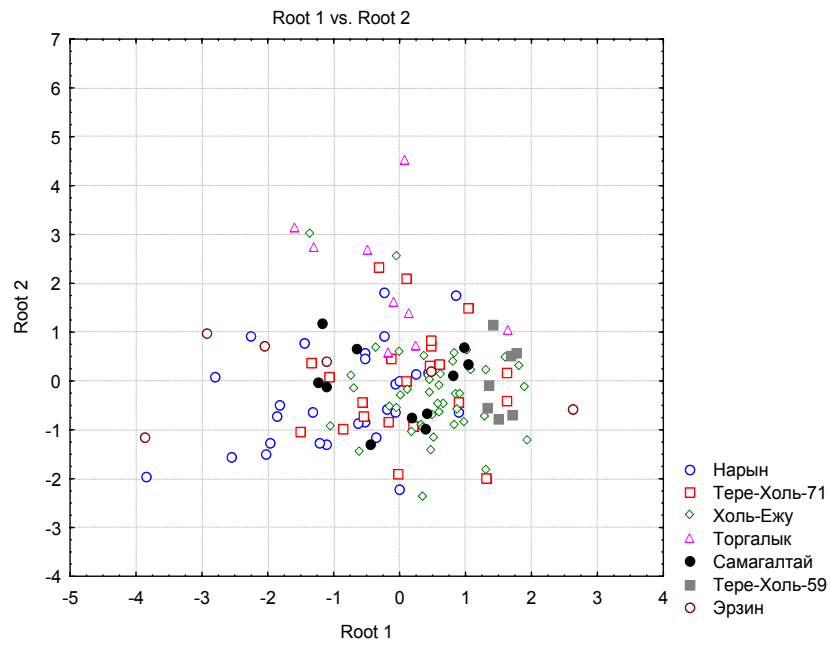
Таблица 2.1

Средние значения и значения стандартных отклонений краниометрических признаков по местам сборов

Места сборов	Алтай (1967)	Бурятия-90 (без КС)	Бурятия-70	Тува-70	Тува-60	Заб. край	Бурятия-60	Бурятия-20	Тува-50	Бурятия-90 (КС)	Монголия
Признаки											
Общая длина черепа	4,335 ± 0,228	4,335 ± 0,180	4,292 ± 0,262	4,184 ± 0,226	4,069 ± 0,195	4,220 ± 0,088	4,305 ± 0,143	4,273 ± 0,142	4,366 ± 0,098	4,401 ± 0,206	4,321 ± 0,086
Кондилобазальная длина черепа	4,258 ± 0,298	4,231 ± 0,186	4,263 ± 0,307	3,990 ± 0,230	4,011 ± 0,218	4,103 ± 0,093	4,084 ± 0,138	3,880 ± 0,270	4,184 ± 0,095	4,366 ± 0,225	4,106 ± 0,072
Длина лицевого отдела черепа	1,949 ± 0,092	1,970 ± 0,097	1,927 ± 0,119	1,875 ± 0,112	1,848 ± 0,101	1,878 ± 0,045	1,956 ± 0,063	1,928 ± 0,084	1,966 ± 0,032	2,046 ± 0,088	1,953 ± 0,044
Длина резцового отверстия	1,159 ± 0,080	1,135 ± 0,059	1,145 ± 0,109	1,060 ± 0,097	1,047 ± 0,082	1,128 ± 0,032	1,160 ± 0,053	1,128 ± 0,087	1,143 ± 0,040	1,153 ± 0,076	1,165 ± 0,037
Длина слухового барабана	1,350 ± 0,058	1,328 ± 0,082	1,354 ± 0,065	1,335 ± 0,082	1,318 ± 0,080	1,318 ± 0,055	1,360 ± 0,046	1,324 ± 0,039	1,436 ± 0,046	1,350 ± 0,058	1,361 ± 0,052
Длина нижней челюсти	2,939 ± 0,157	2,868 ± 0,136	2,915 ± 0,154	2,868 ± 0,173	2,849 ± 0,158	2,857 ± 0,080	2,935 ± 0,088	2,908 ± 0,123	2,988 ± 0,118	2,892 ± 0,135	2,985 ± 0,042
Длина носовых костей	1,568 ± 0,054	1,509 ± 0,075	1,509 ± 0,122	1,486 ± 0,110	1,457 ± 0,093	1,473 ± 0,062	1,556 ± 0,06	1,503 ± 0,099	1,596 ± 0,046	1,498 ± 0,073	1,590 ± 0,062
Ширина черепа в области скуловых дуг	2,135 ± 0,119	2,089 ± 0,067	2,083 ± 0,088	2,025 ± 0,089	1,990 ± 0,099	2,044 ± 0,059	2,027 ± 0,072	1,987 ± 0,102	2,057 ± 0,062	2,155 ± 0,078	2,070 ± 0,045



а



б

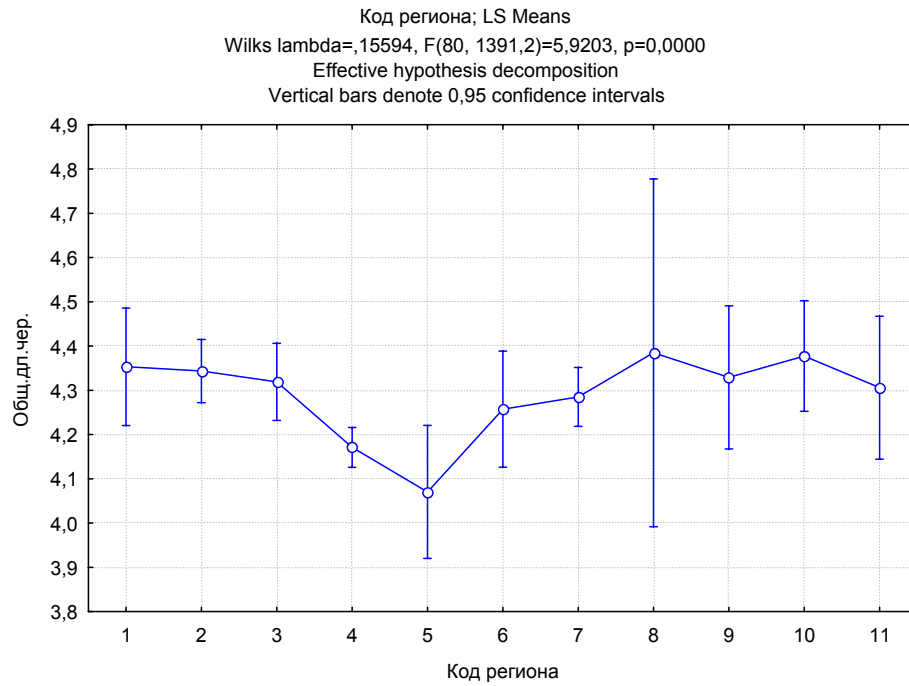
Рис. 2.1. Скаттер-диаграммы разброса данных по точкам сборов:

а — Бурятия, б — Тува

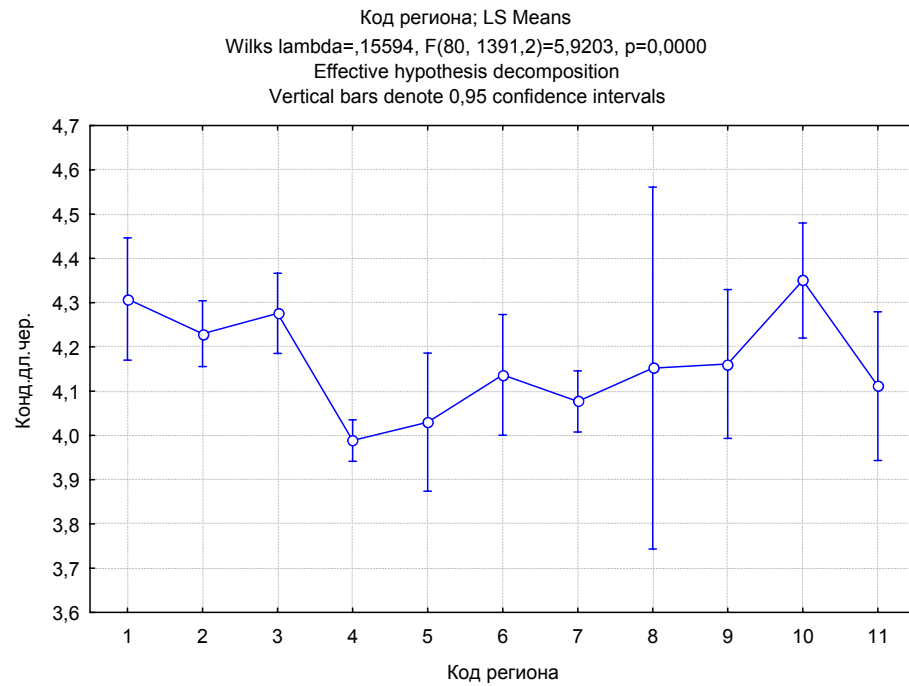
Данные по остальным точкам достаточно равномерно группируются у центров осей. Наконец, дискриминантный анализ данных по случайно выбранным точкам из всех географических областей выявил две четко обособленные группы лишь для тех точек, по которым имелся достаточно большой массив данных. В целом процедура выявила четкое разделение выборки по временному признаку лишь для данных по Бурятии. Однако хоть и нечетко, но такое разделение существует и в других (тувинских) данных. Поэтому мы здесь внутри региона проводим разделение выборок по времени.

По результатам двухфакторного дисперсионного анализа было обнаружено, что половые различия достоверно ($P=0,000238$) несущественны (критерий Уилкса $\lambda = 0,822548$; $F = 2,809$), что позволило нам не включать данные по полу в последующие анализы. На графиках дисперсии между сборами по различным признакам четко видно, что почти по всем тувинские сборы дали материал с наименьшими промерами (рис. 2.2а-з). Коды областей сборов (регионов) см. в обозначениях.

Проведенный анализ выявил существенные различия в морфометрии пищух на региональном, так и на временном уровне. У пищух из Бурятии (90-е гг.) большинство краниометрических признаков крупные: это как общие признаки (О.Д.Ч., К.Д.Ч., Ш.С.Д.), так и частные (Д.Л.О. и Д.Р.О.), по которым они достоверно хорошо отличимы, например, от пищух из Тувы сборов конца 60-х – I половины 70-х гг. ($P<0,005000$) и, за исключением К.Д.Ч., по которой данные недостоверны, — от пищух сборов 1962 г. (точка Торгалык) или за исключением Д.Р.О. (по той же причине) — от пищух из Забайкальского края. В более отдаленных по времени сборах (например, в Туве 1959 г., Тере-Холь) достоверными выступают различия с нашими сборами уже по совсем другим признакам: Д.С.Б. и Д.Н.К. Почти по всем признакам (исключая О.Д.Ч. и Д.С.Б.) достоверны различия по нашим сборам и сборам М.А. Ербаевой (Кудара-Сомон, 1962 г.).

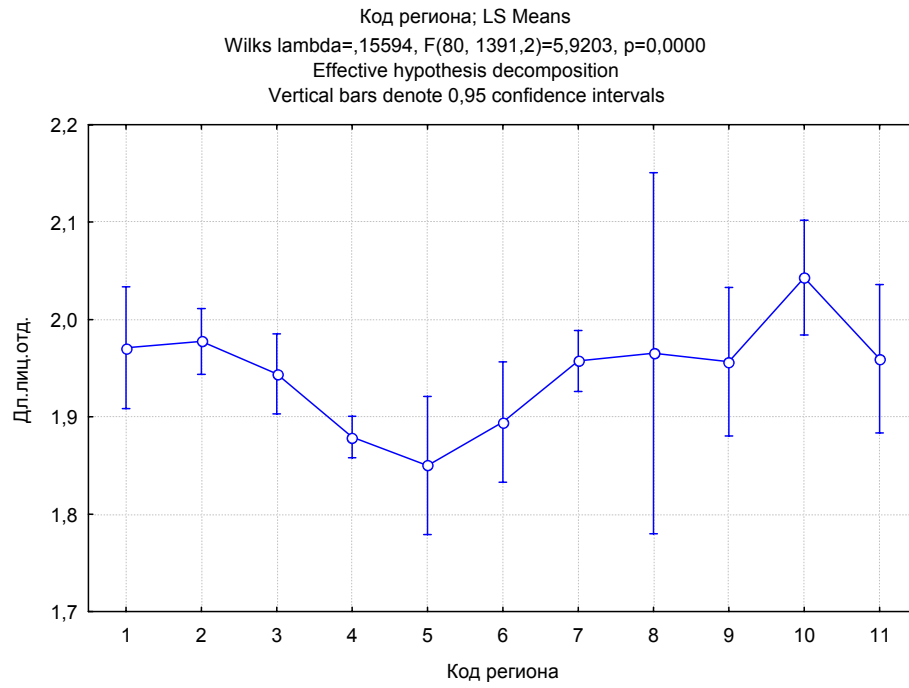


а

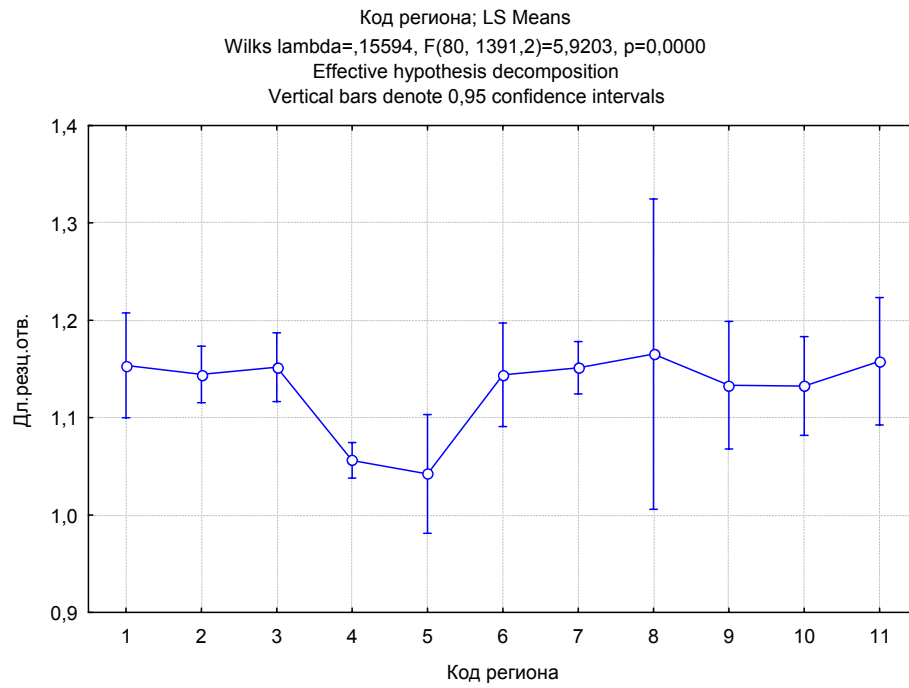


б

Рис. 2.2. Вариации краниометрических признаков даурских пищух по результатам дисперсионного анализа. Обозначения кодов регионов: 1 — Алтай, 2 — Бурятия-90 (без КС), 3 — Бурятия-70, 4 — Тува-70, 5 — Тува-60, 6 — Забайкальский край, 7 — Бурятия-60, 8 — Бурятия-20, 9 — Тува-50, 10 — Бурятия-90-КС, 11 — Монголия

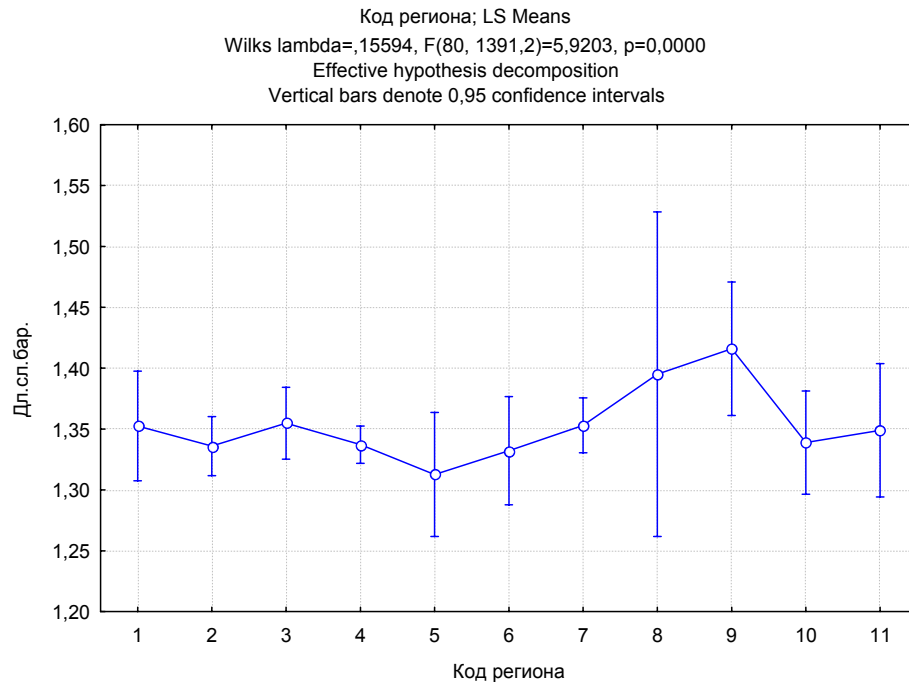


В

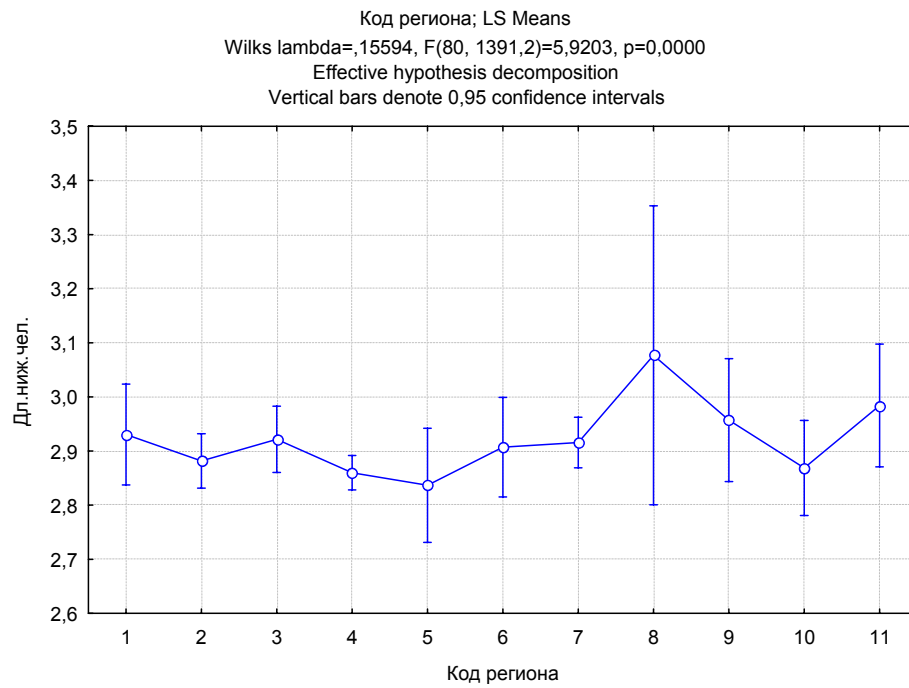


Г

Рис. 2.2 (продолжение). Обозначения см. выше

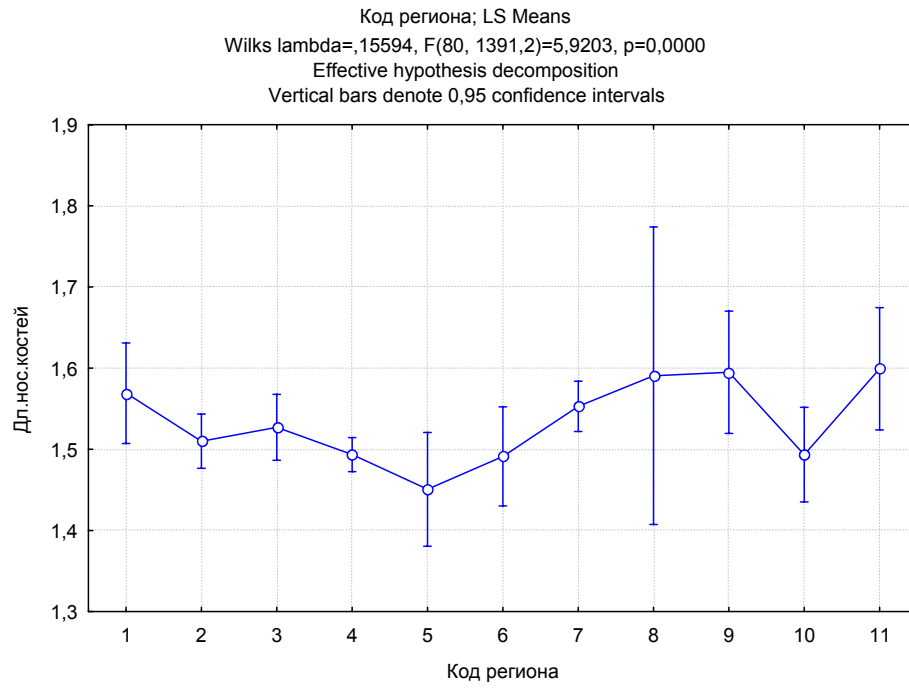


Д

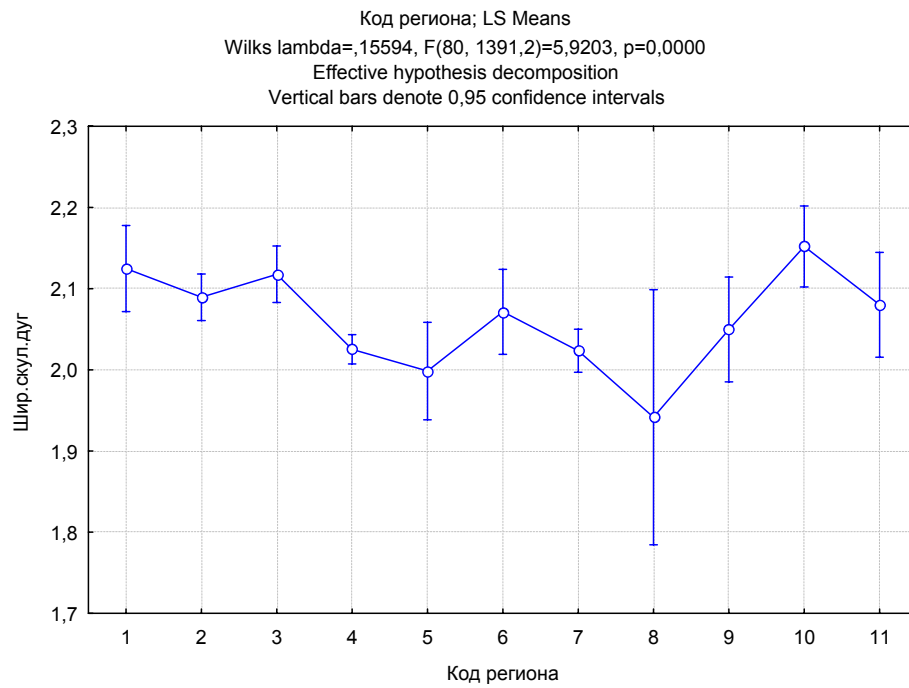


е

Рис. 2.2 (продолжение). Обозначения см. выше



Ж



3

Рис. 2.2 (окончание). Обозначения см. выше

При этом половина из оставшихся признаков, обычно общие, имеют достоверно более крупные значения (К.Д.Ч., Д.Л.О. и Ш.С.Д.) в наших сборах 1997-1998 г., а другая половина, в основном частные (Д.Р.О., Д.Н.Ч. и Д.Н.К.) — в сборах М.А. Ербаевой.

Такое своеобразное сочетание величин этих признаков в наших сборах из Кудара-Сомона побудило меня выделить их в отдельную группу, отличную от остальных наших сборов.

Ш.С.Д. — единственный признак, по которому черепа из наших сборов достоверно отличимы от черепов из Бурятии сборов 20-х гг. XX в. (Кяхта). Этот же признак, наряду с К.Д.Ч., достоверно отличим между сборами 70-х и 60-х гг. Достоверных отличий наших данных с данными из Кокорино (1973 г.) не обнаружено, как и с данными из Алтая, но прослеживаются те же тенденции, что и при сравнении наших сборов и сборов М.А. Ербаевой (1962 г.), например, черепа из Кокорино (1973 г.) имеют достоверно большую Д.С.Б. ($P=0,000917$) по сравнению с некоторыми черепами наших сборов (точка «Хурумша») и, вероятно, с черепами из Кяхты (сборы 20-х гг. XX в.).

В Алтае как общие, так и частные признаки черепов пищух крупные и, видимо, близки по размерам к таковым из Бурятии как наших сборов, так и сборов из Кокорино (данные почти по всем признакам недостоверны). При сравнении с другими, более ранними сборами из Бурятии достоверно различается лишь Ш.С.Д. (по сравнению со сборами М.А. Ербаевой 60-х гг. также К.Д.Ч.). От всех остальных сборов: забайкальских (вместе с Д.Л.О. и Д.Н.К.), монгольских и особенно тувинских по всем сборам этот же признак достоверно ($P<0,001$) и устойчиво отличает алтайские черепа. Со сборами из Тувы 60-х гг. таким же достоверно хорошо отличимым признаком является Д.Р.О., а со сборами из Тувы 70-х гг. также К.Д.Ч. ($P<0,01$), Д.Л.О. и Д.Н.К. ($P<0,05$).

Сборы из Монголии (района с. Тавшрулэх) характеризуются черепами несколько менее крупными, чем с Алтая и большинства сборов из Бурятии (70-е и 90-е годы), причем в сравнении с последними из сборов

вышеуказанная особенность (большая величина частных и меньшая — общих признаков) достоверно проявляется по Д.Н.Ч., с одной стороны, и К.Д.Ч., с другой, а по сравнению с нашими сборами в Кудара-Сомоне также соответственно по Ш.С.Д. и Д.Л.О. Однако монгольские черепа по большинству признаков хоть и незначительно, но крупнее по всем признакам, чем черепа из сборов М.А. Ербаевой 1962 г., правда, достоверный признак лишь один — Д.Н.Ч. По сравнению с забайкальскими сборами по этому признаку (а также по Д.Л.О. и Д.Н.К.) они уже достоверно заметно крупнее. Сравнение с тувинскими находками 70-х и 60-х годов сборов выявило другой достоверно и устойчиво изменчивый признак — Д.Р.О. ($P < 0,005$), при сравнении со сборами 70-х гг. добавляются и другие признаки с достоверными различиями — К.Д.Ч., Д.Н.Ч. и Д.Н.К., а со сборами 60-х гг. — только О.Д.Ч. Вероятно, черепа из Тувы 50-х годов в целом крупнее, чем монгольские, но достоверных данных нет. Поскольку монгольская точка — самая южная из обследованных и находящаяся близко уже к южным границам ареала даурской пищухи, можно условно говорить о проявлении правила Аллена.

Черепя пищух из Забайкальского края (3 точки, все из окрестностей Торейских озер) значительно меньше: от черепов сборов 90-х гг. они достоверно отличаются по Д.Л.О. ($P < 0,005$), Ш.С.Д. ($P < 0,01$), О.Д.Ч. и К.Д.Ч. ($P < 0,025$), от алтайских и черепов из Бурятии 70-х гг. — достоверно только по двум последним признакам. С другими сборами (кроме сборов из Бурятии 20-х гг.) их устойчиво различают Д.Л.О. и Д.Н.К., причем эти признаки у читинских также мельче, за исключением многих тувинских.

Пищухи из Тувы, как ранее указывал А.Э. Бобаль (2001), характеризуются в целом минимальными по величине признаками; характерны наиболее резкие отличия от пищух большинства регионов (Алтай, Бурятия) по Д.Р.О., Ш.С.Д., Д.Л.О. и К.Д.Ч. (P часто $< 0,005$), достоверные отличия по другим признакам, как правило, реже и слабее ($P \sim 0,01-0,05$); исключения из этой схемы редки. Д.Л.О. сохраняет свое значение

и в сравнении тувинских черепов с черепами из Монголии и Забайкалья. Лишь черепа из сборов у Тере-Холь в 1959 г. имеют свою специфику, где на первый план выступает Д.С.Б. Эти черепа вообще оказались очень крупными, мало уступающими черепам из алтайской точки и близкими к черепам из многих точек Бурятии: по Д.С.Б. они достоверно больше ($P=0,005$) черепов из точек сборов 1973 г. на 0,88 мм, а по сравнению с черепами сборов 1962 г. они достоверно ($P<0,004000$) больше чем на 1 мм.

Таким образом, как в Туве, так и в Бурятии имеют место внутривидовые различия на временном (многолетнем) уровне. Наибольшие различия обнаружены между популяциями в одних и тех же точках, но по времени сборов отстоящие друг от друга на 20-30 лет. Особенно показателен пример в Кудара-Сомоне, где именно в наших сборах имеются одни из самых крупных черепов, в то время как черепа 1962 года заметно мельче (Старков и др., 2005). Учитывая такие вариации в многолетнем аспекте, а также замечание Н.М. Окуловой с соавторами (2004), что условия формирования черепа у животных могут быть различными в разные годы, тезис о меньшей величине промеров черепа у тувинских пищух (Бобаль, 2001) выглядит сомнительно и нуждается в новых данных из региона и их анализе.

На основе сказанного, на наш взгляд, можно выделить 3 размерные группы по регионально-временному градиенту:

1. Крупные и очень крупные: Бурятия сборов 90-х (Кудара-Сомон), Алтай, Тува сборов 1959 г.
2. Средние или близко к средним: Монголия, Бурятия сборов 1962 и 1973 гг.
4. Мелкие или близко к мелким: Забайкальский край, Тува сборов конца 60-х – начала 70-х гг и сборов 1962 г.

С целью проверки данной гипотезы мы провели кластерный анализ средних значений (метод одной связи, евклидовы расстояния) по всем сборам, материал из которых участвовал в предшествующей обработке

($n=11$), по отобранным 8 признакам. В результате массив данных оказался разбит на 2-3 кластера (рис. 2.3), соответствующих выделенным нами размерным группам, за вычетом таких выпадающих сборов, как наши сборы в Кудара-Сомоне и очень неполной выборки из района Кяхты 20-х гг. XX в. Кластеры примерно можно определить как:

1. Крупные. Сюда входят два подкластера:
 - а. Крупные и очень крупные (сюда входят сборы из большинства бурятских точек 90-х и 70-х гг. и алтайские), дистанция связи = 0,0975.
 - б. Близкие к средним (сюда входят сборы из Бурятии 1962 г., Тувы 1959 г. и Монголии), дистанция связи = 0,12.
2. Мелкие (сюда входят сборы из Забайкальского края и Тувы 70-х и 60-х гг.), дистанция связи = 0,146-0,17.

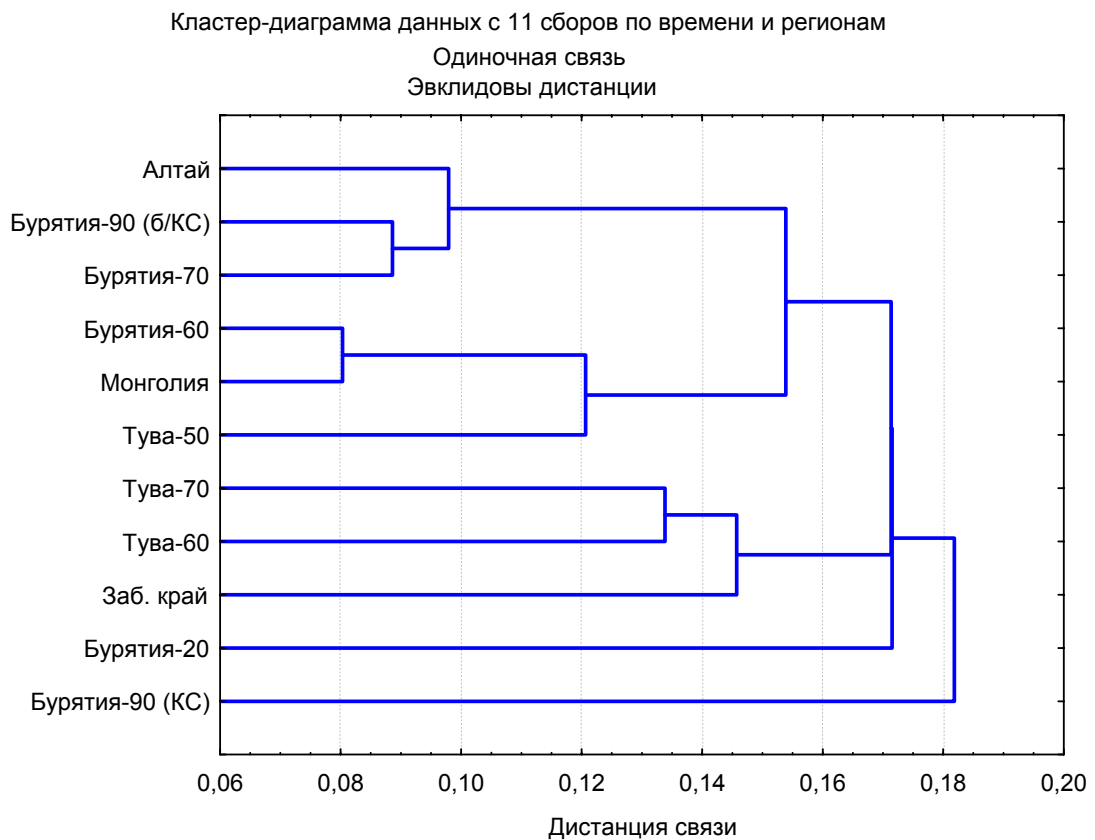


Рис. 2.3. Кластер-диаграмма данных по времени и регионам

Судя по графику амальгамации (рис. 2.4), подразделение кластеров достоверно (критическая дистанция связи $\sim 0,170$).

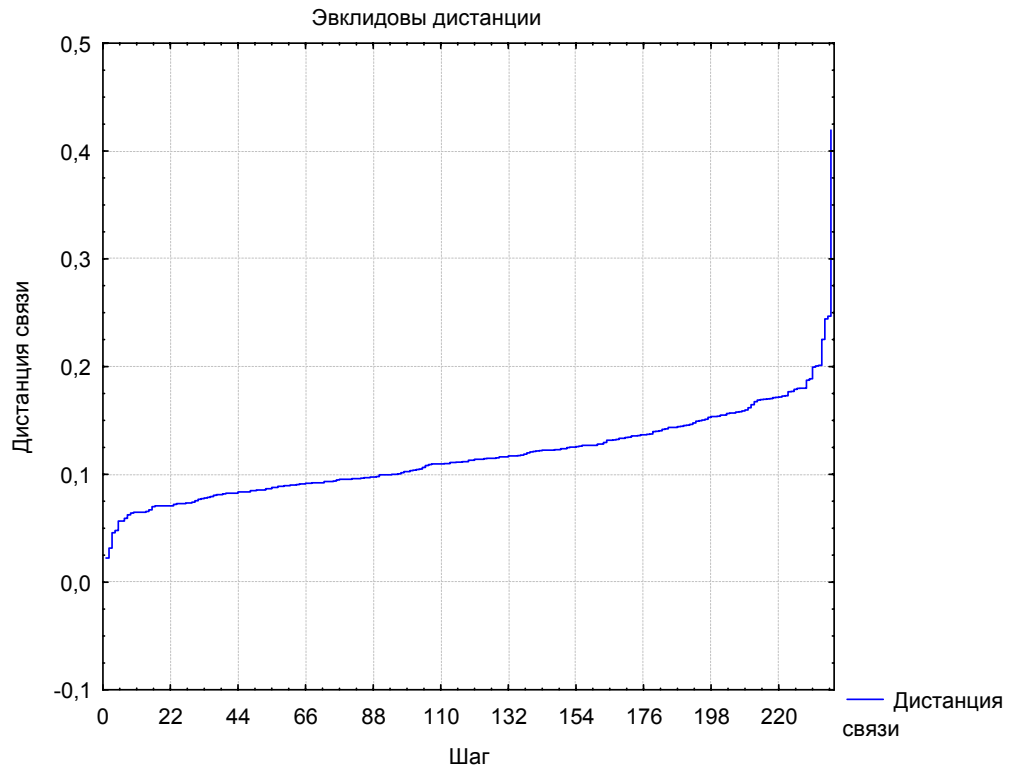


Рис. 2.4. График амальгамации

Разбиение, таким образом, достаточно точно соответствует общеразмерным признакам. Однако ранее (Старков и др., 2005) был отмечен ряд частных несоответствий: например, из наших сборов точка «Хурумша» попала в разряд кластера «крупные», хотя по многим частным признакам (особенно по Д.С.Б.) она уступает точке «Кударя-Сомон» сборов 1962 г. Внутри сборов из Забайкальского края каждая из читинских точек тоже существует некоторая обособленность, хотя и не достоверно.

Судя по статистическим данным, мелкие пищухи сборов 60-х гг. в Туве отделены от потенциально сильнее связанных с монгольской частью ареала пищух сборов 70-х гг. с несколько более крупными черепами, что может говорить об интенсивно идущем в Туве процессе дробления ареала на изоляты, или дивергенции генофондов. Такого рода дробление ареала

вероятно и в Бурятии, например между метапопуляциями, обитающими у крайних пределов распространения («Хурумша» сборов 90-х гг. — «Кокорино» сборов 70-х гг.), либо изолированных от других метапопуляций (даже по одному времени сборов, как видно на примере точки «Кудара-Сомон») различными преградами: непригодными для обитания пищух биотопами, территориями с интенсивной деятельностью человека и особенно крупными водоемами, такими как р. Селенга, Хилок, Чикой (точки у с. Кудара-Сомон) и оз. Гусиное. Многие реки в Бурятии характеризуются быстрым течением, низкой температурой воды и широким руслом. Зверьки теоретически могут пересекать их только по льду с ноября по март или начало апреля, но дальних перемещений в этот период года пищухи, как правило, не совершают (неопубл. данные). Кроме того, изолирующими факторами являются горно-лесные преграды с мозаикой степных и лесных биогеоценозов и локально расположенные антропогенные ландшафты, но их роль, вероятно, меньше.

По современным представлениям, небольшие изолированные популяции, между которыми поток генов ограничен, дивергируют за счет естественного отбора и дрейфа генов (Hartl and Clark, 1989). С учетом высокой сменяемости поколений (по нашим данным, размножение у самок пищух начинается в возрасте 3 месяцев), можно предполагать, что изоляция популяций даже на сравнительно короткие промежутки времени может приводить к дрейфу генов и значительной генетической дифференциации (Дамбуева, личн. сообщ.).

Параллельные исследования, проведенные нами в 1997–1998 г. в точках «Хурумша», «Кудара-Сомон», «Гэгэтуй» и др. (1998, 2000, 2003, 2004) с целью изучения акустического репертуара даурской пищухи, также выявили различия между метапопуляциями в Бурятии по ряду частотно-временных параметров. Так, все основные частотные показатели (начальная, максимальная и конечная частоты) в точке «Кудара-Сомон» оказались

достоверно выше таковых в других точках, что также может указывать на большую изоляцию пищух из данной географической точки.

Существенные различия в краниометрии между точками у окраинных частей ареала в Туве также, как и в Бурятии, объясняются, на наш взгляд, водными преградами: точка «Торгалык» (сборы 1962 г.) у подножия хр. Танну-Ола, в которой размеры черепа минимальные даже по сравнению с другими тувинскими точками, изолирована от других популяций акваторией оз. Убсу-Нур и реками, впадающими в него с севера (типичные для них обитания в этом месте прерываются горно-таежными или полупустынными), средним течением р. Тес-Хем и ряда притоков с быстрым и относительно постоянным потоком (при ширине русла до 100 м). Таким образом, реки и другие водоемы — сильный изолирующий фактор, что видно на примере американских пищух (*Ochotona princeps*) в Скалистых горах США, у которых наблюдается дивергенция акустического поведения (Conner, 1983).

К югу от оз. Убсу-Нур, уже на территории Монголии, расположены обширные полупустынные (в т. ч. песчаные) равнинные ландшафты, обычно малопригодные для обитания даурских пищух (Соколов и др., 1994), поэтому, видимо, есть смысл говорить о более значительной изоляции вообще всех метапопуляций из Убсу-Нурской котловины и севернее от основного ареала, не случайно (Соколов и др., 1994; Бобаль, 2001) местные пищухи выделены в особый подвид *O. d. latibullata*. Возможно, как нами было ранее отмечено по пищухам из Бурятии, это связано также с флуктуациями границ заселенности, в частности вымиранием в отдельных участках ареала и их повторным заселением, с такими сопутствующими явлениями, как эффекты «основателя» и «бутылочного горлышка» (Старков и др., 2005).

С другой стороны, обращает внимание и то, что в многолетнем срезе как в Бурятии (обе точки у с. Кудара-Сомон), так и в Туве (точки у оз. Терехоль) были отмечены совершенно разные тренды размеров признаков. Отчасти это может объясняться демографической ситуацией во время

сборов: в разные фазы жизненного цикла (т.е. при высокой либо низкой численности), как уже указывалось, череп может иметь различные размерные характеристики. По-видимому, это свойственно многим островным метапопуляциям, особенно расположенным на расстоянии от географических окраин ареала.

По сравнению с метапопуляциями непосредственно на границах ареала, где значение естественных либо антропогенных барьеров возрастает, а смешение геномов ограничено, изоляция между метапопуляциями в глубине ареала, где более вероятен привнос новых генов, обычно не такая резкая. Это хорошо видно на примере черепов пищух из многих точек Бурятии. К сожалению, из-за относительной немногочисленности данных по Алтаю мы не вправе проводить параллели между этим и вышеуказанными регионами; заметим лишь, что в отсутствие сильного антропогенного пресса на природу и больших водных преград природные условия, очевидно, здесь более благоприятны для нормального обитания и расселения даурских пищух, а высокогорно-степные ландшафты для них преградой не являются; так, по данным Н.И. Фирстова (1957; цит. по: Конева, 1983), на Алтае даурская пищуха обычна не только в днище Чуйской котловины (1500–2000 м н.у.м.), но наряду с другими степными видами относится к числу наиболее многочисленных видов мелких млекопитающих у перевалов пограничного хр. Сайлюгем на высотах 2500–3000 м. Поскольку и на смежных с Алтаем и Бурятией частях территории Монголии распространен сходный горно- или холмисто-степной характер ландшафтов, с данной точки зрения можно предположить, что, в отличие от Тувы, черепа пищух как бурятских, так и алтайских популяций должны иметь больше общих черт между собой, а значит, и с черепами из основной, монгольской части ареала.

Отсутствие достоверных различий по промерам черепа между читинскими точками может свидетельствовать об относительном многолетнем постоянстве ландшафтно-биотопической картины этого в значительной степени равнинного региона: из-за неблагоприятных

сельскохозяйственных условий около Торейских озер (например, засоление почв) воздействие человека на окружающую среду менялось мало, а многолетние амплитуды колебаний уровня воды озер иногда приводят к их пересыханию (Атлас Забайкалья, 1967), что также способствует контакту зверьков и устойчивой передаче признаков по поколениям.

Таким образом, роль различных краниометрических признаков в дифференциации популяций (или метапопуляций) неодинакова; некоторые из них, такие как Д.С.Б., могут сильно варьировать между пространственно близкими популяциями.

Другим наиболее широко распространенным признаком, различающим черепа из многих различающихся как пространственно, так и по времени сборов, является Ш.С.Д.

Хорошо различающимися признаками являются также К.Д.Ч. и Д.Л.О.; вариации в Д.Р.О. и Д.Н.К. достоверны главным образом между сборами с очевидно большой разницей в общих размерах черепов; роль О.Д.Ч. и Д.Н.Ч. в различении популяций в основном случайна.

Наиболее крупными черепами обладают пищухи из ряда внутренних точек Бурятии и с Алтая; наиболее мелкими — из многих сборов в пределах Тувы и из Забайкальского края; размеры черепов в остальных точках промежуточные.

В Туве процесс дробления единой популяции даурской пищухи выражен наиболее ярко, подобные тенденции также существуют в Бурятии, все они проявляются как в пространственном, так и во временном аспектах, в разных сочетаниях отдельных краниометрических признаков.

Следует, однако, учитывать, что размеры черепов в выборках далеко не всегда отображают реальные морфологические особенности и что они могут зависеть от фазы численности в данное время. Данные о численности известны только в наших сборах и в сборах М.А. Ербаевой (Ербаева, личн. сообщ.). По другим точкам сборов таких данных нет.

Этот вопрос требует дальнейшей проработки.

В целом для более точной интерпретации полученных данных необходимо вовлечение в массив репрезентативных данных по большему числу точек из Алтая, Читинской области, Монголии и Китая, что, несомненно, даст гораздо более надежную интерпретацию результатов и будет способствовать отбору наиболее адекватных статистических методов исследования процессов, протекающих в популяциях мелких наземных млекопитающих, а также привлечение молекулярно-генетических исследований.

ВЫВОДЫ

1. Краниометрическая дивергенция даурских пищух в Юго-Западном Забайкалье проявляется как в пространственном, так и во временном аспектах, причем именно в последнем случае наблюдаются наибольшие различия.

2. Наиболее вариабельными признаками, достоверно различающимися между популяциями в Юго-Западном Забайкалье, являются длина слуховых барабанов, ширина черепа в области скуловых дуг, кондилобазальная длина черепа и длина лицевого отдела черепа.

ГЛАВА 3. ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ДАУРСКОЙ ПИЩУХИ

На территорию Бурятии ареал даурской пищухи заходит узким северным выступом (Соколов и др., 1994), повторяя очертания степных биоценозов в регионе. Находясь на периферии ареала, сталкиваясь с неблагоприятными условиями среды, даурская пищуха занимает определенные участки обитания. При этом даже чисто визуально вид в условиях Юго-Западного Забайкалья обитает в несвойственных ему в других частях ареала очень открытых местообитаниях (Н.А. Формозов, личн. сообщ.). В связи с этим она характеризуется рядом особенностей в строении нор, характере питания и суточной активности.

Даурская пищуха — типичный вид-норник. Как и ее ближайшие родственники, черногубая, ганьсуйская и некоторые другие виды пищух, она устраивает многочисленные норы, которые служат пищухам, в условиях недостатка или отсутствия иных убежищ, защитой от неблагоприятных факторов среды и хищников, а также местом рождения и выкармливания потомства. Отечественных работ, в которых приводится описание нор даурских пищух, сравнительно немного (Фетисов, 1936, 1937, 1942; Московский, 1956; Некипелов, 1935, 1954; Швецов, Московский, 1961, Хабаева, 1975; Матурова и др., 1977 и др., Борисова и др., 2001). Наши знания о значении нор как для жизнеобеспечения самих пищух, так и для существования самого биоценоза, в настоящее время пополнились работами российских (Дмитриев, 2006) и зарубежных исследователей (Zhong et al., 1982; Smith et al., 1990; Kawamichi et al., 1997; Wang et al., 2001; Komonen et al., 2003; Zhong et al., 2008 и др.).

Знание цикла суточной активности позволяет определить не только тоже его место в экосистеме, но и понять пределы климатической ниши вида, выявить размах приспособляемости вида к климатическим условиям среды.

Точных количественных данных по суточной наземной активности даурских пищух нет. В работе мы исследовали этот важный аспект экологии вида в ходе сплошных суточных наблюдений за индивидуально распознаваемыми зверьками.

Знания о питании вида необходимы для понимания и интерпретации экологических взаимосвязей вида: экологических ниш, конкуренции, сосуществования (Greene, Jaksic, 1983; Jones, Barmuta, 1998; Vieira, Port, 2007), влияния вида на экосистемы (Bourliere, 1985; Covich et al., 1999; Garcia et al. 2009; Cantor et al., 2010). Эти знания также необходимы для действий по сохранению того или иного вида (Rawlins, Handasyde, 2002; Leiner, Silva, 2007; Lessa, Costa, 2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1. Местообитания даурской пищухи

3.1.1. Экологические требования пищух к местообитаниям

Анализ факторов с помощью метода общих линейных моделей показал следующие результаты:

1. Для группы факторов «рельеф» было показано, что крутизна поверхности площадки достоверно влияла на наличие норных отверстий ($F=7,161904$, $p=0,007872$). Такие категориальные факторы, как экспозиция склона $F=1,113$, $p=0,353$, уровень расположения площадки в пространстве $F=2,624$, $p=0,074$ и их совместное влияние $F=0,777$, $p=0,734$ недостоверно.
2. Для группы факторов «почва» было показано, что каменистость почвы, плотность почвенного покрова по отдельности оказали влияние на наличие норных отверстий, но влияние недостоверно ($F=0,128$, $p=0,721$; $F=1,010$, $p=0,295$ соответственно). Достоверное

влияние оказал количественный фактор – мощность почвенного покрова ($F=6,331203$ $p=0,012365$), а также комплекс категориальных факторов (плотность почвенного покрова и механический состав) $F=5,740927$, $p=0,017163$.

3. Для группы факторов «наличие на поверхности естественных укрытий» было показано, что каменистость поверхности площадки оказывает достоверное влияние на наличие норных отверстий даурской пищухи ($F=15,38799$, $p=0,000108$).

Таким образом, анализ факторов с помощью метода общих линейных моделей выявил, что на плотность норных отверстий основное влияние оказали такие факторы, как крутизна поверхности площадки ($F=7,161904$, $p<0,007872$), мощность почвенного покрова ($F=6,331203$ $p<0,012365$), плотность почвенного покрова и его механический состав ($F=5,740927$, $p<0,017163$), а также каменистость поверхности площадки ($F=4,26281$, $p<0,039784$).

Для сравнения фактора «крутизна поверхности площадки» рассматривалось 5 градаций: очень пологие, пологие, крутые, очень крутые и обрывистые (табл. 3.1).

Таблица 3.1

Сравнение плотности норных отверстий относительно разной крутизны поверхности площадки

(здесь и далее — с помощью критерия Манна—Уитни)

Сравниваемые пары	N группы 1	N группы 2	Ранговая сумма 1 группы	Ранговая сумма 2 группы	p-level
Очень пологие – пологие склоны	70	125	6420,00	12690,00	0,227862

Продолжение таблицы 3.1

Сравниваемые пары	N группы 1	N группы 2	Ранговая сумма 1 группы	Ранговая сумма 2 группы	p-level
Очень пологие – крутые склоны	70	67	5463,00	3990,00	0,006418
Очень пологие – очень крутые склоны	70	39	4014,50	1980,50	0,298401
Очень пологие – обрывистые склоны	70	19	3265,00	740,00	0,218934
Пологие – крутые склоны	125	65	13604,50	4923,50	0,000027
Пологие – очень крутые склоны	125	39	10884,00	2646,00	0,027288
Пологие – обрывистые склоны	125	19	9388,00	1052,00	0,054678
Крутые – обрывистые склоны	67	19	2857,50	883,50	0,552965
Очень крутые – обрывистые склоны	39	19	1171,00	540,00	0,734133

Для фактора «крутизна» были получены следующие достоверные различия (рис. 3.1):

1. плотность нор на пологих склонах достоверно больше плотности нор на крутых склонах ($p=0,000027$);

2. плотность нор на очень крутых склонах достоверно меньше плотности нор на пологих склонах ($p=0,027288$);

3. плотность нор на очень пологих склонах достоверно больше, чем на крутых склонах ($p=0,006418$).

Если ранжировать данные по плотности нор на стандартных площадках в зависимости от крутизны склона от большей к меньшей, то ряд выглядит следующим образом: пологий – очень пологий – крутой – очень крутой – обрывистый склон.

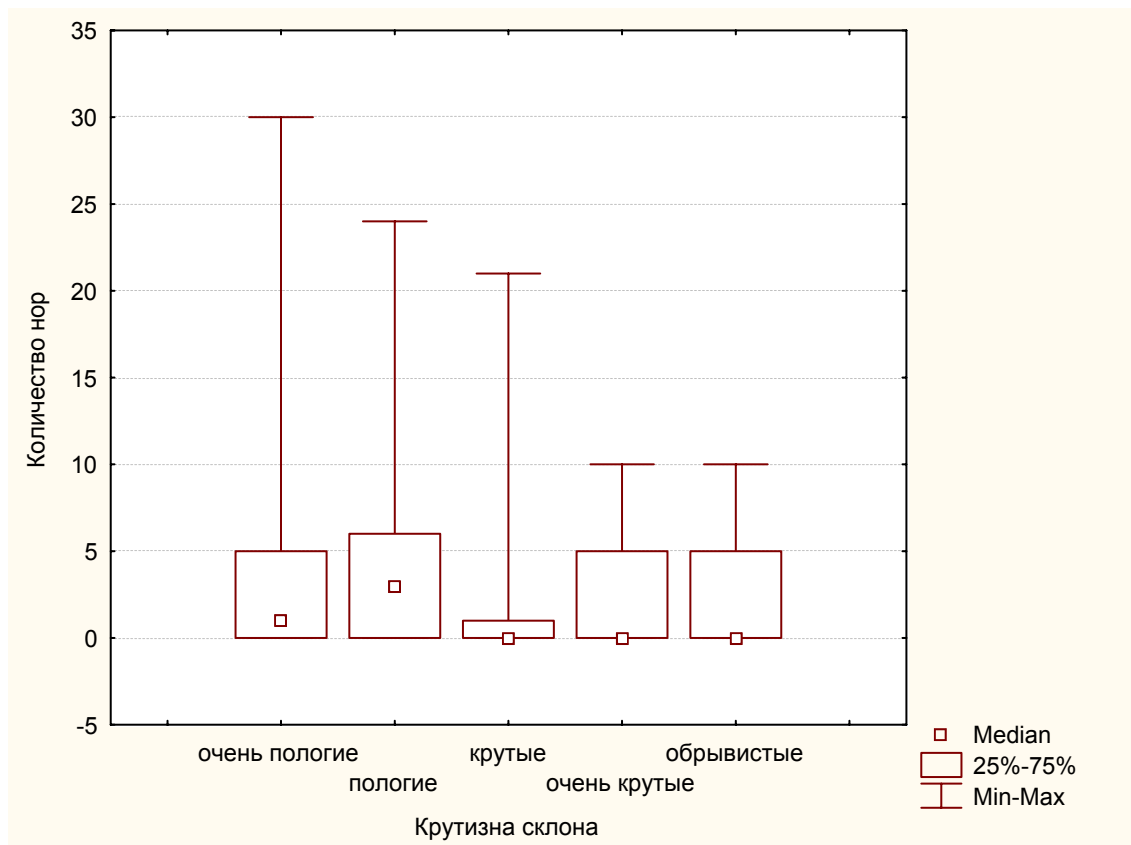


Рис. 3.1. Изменчивость количества нор на склонах разной крутизны

В анализ зависимости плотности нор от мощности почвенного покрова вошло 3 градации: маломощная (0–50 см), среднемощная (50–100 см) и мощная (100–150 см) почва (табл. 3.2).

Таблица 3.2

Сравнение плотности норных отверстий относительно разной мощности почвенного покрова

Сравниваемые пары	N группы 1	N группы 2	Ранговая сумма 1 группы	Ранговая сумма 2 группы	p-level
Среднемощная и маломощная почва	160	83	21179,00	8467,00	0,001410
Мощная и маломощная почва	65	83	6049,00	4977,00	0,000003
Мощная и среднемощная почва	65	160	8387,00	17038,00	0,018551

Плотность норных отверстий достоверно отличается во всех сравниваемых парах.

Исходя из рисунка 3.2, видно, что плотность норных отверстий увеличивается с увеличением мощности почвенного покрова.

Сравнивая механический состав почвы, было выявлено, что плотность норных отверстий в суглинистой почве достоверно меньше плотности нор в супесчаной почве (табл. 3.3, рис. 3.3).

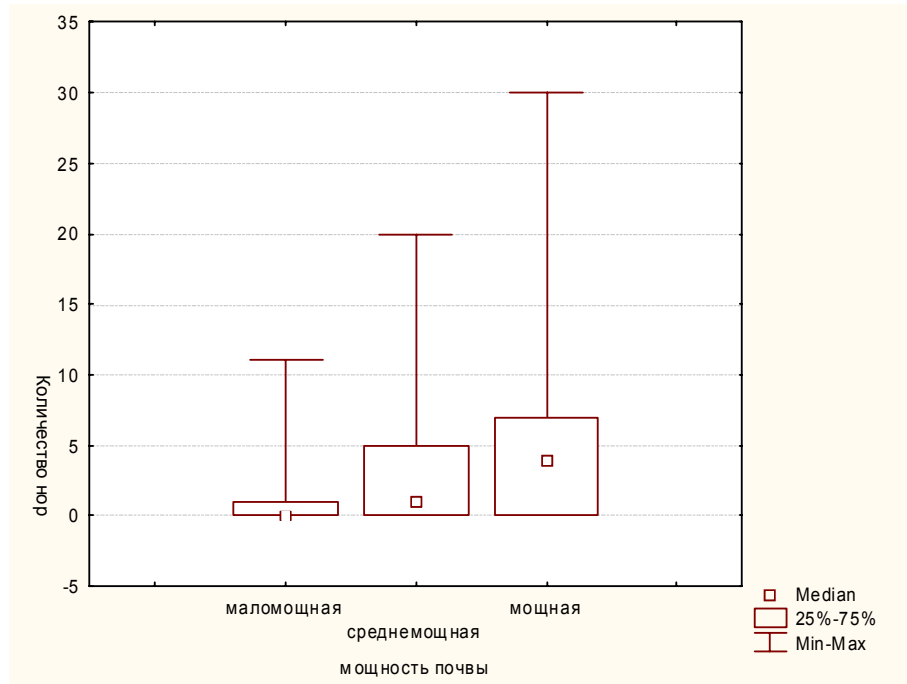


Рис. 3.2. Плотность нор на площадках с разной мощностью почвы

Таблица 3.3

Сравнение плотности норных отверстий относительно разного механического состава почвы

Сравниваемые пары	N группы 1	N группы 2	Ранговая сумма 1 группы	Ранговая сумма 2 группы	p-level
Суглинистая и супесчаная почва	154	168	29249,00	22754,00	0,000000

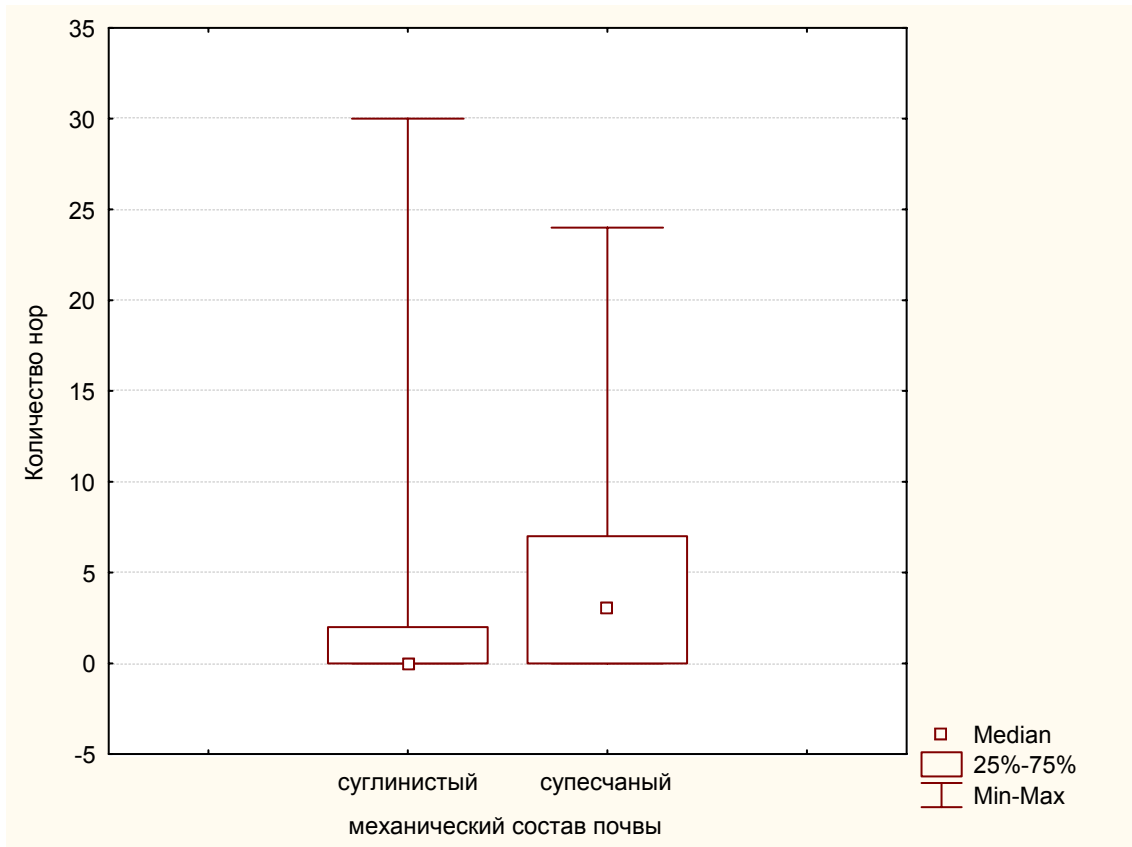


Рис. 3.3. Плотность нор на площадках с разным механическим составом
ПОЧВЫ

Плотность норных отверстий достоверно больше в супесчаной почве, чем в суглинистой ($p=0,000000$).

В анализ фактора «плотность почвы» вошли 3 градации: очень плотная, плотная и слабоуплотненная почва (табл. 3.4).

Анализ зависимости плотности норных отверстий от плотности почвенного покрова выявил следующие достоверные различия (рис. 3.4):

1. количество нор в плотной почве достоверно больше количества нор в очень плотной почве ($p=0,001716$);
2. количество нор в слабоуплотненной почве достоверно больше, чем в очень плотной почве ($p=0,000000$);
3. количество нор в слабоуплотненной почве достоверно больше, чем в плотной почве ($p=0,000004$).

Таблица 3.4

Сравнение плотности норных отверстий относительно разной плотности
почвы

Сравниваемые пары	N группы 1	N группы 2	Ранговая сумма 1 группы	Ранговая сумма 2 группы	p-level
Плотная и очень плотная почва	116	36	9597,50	2030,50	0,001716
Слабоуплотненная и очень плотная почва	166	36	18689,00	1814,00	0,000000
Слабоуплотненная и плотная почва	166	116	26586,50	13316,50	0,000004

Ранжируя плотность нор на стандартных площадках в зависимости от плотности почвы, ряд выглядит следующим образом: слабо уплотненная – плотная – очень плотная почва.

В анализ фактора «каменистость поверхности площадки» вошло 5 градации: не каменистая, слабокаменистая, среднекаменистая, сильнокаменистая и очень сильнокаменистая поверхность площадки (табл. 3.5).

Анализ зависимости плотности норных отверстий от каменистости поверхности площадки выявил следующие достоверные различия (рис. 3.5):

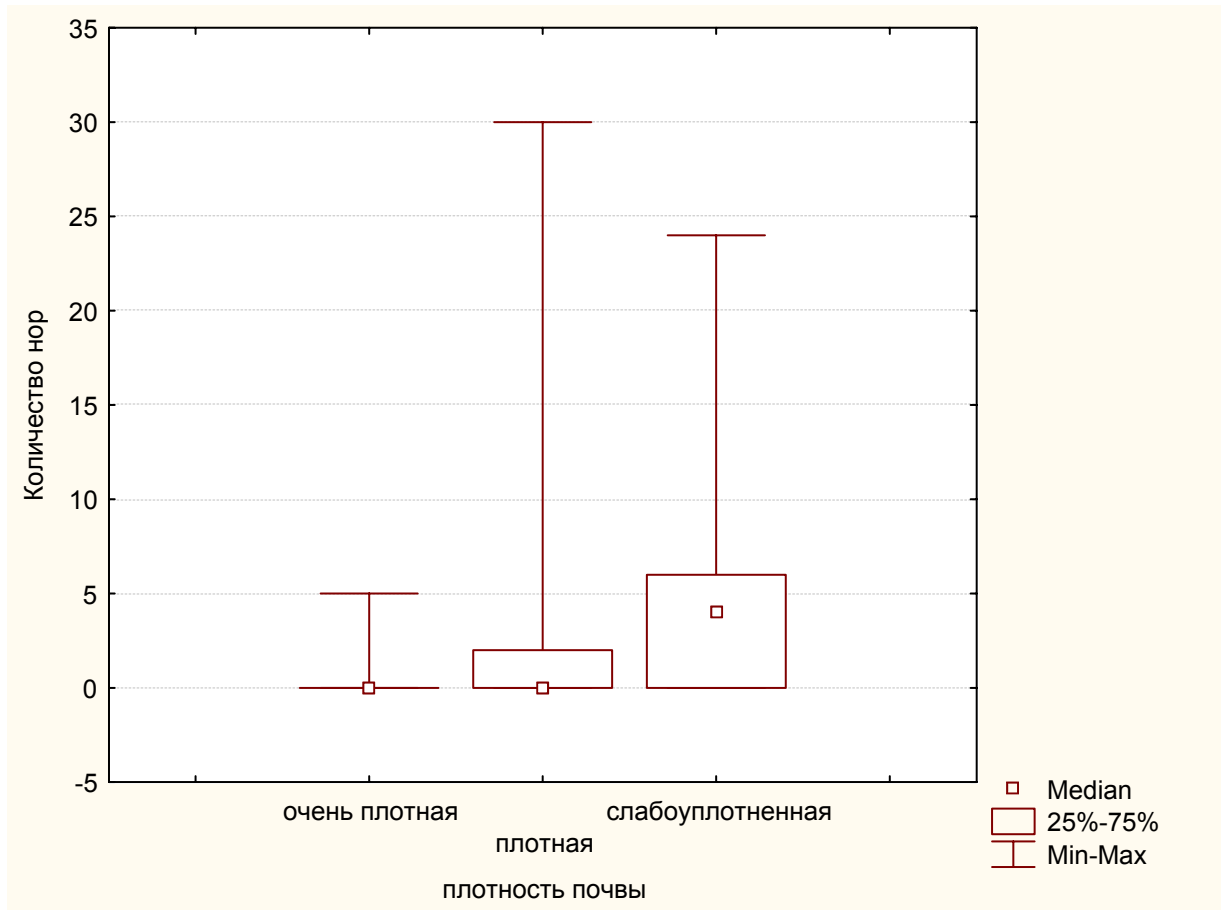


Рис. 3.4. Плотность норных отверстий на площадках с разной
плотностью почвы

1. количество норных отверстий достоверно больше на не каменистой поверхности, чем на среднекаменистой поверхности площадки ($p=0,000166$);
2. количество норных отверстий на не каменистой поверхности достоверно больше, чем на сильнокаменистой поверхности площадки ($p=0,015898$);
3. количество норных отверстий на не каменистой поверхности достоверно больше, чем на очень сильнокаменистой поверхности площадки ($p=0,004103$);

Сравнение плотности норных отверстий относительно разной
каменистости поверхности площадки

Сравниваемые пары	N группы 1	N группы 2	Ранговая сумма 1 группы	Ранговая сумма 2 группы	p-level
Некаменистая – слабокаменистая поверхность	202	31	53565,50	3695,50	0,844589
Некаменистая – среднекаменистая поверхность	202	58	26262,00	5668,00	0,000166
Не каменистая – сильнокаменистая поверхность	202	11	22094,00	697,00	0,015896
Не каменистая – очень сильнокаменистая поверхность	202	13	22440,00	780,00	0,004103
Слабокаменистая – среднекаменистая поверхность	31	58	1720,00	2285,00	0,005131
Слабокаменистая – сильнокаменистая поверхность	31	11	748,00	155,00	0,019727

Продолжение таблицы 3.5

Сравниваемые пары	N группы 1	N группы 2	Ранговая сумма 1 группы	Ранговая сумма 2 группы	p-level
Среднекаменистая – сильнокаменистая поверхность	58	11	2069,00	346,00	0,522637
Среднекаменистая – очень сильнокаменистая поверхность	58	13	2162,50	393,50	0,268022

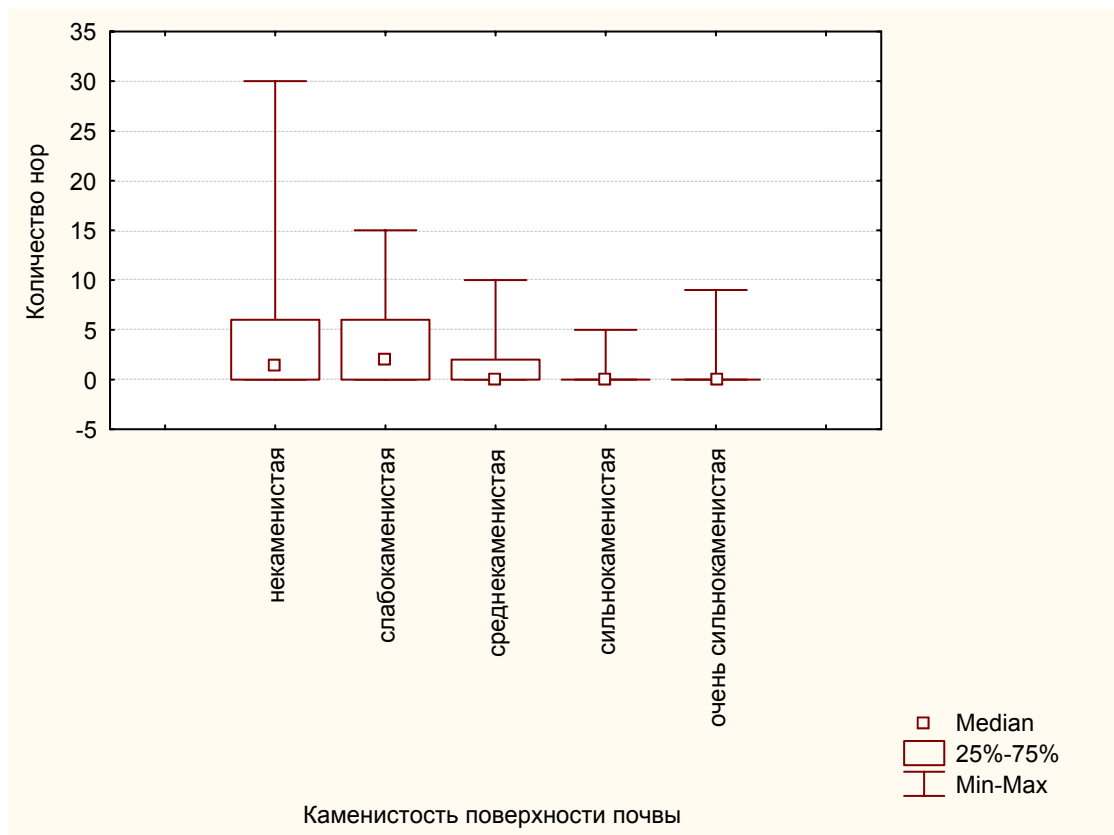


Рис. 3.5. Плотность норных отверстий на площадках с разной каменистостью поверхности почвы.

4. количество норных отверстий на слабокаменистой поверхности достоверно больше, чем на среднекаменистой поверхности площадки ($p=0,005131$);

5. количество норных отверстий на слабокаменистой поверхности достоверно больше, чем на сильнокаменистой поверхности площадки ($p=0,019727$);

6. количество норных отверстий на слабокаменистой поверхности достоверно больше, чем на очень сильнокаменистой поверхности площадки ($p=0,008696$).

Если ранжировать данные по плотности нор на стандартных площадках в зависимости от каменистости поверхности почвы от большей к меньшей, то ряд выглядит следующим образом: слабокаменистая – не каменистая – среднекаменистая – сильнокаменистая – очень сильнокаменистая поверхность почвы.

Показано, что наличие депрессий рельефа не оказывают достоверного влияния на наличие в них норных отверстий даурской пищухи ($F=1,436312$, $p=0,171553$), но достоверно существует тенденция расположения норных отверстий зверьков в высокой густой растительности ($F=4,12730$, $p=0,000000$).

3.1.2. Основные биотопы

Даурские пищухи на территории юго-западного Забайкалья встречаются на остепненных склонах гор и в межгорных котловинах. Они предпочитают селиться по депрессиям рельефа, в небольших лощинах, оврагах и понижениях. Посевов избегают, изредка встречаясь только по окраинам или на межах. Как уже указывалось, открытость их местообитаний в Забайкалье, не характерная для других участков ареала этого вида, — примечательная черта вида. По нашим данным, даурские пищухи встречаются в разных типах

степей, а также на лугах и даже в сырых заболоченных участках, в озерных котловинах в зарослях ириса. Наиболее высокая и стабильная численность характерна для караганников, которые, по-видимому, являются станциями переживания вида.

Поселения даурской пищухи в пригодных местообитаниях распределяются неравномерно, пятнами (Швецов и др., 1984). В проведенном нами исследовании показано, что колонии привязаны к таким особенностям ландшафта, как неровности рельефа, заросли кустарника, высокой травы, наличие отдельных крупных камней, т. е. расположение колоний диктуется наличием убежищ. Показано, что размещение нор не связано с присутствием отдельных видов растений или растительных сообществ. Эта зависимость подтверждается и частой встречаемостью поселений пищух в объектах антропогенного происхождения (развалины строений, культовые сооружения, свалки и т.п.), где имеются многочисленные пустоты, в которых пищухи находят себе убежища.

Численность даурской пищухи в регионе, как и на всем ареале, колеблется весьма значительно. Максимальная численность, зарегистрированная нами в сентябре 1998 г. в местности близ с. Кудара-Сомон, составляла 10.5 особи/га. В предыдущем году на этом же участке плотность достигала только 1.9 особей/га. Севернее, близ с. Хурумша, где условия обитания, по-видимому, менее оптимальны, плотность населения была ниже: на пике численности — 2.1 особи/га, а в годы депрессии — 0.3 особи/га.

В отдельных местообитаниях зверьки периодически исчезают полностью, в других сохраняются и при самой низкой численности. При подъеме численности пищухи занимают все пригодные местообитания. Однако зимняя выживаемость у пищух весьма невысока, поэтому весной они встречаются с низкой частотой и только в отдельных местообитаниях.

На зимнюю выживаемость пищух отрицательно воздействуют малое количество снега, низкие температуры, сильные ветры. Летом на

численности пищух негативно сказываются засухи, наводнения, частые в Забайкалье, и распространенные в последнее время сельскохозяйственные палы. Так, весной 1998 г. при обследовании местности Дапхар (Джидинский р-н) численность даурских пищух была около 3.6 особей/га. В июне после проведенного там пала мы обнаружили только единичных особей, сохранившихся в лощинах, которых не коснулся пожар.

По многолетним данным Читинской противочумной станции на численность даурских пищух отрицательно влияют холодная весна (чередование оттепелей с резкими похолоданиями), поздняя вегетация растений, засуха и сильные ливневые дожди летом, обильные осадки осенью, сильные и продолжительные ветры (более 10-15 м/с) зимой и осенью, слабый снежный покров зимой (Кардаш и др., 1991).

3.2. Строение нор

Полевые исследования показали приуроченность нор даурской пищухи к определенным ландшафтно-биотопическим комплексам. Норы были обнаружены в пологих (до 50) склонах разных экспозиций, подгорных шлейфах, равнинных и пойменно-террасовых ландшафтах. В склоновых экотопах, где доминируют маломощные мелкоземисто-щебнистые почвы, строение нор обычно менее сложно, а их глубина залегания незначительна. Более разветвленная как по вертикали, так и по горизонтали система подземных ходов сформирована в предгорной части сопочно-увалистых форм рельефа. Раскопки нор в равнинных и пойменно-террасовых ландшафтах мы не производили.

3.2.1. Строение нор пищух

Среди раскопанных нор нами обнаружены три морфологически различных типа согласно классификации В.В. Кучерука (1983): 1) норы без

камер — бескамерные, 2) норы с камерами для запасов без гнезда и 3) норы гнездовые с камерами для запасов (рис. 3.6, 3.7 и 3.8). Эти три типа без существенных вариаций были характерны для всех исследованных территорий.

Бескамерная нора (рис. 3.6) представляет собой сравнительно простую систему подземных ходов без расширений, с одним-двумя входными отверстиями. Часто это просто тоннель под землей на глубине 25–30 см, длиной от 0,5 до 2 м, с двумя отверстиями на поверхности. Диаметр хода варьирует от 5 до 10-12 см, в зависимости от характера грунта и максимальных размеров зверьков, живущих в норе. Протяженность варьирует от 40 до 200 м (Борисова и др., 2001). Норы этого типа чаще встречаются на окраинах колоний, в местах их кормежек; вне колоний это практически единственный тип нор.

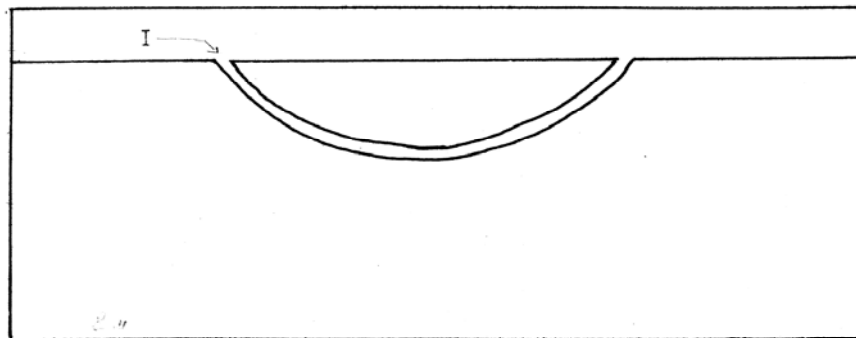


Рис. 3.6. Бескамерная нора даурской пищухи

I — отверстие норы

Норы с камерами (рис. 3.7) имеют более сложное строение по сравнению с предыдущим типом — в ходах имеются расширения, или камеры (до 7 на нору). В таких норах мы находили пучки свежей растительности, в некоторых камерах имелась подстилка из сухой травы. Нередко камеры для корма расположены вблизи входных отверстий. Глубина варьирует в зависимости от экспозиции и характера грунта: на склонах и при значительном участии каменистого материала она не превышает 40 см (Борисова и др., 2001), в понижениях она несколько выше — до 60 см.

Диаметр привходового отверстия находится в диапазоне от 5 до 20 см (верхняя граница характерна для нор, в которой ранее обитали длиннохвостые суслики или привходовые отверстия которых были по тем или иным причинам повреждены), у более глубоких ходов он обычно составляет 10 см, но могут встречаться и внекамерные расширения до 15 см. В камерах он может достигать до 20–25 см. Протяженность ходов суммарно варьирует от 3 до 5 м, из которых на боковые ходы приходится до 1,5 м, редко до 2 м. Норы этого типа могут встречаться практически на всей территории колонии, а изредка и вне ее.

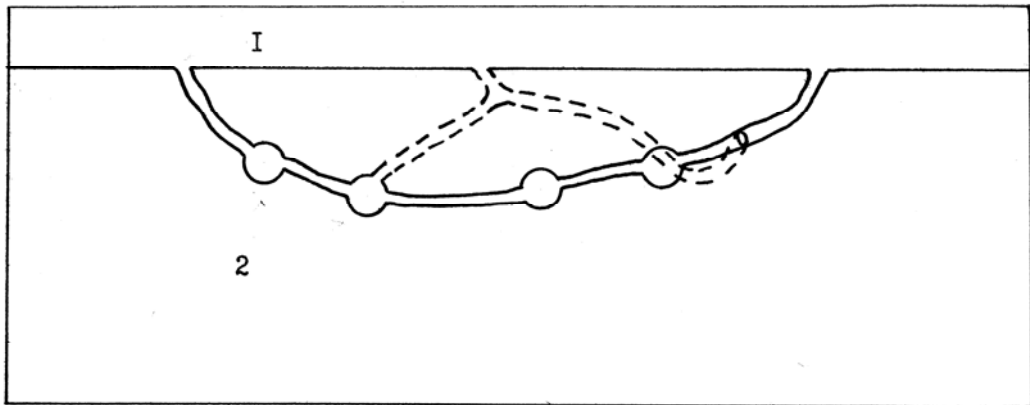


Рис. 3.7. Нора с камерами
I — отверстие, 2 — камеры с запасами

Гнездовые норы с камерами для запасов (рис. 3.8) устроены еще сложнее. Имеется до 10 входных отверстий самого разного диаметра (от 7 до 20 и более см), гнездовая камера и несколько (до 5) кладовых с запасами корма. Выстилка гнезда состоит из пуха птиц, травы и опушенных соцветий степных растений, иногда из шерсти овец. Диаметр нор практически тот же, что и у предыдущего типа, а глубина в отдельных случаях может превышать 1 м (Борисова и др., 2001), ранее были сведения о норах на глубине 1,5 м (Фетисов, 1936).

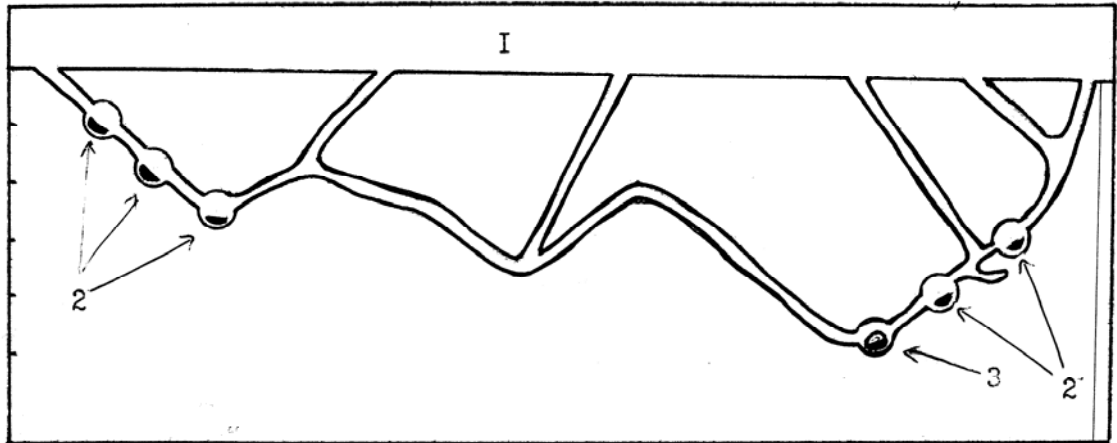


Рис. 3.8. Гнездовая нора

I — отверстие, 2 — камеры с запасами, 3 — гнездовая камера

Протяженность больше, чем у других нор, — до 9,2 м, на долю магистральных ходов приходится 5,8 м, а боковых — 3,4 м. Норы тяготеют к экологическому центру колоний, где наблюдается наибольшая активность пищух (Дмитриев, 2006). Глубина наклона нор варьирует в широких пределах, она может составлять всего 10-20° в защитных норах до 60-70° в некоторых участках выводковых нор. Угол наклона хода в магистральных ходах в среднем составляет 35° в норах как на склонах, так и в понижениях, но если на склонах крайние значения практически слабоотличимы от среднего значения, то в понижениях разброс больше — 25-50°. В боковых (особенно тупиковых) ходах наклон обычно меньше и в среднем близок к 20° (но бывают участки и с большим наклоном — до 45°).

Для убежищ, в том числе гнездовых, пищухи могут, помимо нор, использовать хорошо укрытые пустоты на поверхности земли. Гнезда, в том числе с детенышами, мы находили на земле под кучей мусора на свалке, под сваленными жердинами (Борисова и др., 2001), в утилизированных железобетонных конструкциях (наши данные).

Для выявления количественных параметров нор даурской пищухи при раскопке выявлялись магистральные (осевые) и боковые ходы. По числу магистральных ходов система подземных тоннелей делится на одно- и

двухосевые. Трехосевых ходов не отмечено. Число возможных для выделения осей свидетельствует о разветвленности и сложности системы подземных ходов.

Подземные тоннели не представляют собой строгую прямую. Число отклонений от осевой линии, так называемых колен, глубина их залегания и длина прямых участков или расстояний от одного колена до другого — важнейшие показатели горизонтального и вертикального разветвления норы и определения информационной меры сложности — энтропии. Из таблицы 1 видно, что в отдельной системе подземных ходов число колен по раскопам колеблется от 10 до 20. В системе двух осевых нор варьирование числа колен составляет 11-18.

Глубина залегания точки нижнего свода ходов разнообразна. В каштановых почвах делювиального шлейфа максимальная глубина ходов достигает 0,90 м, иногда и глубже — до 1 м и более. В средней части каменистых склонов пищухи закладывают ходы не глубже 40 см. Из имеющегося объема выборки длина подземной системы подземных ходов пищухи колеблется от 1,79 до 7,78 м. При этом длина магистральных ходов (L_M) доминирует над длиной боковых (L_6). Соотношение этих показателей ($\frac{L_M}{L_6}$) мы называем коэффициентом бокового разветвления (КБР) системы подземных ходов. Это важная характеристика ее строения.

Температурный режим. Нами были получены данные по температуре в норах. В июне на расстоянии 40 см от привходового отверстия, на глубине 20-25 см, она в среднем составила +19°C градусов, при том что над землей на высоте 7–10 см она достигала +35°C.

Функции нор. Функционально норы пищух мы разделили на следующие группы: 1) защитные, 2) кормовые и для отдыха, 3) выводковые и 4) зимовочные.

Защитные норы посещаются зверьками, как правило, на короткие отрезки времени при угрозе врагов и при неблагоприятных условиях

внешней среды — жары, ветра, дождя и т.д. Защитные функции могут нести все типы нор, характерные для пищух. Как правило, они редко постоянно заселены пищухами; в них могут находить убежище некоторые степные птицы (каменки, сорокопуты, жаворонки и др.), днем — монгольские жабы, ящурки и змеи, забегают длиннохвостые суслики.

Собственно защитных нор, имеющих бескамерное строение, больше, чем других типов нор. Так, например, 3.08.89 г., на свалке, площадью приблизительно 25 м² и высотой 60 см недалеко от шоссе нами был обнаружен зверек, который при испугивании забежал в нору, находящуюся от свалки на расстоянии 10 м. При раскопке нора имела простое строение — два входных отверстия, соединенных одним прямым подземным ходом на глубине 25 см. Там находился самец. В 1993-1995 гг., в течение обловов пищух для мечения и при последующих наблюдениях, я часто мог видеть зверька, который, забегая при перемещениях в отверстие норы, через несколько секунд выскакивал из другого. Ушные метки позволяли идентифицировать особь.

Важен и другой факт: даурская пищуха часто использует чужие норы (в качестве защитных), в частности, заброшенные норы тарбагана. Так, в июне 1989 г. в урочище Турахино Селенгинского района долина нижнего течения р. Селенги сотрудники лаборатории наблюдали пищуху, кормящуюся на заброшенной колонии тарбаганов, при нашем приближении зверек скрылся в норе, а у входа в нору мы обнаружили экскременты зверька. Между тем жилая колония пищухи находилась приблизительно в ста метрах от колонии тарбаганов. Сходную ситуацию я наблюдал в 2000 г. в Селенгинском районе на склонах Хамбинского хребта в 1998, 1999, 2000 и 2002 гг., в 2007 г. — на юге этого же района, в районе оз. Торм, а в 2012 г. — в Мухоршибирском районе, к северу от пос. Новый Заган, на склонах по левому берегу р. Сухара. В Селенгинском районе мы видели пищух и регистрировали следы их жизнедеятельности на колониях тарбаганов, которые периодически могли посещаться самими сурками. Изучая поведение даурских пищух, я отмечал,

что они соседству с тарбаганами отдают большее предпочтение, чем соседству с длиннохвостыми сусликами, которые нередко преследуют пищух и, вероятно, иногда даже убивают (однако могут быть иные причины такого соседства, например у американских пищух *Ochotona princeps*, которые селятся вместе с желтобрюхими сурками *Marmota flaviventris*, отмечено поедание фекалий сурков; Gessaman and Goliszek, 1989). Заселяя норы беличьих, пищухи, если ходы в норах несколько больше размера зверьков по ширине, по возможности сужают их, используя камни и ветки; такое поведение отмечено и у монгольских пищух *Ochotona pallasi* (Смирнов, 1982).

Кормовые норы пищух используются зверьками для поедания корма на местах кормежки и для длительного отдыха, а также как защитные при передвижении с выводковых и зимовочных нор до кормовых участков. Кроме того, они могут использоваться, как показали наблюдения, для хранения и сушки трав во время дождя. Такие норы отличаются достаточно простым строением, небольшой глубиной — 30 см и наличием камер, где зверек хранит и поедает добытый им корм.

Выводковые норы пищух используются для рождения и выращивания потомства. Вблизи от места поимки самца 3.08.89 г. (см. выше) находилась свалка из разнообразных отбросов, где держалась другая пищуха, вероятно, член пары. Раскапывая свалку, сотрудники лаборатории обнаружили гнездо в нижней трети норы, приблизительно в центре свалки. Гнездо было идентичным по составу строительного материала с гнездом, найденным при раскопке норы, отнесенной нами по строению к гнездовым норам с камерами для запасов. Пойманная там самка была с пятью эмбрионами, имела массу тела 187,1 г, длину тела 18,6 см. Вес эмбрионов в среднем составлял 7,3 г, а их длина — 3,7 см. Они были полностью сформировавшимися — имелись усы, открытие уши и ноздри. Самец, пойманный ранее, имел массу 169,0 г при длине тела 18,5 см, длина семенников составляла 1,3 см, что характерно для параметров взрослого самца пищух.

Зимовочные норы отличаются сравнительно сложным строением и относительно большой глубиной (1 м), что объясняется потребностями обеспечения благоприятного режима, что немаловажно для суровой забайкальской зимы. В зимовочных норах имеются кормовые, гнездовая камеры и уборные. Гнездовые камеры зимовочных нор превосходят по размерам камеры других типов нор, иногда более 20 см. В Центральной Монголии размеры гнездовой камеры даурских пищух — 22Ч18Ч21 см, при этом максимальная длина камеры превышала 50 см (Kawamichi et al., 1997). Возможно, что на зимовку собирается пара и больше животных. Зимовочные норы, судя по характеру и количеству экскрементов и гнездовой подстилки, видимо, используются неоднократно.

3.2.2. Биоценотическая роль нор даурских пищух

Из других степных животных, населяющих норы пищух и, возможно, потребляющих их запасы, характерен прежде всего длиннохвостый суслик (*Spermophilus undulatus*). Этот широко распространенный степной грызун может использовать самые разнообразные норы, расширяя норы хомячков и полевок, с одной стороны, и пользуясь старыми тарбаганьими норами и даже обустривая убежища в кучах мусора и строительного материала, с другой. Однако норы пищух, особенно нежилые, ими охотнее всего осваиваются. В случае, если нора жилая, часто суслики пользуются теми же входами, что и пищухи, преимущественно более широкими, с выбросами, в которых больше камней, что может свидетельствовать о вырывании сусликами дополнительных ходов вглубь — даже до коренных пород. Как правило, если у одного из входов находится суслик, то пищуха, если часы их активности совпадают, пользуется другими. Преимущественно сумеречная активность пищух позволяет им, избегая прямых контактов с сусликами, активными днем, жить с ними в одних и тех же норах. Из других степных грызунов нору используют даурские хомячки (*Cricetulus barabensis*) и на юге Бурятии — длиннохвостые хомячки (*C. longicaudatus*), но, вероятно, из-за большего

диаметра ходов и связанных с ним различных рисков взаимодействий с более крупными соседями (преимущественно сусликов) они там, судя по единичным случаям попадания в живоловки на пищух, появляются относительно редко. То же можно сказать и об обитающей на юге Бурятии китайской полевке (*Lasiopodomys mandarinus*), которая обычно использует старые норы хомячков или сама роет норы, хорошо узнаваемые по характерным выбросам из мелкозернистого материала у привходовых отверстий. У узкочерепных полевок (*Microtus gregalis*) использование нор пищух практически не отмечено. То же самое можно сказать и о других мелких млекопитающих (например, насекомоядных), хотя даурский еж (*Mesechinus dauuricus*) вполне мог бы обитать в норах пищух.

Из птиц чаще всего норы даурских пищух используют каменки *Oenanthe oenanthe* и *Oenanthe isabellina*, причем были многочисленные случаи, когда они использовали те же самые входы. Обычно каменки, если рядом появляется пищуха, начинают преследовать ее. Норы, где располагаются выводки каменок, пищухами не заселены. Возможно, в этих норах находят убежище в жаркие дневные часы и сибирские жуланы (*Lanius cristatus*), которые могут преследовать пробегающую пищуху более целенаправленно. Вероятно, норами могут пользоваться также ряд видов жаворонков и коньков, а также монгольский земляной воробей (*Montifringilla davidiana*). Близкие к нему виды вьюрковых (из рр. *Montifringilla* и *Pyrgilauda*), наряду с тибетской ложносойкой (*Pseudopodoces humilis*), являются характерными видами, гнездящимися в норах черногубой пищухи (*Ochotona curzoniae*) (Lai and Smith, 2003).

Из позвоночных животных других классов в норах даурской пищухи встречаются монгольские ящурки (*Eremias argus*), узорчатые полозы (*Elaphe dione*) и палласовы щитомордники (*Gloydus halys*). В 1996 году нами при обследовании временного убежища пищух, располагавшегося под штабелем жердей на окраине приречного луга, рядом было обнаружено 2 щитомордника. Они, а также узорчатые полозы иногда попадают в

живоловки, снаряженные на пищу. Регулярно в норах можно найти монгольских жаб (*Pseudepidalea raddei*), прячущихся туда на дневку. Наконец, в норах находят убежище разнообразные насекомые, в том числе палласов толстун (*Deracantha onos*), мертвоеды (сем. Silphidae), жужелицы (сем. Carabidae) и др., и паукообразные, некоторые из которых используют малоиспользуемые привходовые отверстия нор для охоты, оплетая их паутиной.

3.3. Суточная активность

Наши наблюдения начинались со второй половины мая, когда дневные температуры высоки. В этот период, как и в последующие летние месяцы, активность пищух на поверхности носила ярко выраженный бимодальный характер: с пиками активности в часы после восхода и перед закатом солнца (рис. 3.9). К концу лета по мере понижения дневных температур активность принимает все более диффузный характер без ярко выраженных пиков.

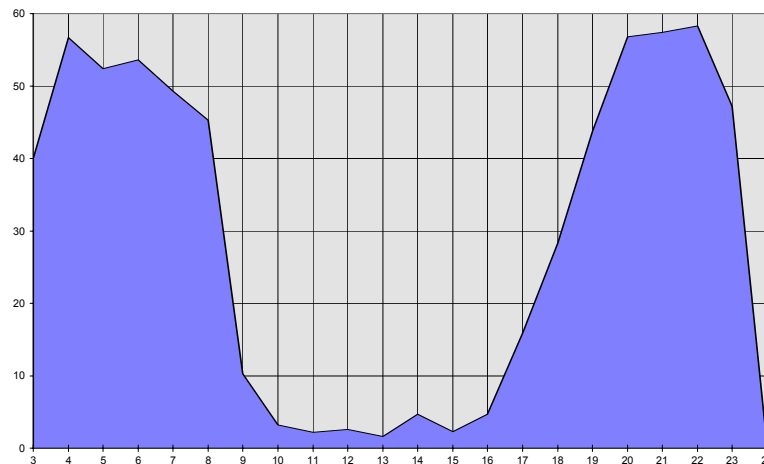


Рис. 3.9. Суточная активность пищух в конце мая — начале июня 1995 г.

В сумеречные нежаркие дни летом активность тоже становится более диффузной. На наземную активность негативно влияют интенсивные атмосферные осадки и ветер. Активность негативно коррелирует с температурой воздуха.

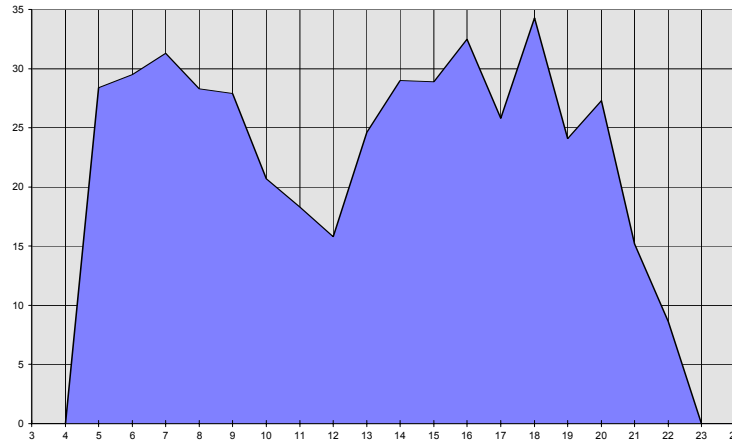


Рис. 3.10. Суточная активность пищух в августе 1995 г., нежаркий день

3.4. Питание

3.4.1. Доля фуражирования в бюджете времени

На долю пастьбы и запасаения приходится 70-75% продолжительности наземной активности зверьков. Преобладание фуражирования в бюджете времени показано для даурской и черногубой в провинции Цинхай (Naichang & Daochan, 1996). Риск хищничества определяет местоположение пищухи во время фуражирования – главное не притяжение к излюбленным объектам питания, а близость к норе – но может рыть норы там, где расположены растения.

Соотношение времени, затрачиваемого на типы фуражирования, меняется в зависимости от сезона, условий года и местообитания.

Запасание в наблюдавшейся нами популяции начиналось уже в июне, на него приходилось около 5-10% фуражировочной активности. В августе и сентябре доля времени, затрачиваемого на запасание, достигала 80-85% кормодобывающей активности.

В засушливые годы доля времени, затрачиваемого на запасание, уже в июне была высока. В местообитаниях с высокой напряженностью окружающей обстановки (интенсивный выпас скота, высокая посещаемость

людьми, транспортом, хищниками и т.п.) зверьки не пасутся, а уносят растения в норы, где и кормятся в безопасности.

3.4.2. Суточное потребление корма

Суточное потребление корма является важным показателем взаимоотношений растительного покрова и животных-фитофагов, позволяющим выявить уровни прямого изъятия животными первичной продукции. На рис. 3.11 показаны сезонные изменения суточного потребления корма у даурской пищухи в сравнении с 4 видами грызунов: весной уровень суточной потребности в корме весной (май) немного выше по сравнению с летом (июль-август), что обусловлено, по-видимому, как низкой калорийностью кормов, так и более высокими энергетическими потребностями животных в этот период времени.

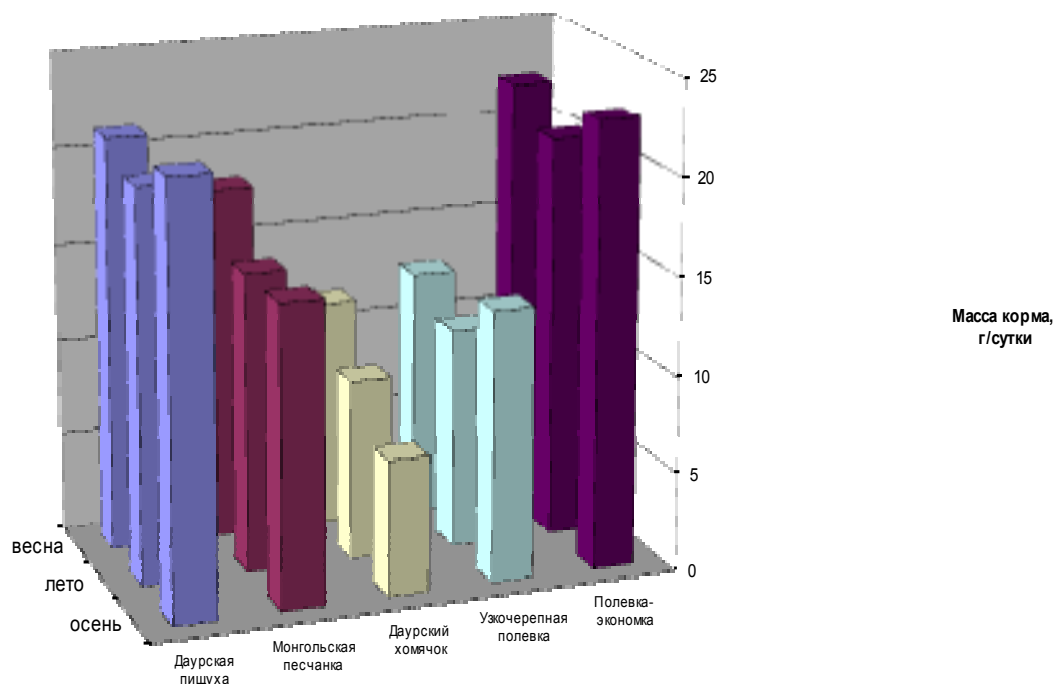


Рис. 3.11. Сезонные изменения суточного потребления кормов у 5 видов млекопитающих

Осенью по сравнению с летом потребление остается на прежнем уровне, что характерно для зеленоядных видов в отличие от семеноядных. К сожалению, у нас нет данных по суточной потребности зимой, хотя это очень важный показатель для оценки эффективности запасаения в популяции. У монгольской и черногубой пищух показано снижение метаболизма зимой и соответственно уменьшение потребности в корме, что является ценной адаптивной чертой для успешной зимовки без впадения в спячку.

3.4.3. Запасание корма и его состав

Запасание в стожки мы наблюдали, начиная с конца июля — начала августа до октября. Зверьки собирают части растений и раскладывают их у камней, кустов, выходов нор и в привходовых лабиринтах нор, у первых их поворотов. Стожки на поверхности, по-видимому, создаются при низкой интенсивности выпаса скота и при большом количестве растительности. В других случаях высушенные растения переносятся, по-видимому, глубже в норы, об этом говорит то, что перед ночью мы отмечали присутствие этих пучков, а утром их уже не было, при этом точно известно, что скот там ночью не выпасался.

Особой закономерности в расположении стожков нами замечено не было. Единственное, что определяло их местоположение — это близость к укрытиям, будь то нора, или ниша в камнях, или густой кустарник.

Рацион. К сожалению, у нас нет данных о растениях, потребляемых пищухами при пастьбе, поэтому далее речь пойдет только о составе кормов из стожков и так называемых «пучков».

Состав пучков. Растения для сушки пищухи раскладывают таким образом, чтобы максимально использовать солнечные лучи — в один слой на южной стороне куртин (на первом участке — на юго-западной, на втором — на юго-восточной).

Вес пучков различается — 74,4 / 24,3 г (n=12) (1 участок), 195,0 / 55,92 г (n=5) (2 участок). Однако вариабельность веса на разных участках

приблизительна равна: = 0,33 (1) и 0,29 (2). Так что, скорее всего, пучки с разных участков различаются не по весу, а по степени влажности.

Видовой состав пучков практически одинаков на разных участках — ирис мечевидный, лапчатка гусиная лапка, полынь веничная и некоторые другие растения. Растения-доминанты в собранных образцах — ирис мечевидный (*Iris ensata*) и лапчатка гусиная лапка (*Potentilla anserina*), причем в каждом пучке доминирует только один вид растений. На первом участке в 9 пучках из 12 пучков на долю ириса мечевидного приходилось около 65,3%, лапчатки — 28,6%. В 3 пучках лапчатка составляла 90% их веса.

Если на первом участке пучки состояли из 3-4 видов, то на втором участке заготовки состояли в основном из ириса мечевидного. Только в двух пучках из пяти присутствовал житняк гребенчатый (*Agropyron cristatum*) в незначительном количестве — 1%.

В пучках трав, собранных в районе с. Хурумша, зарегистрированы 37 видов растений из 13 семейств. Вес пучков составлял в среднем 40-45 г. Число доминантов колебалось от 1 до 4. Из видов, содержание которых превышало 10%, преобладали чий блестящий (*Achnatherum splendens*) — 12%, затем полынь холодная (*Artemisia frigida*) и мятлик оттянутый (*Poa botryoides* = *P. attenuata*) — по 11%; в некоторых колониях в число основных компонентов входили также змеевка растопыренная (*Cleistogenes squarrosa*), лапчатка вильчатая (*Potentilla bifurca*), люцерна желтая (*Medicago falcata*), полынь веничная (*Artemisia scoparia*), мятлик луговой (*Poa pratensis*), житняк гребенчатый (*Agropyron cristatum*), осока твердоватая (*Carex duriuscula*). Было отмечено, что преобладание полыни холодной наблюдалось в колониях, располагавшихся на склонах северной экспозиции. В целом резкого преобладания какого-либо одного вида не отмечено. Термопсис ланцетовидный (*Thermopsis lanceolata*) в сборах не встречался. В одной из колоний в пучках присутствовали лишайники р. *Parmelia*; там же зафиксировано и поедание их пищухой.

Соотношение представителей разных семейств растений в пучках представлено на рис. 3.12.

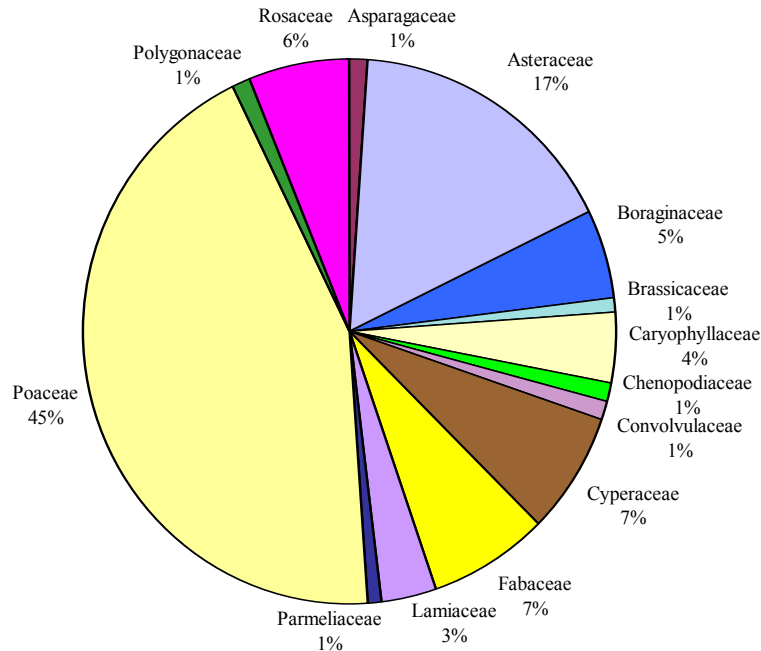


Рис. 3.12. Доля растений разных семейств в пучках в норах даурской пищухи (сборы 1995 г.)

Наиболее предпочитаемыми кормами являются злаки (Poaceae), они составляют почти половину всего таксономического разнообразия. Астровые (Asteraceae) из сложноцветных, главным образом виды р. *Artemisia*, заметно им уступают, далее опять со значительным отрывом идут осоковые (Cyperaceae) и бобовые (Fabaceae), причем на уровне вида среди последних преобладает карагана карликовая (*Caragana pugnata*). Лишь после этих семейств идут розоцветные (Rosaceae) с видами рода *Potentilla* (лапчатки). Семейство ирисовые (Iridaceae) в сборах 1995 г. отсутствовало совершенно, несмотря на то, что на участках обитания пищух ирисы произрастали, хоть и не всюду.

Состав стожков. По литературным данным (Швецов и др., 1984), в стожках даурских пищух в Забайкалье найдено около 70 видов растений. По

данным А. С. Фетисова (1936) в стожках даурской пищухи в Боргойской степи из 60 видов растений 18.3% составляли злаки, 15% — сложноцветные (в том числе 5 видов полыней р. *Artemisia*), 8.3% — бобовые и по 6.6% — розоцветные и лютиковые. Несмотря на преобладание злаков, по весу обычно преобладала полынь холодная (*Artemisia frigida*). Полынь и солодка доминировали и в стожках, собранных в Кяхтинском районе А. А. Московским (1936). Д. Цэнджав (1985) указывал для стожков пищух из Хангая 35 видов растений, из них 22% — злаки, 3% — осоки, 14% — бобовые. Однако по весу здесь преобладающим компонентом является термопсис ланцетовидный (*Thermopsis lanceolata*) из бобовых (63.5%). Значительная роль этого вида в стожках отмечена и для Забайкалья (Швецов, Московский, 1961; Матурова и др., 1977).

Химический состав ряда растений, запасаемых даурской пищухой, приведен в табл. 3.6 (Растительные ресурсы СССР..., 1984, 1987, 1990, 1991, 1993; Растительные ресурсы России..., 1994).

Итак, список растений, найденных в стожках даурской пищухи обширен — 45 видов, но во всех стожках по массе преобладают 1, 2 вида, за ними следуют 2-4 малочисленных вида, замыкают список виды, представители которых присутствуют единично. Такие же характеристики состава стожков отмечены и предыдущими исследователями питания пищух (Матурова и др., 1977).

Зимой даурские пищухи не только поедают сделанные ими запасы, но и пасутся — в ноябре и декабре мы наблюдали, как они поедают остатки травянистой растительности, кустарники.

Таблица 3.6

Содержание основных классов химических соединений в основных растениях, поедаемых даурской пищухой

Вид	Эфирные	Флавоноиды	Алкалоиды	Сапонины	Дубильные	Фенольные	Органические кислоты	Кумарины	Азотсодерж. соед.	Углеводы	Специфические вещества
<i>Artemisia frigida</i>	++	+	+	+	+	+	+	+	-	-	полиацетилен. соед., стероиды, вит. С, каротин, каучук, в. алиф. углеводов.
<i>Thermopsis lanceolata</i>	-	+	++ +	-	-	+	+	-	-	-	
<i>Artemisia scoraria</i>	+++	+	+	-	+	+	+	+	-	-	каучук, стероиды, полиацетилен. соед., лактоны
<i>Agropyron cristatum</i>	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	каротиноиды, вит. С, Е,
<i>Carex divuscula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	вит. С, каротины, ксантофиллы
<i>Potentilla bifurca</i>	-	++	-	-	+	+	-	+	-	-	Хиноны
<i>P. asauilis</i>	-	++	-	-	-	+	-	+	-	-	
Виды рода <i>Poa</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	++	++	вит. С, Е, Р, каротины, тритерпеноиды

Продолжение таблицы 3.6

Вид	Эфирные	Флавоноиды	Алкалоиды	Сапонины	Дубильные	Фенольные	Органические кислоты	Кумарины	Азотсодерж. соед.	Углеводы	Специфические вещества
<i>Artemisia palustris</i>	++	+	-	-	-	+	-	+	-	-	полиацетилен, ароматич. соед., халконы
<i>Scragana pygmaea</i>	-	++	+	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>C. microphylla</i>	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Medicago falcata</i>	-	+	+	-	-	-	+	+	+	+	кетоны, вит. В, С, Е, каротин
<i>Astragalus adsurgens</i>	-	++	+	+	+	-	-	+	слезы	-	вит. С (листья)
<i>Thymus serpyllum</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aster alpinus</i>	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	Каучук
<i>Koeleria cristata</i>	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-
Виды рода <i>Stipa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	катехины, пианогенные соед., вит. С
Виды рода <i>Iris</i>	+	+	+	-	-	+	+	-	-	+	антоцианы(++) ,высш алиф. спирты,

Обозначения:

- отсутствуют + присутствуют ++ значительно +++ во всех частях растения

ОБСУЖДЕНИЕ

Выбор местообитания

Известно, что выбор местообитания тесно связан не только с характеристиками самого местообитания, но и с плотностью особей, занимающих данное местообитание. Такая взаимосвязь между средой обитания и обитающими в ней особями лежит в основе теории выбора местообитания (MacArthur, Pianka 1966, Verner, и др., 1986, Rosenzweig, 1991). Впоследствии теория выбора местообитания развилась в модели зависимости плотности особей на территории. На этой основе были предложены модели «идеально-свободного и идеально-деспотического распределения» (Fretwell, Lucas, 1970, Fretwell, 1972).

Так, Karr, Freemark (1983), Pulliam, Danielson (1991), Petit, Petit (1996) показали, что многие факторы, такие как структура рельефа, могут влиять на перемещения животных и их выбор местообитания.

Одум (1986), Бигон и др. (1989) указывают на то, что передвижение организмов сказывается на их размещении в пространстве. Закономерное размещение особей и их группировок по отношению к определенным элементам ландшафта и друг к другу отражает свойственный виду тип использования территории (Шилов, 1977, 1991а).

Таким образом, выбор местообитания и перемещения организмов по территории являются взаимосвязанными процессами, и выбор местообитания показывает определенный тип пространственного размещения особей.

Существует проблема разграничения (определения) терминов выбора и использования местообитания (Johnson, 1980, Orians, Wittenberger, 1991, Hall, et al. 1997).

Местообитание – это набор физических факторов среды, который вид использует для своего выживания и воспроизводства (Block, Brennan, 1993).

Использование местообитания определяется тем, что особи или вид используют местообитание, чтобы исполнить потребности биологии вида (Block, Brennan, 1993). Изучение моделей использования местообитания описывают фактическое распределение особей относительно типов местообитания (Hutto 1985).

Выбор местообитания — это иерархический процесс поведенческих ответов, который может быть результатом непропорционального использования местообитаний, влияя на выживание и пригодность (соответствие) особей (Hutto, 1985, Block, Brennan, 1993). Понятие выбора местообитания несет в себе понимание сложных процессов взаимосвязи окружающей среды и поведения животных, чего нет при использовании местообитания; модели использования местообитания — это конечный результат процессов выбора местообитания (Jones, 2001). Имеется два аспекта выбора местообитания, которые являются критическими к пониманию адаптивного значения неравномерного использования местообитания: демонстрация выбора и оценка последствий соответствия, связанных с выбором.

Во-первых, выбор местообитания — процесс принятия решения индивидуального выбора, т.е. особи стоят перед выбором не только качества местообитания, но также затрат и выгод от занимаемого места (Fretwell, Lucas, 1970, Kennedy, Gray, 1994).

Во-вторых, предполагается, что предпочтения местообитаний могут быть адаптивными без демонстрации увеличенной пригодности в выбранном местообитании (Robertson, 1972, Pulliam, Danielson 1991, Martin, 1998). Нет никакой гарантии в том, что присутствие особей в данном местообитании положительно связано с его качеством (Van Horne 1983, Pulliam, 1988, Caughley, 1994).

Таким образом, выбор местообитания является основой для использования выбранного местообитания. Следовательно, очень важным

является выявление факторов, которые привлекают животных к определенному местообитанию и способствуют его дальнейшему использованию.

Основываясь на теории выбора местообитания, мы исследовали ряд экологических факторов, влияющих на выбор местообитания даурской пищухи.

Нами установлено, что даурские пищухи предпочитают размещать свои норы на пологих ($6-15^\circ$) и очень пологих склонах ($2-6^\circ$), в слабоуплотненной супесчаной почве со слабокаменистой поверхностью или в густой высокой растительности. Мощность почвенного покрова, в которых пищухи размещают свои норы, составляет 100 – 150 см.

Нами показано, что большинство нор находится на склонах слабой крутизны в мощной супесчаной слабоуплотненной почве, которая является слабопластичной при механическом воздействии на почву. Мы предполагаем, что именно такой гранулометрический состав почвы позволяет даурской пищухе, являющейся облигатным норником, создавать сложные постоянные и простые защитные норы.

Эти результаты подтверждаются литературными данными. Так, Проскурина и др. (1985) указывает, что слабоуплотненный грунт позволяет даурской пищухе создавать такие норы. Именно на равнинных участках с легкими почвами хорошо распространяются поселения даурской пищухи (Смирнов, 1988). Одним из лимитирующих факторов для поселения даурских пищух является плотный грунт и большое количество камней в нем (Соколов и др., 1994).

Таким образом, присутствие даурской пищухи в конкретной точке определяется почвенными характеристиками местности.

В отличие от даурской пищухи на распространение поселений пищух Палласа (*O. pallasi*) состав грунта значительного влияния не оказывает. Поселения встречаются как на твердых глинистых и сильно защебненных почвах, так и на черноземах.

Проведенный нами количественный анализ подтвердил приверженность поселений даурской пищухи к участкам с высокой густой растительностью. Данные участки, вероятно, обеспечивают не только кормовую базу для пищух, но и хорошие защитные условия.

Результаты нашего исследования подтверждаются литературными данными. Так, А.Н. Формозов (1929), Г.А. Новиков (1953), Н.В. Некипелов (1954) показали, что даурская пищуха занимает сравнительно богатые в кормовом отношении степные биотопы, встречаясь по участкам с пышным травяным покровом. Нами показано, что даурские пищухи помимо заселения участков с высокой густой растительностью, заселяют участки со слабокаменистой поверхностью почвы, тем самым, обеспечивая себе защитные условия.

Таким образом, для даурской пищухи свойственно селиться относительно естественных укрытий, что подтверждает мнение Н.А. Формозова о высокой степени открытости ее местообитаний.

Присутствие естественных убежищ характерно также для малой пищухи (*O. pusilla*), которая чаще встречается в зарослях степных кустарников и сорняков (Громов, Ербаева, 2000), пищухи Палласа (*O. pallasi*), которая предпочитает селиться в местах, где достаточно естественных укрытий – среди обширных или локальных нагромождений камней с богатой растительностью вокруг них (Соколов и др., 1994). Распространение петрофильных видов (*O. macrotis*, *O. rutila*, *O. alpina*, *O. hyperborea*) связано не только с наличием пригодных для убежищ каменистых россыпей, но и с обилием растительности (Соколов и др., 1994).

Таким образом, для видов, использующих открытые местообитания характерно притягивание их поселений к естественным укрытиям среды.

Пространственные и временные масштабы исследования влияют на восприятие пригодности местообитания (Wiens 1973, Kotliar и Wiens 1990, Orians и Wittenberger 1991) и, следовательно, на смысл выбора местообитания (Clark и Shutler 1999). Джонсон (1980) определил четыре

уровня выбора местообитания, которые подтверждают его иерархический характер. Структура Джонсона включает в себя описание:

1. географического или физического диапазона предпочтений вида;
2. индивидуального или группового участка обитания;
3. использование ресурсов местообитания;
4. специфических участков местообитания для фуражирования.

Исходя из данной структуры, выбор местообитания — это последовательный процесс подбора участка обитания, удовлетворяющий потребностям вида.

Результаты наших исследований стоят на первых уровнях данной структуры, являясь основой для дальнейших исследований.

Исследования выбора местообитания в наше время приняли новое направление в виде объединения таких понятий, как местообитание и демографическая информация вида (Caughley, 1994).

Теории выбора местообитания предполагают специальные подходы, поскольку они соединяются в разнообразие внешних и внутренних экологических и эволюционных механизмов, включая зависимость от плотности (Fretwell, Lucas 1970; Fretwell 1972), межвидовых взаимоотношений (Rosenzweig, 1974, 1979, 1981; Morris 1988, 1989, 1999a; Danielson, 1992), распределения ресурсов (Pulliam, Caraco, 1974; Sutherland 1983; Fagen 1987; Morris, 1994; Morris, Knight, 1996; Morris, Davidson, 2000), масштаба пространства (Pulliam, 1988; Pulliam, Danielson, 1991; Morris, 1987a, 1992, 1995) и различий среди особей (Sutherland, Parker, 1985; Jomnicki, 1988; McNamara, Houston, 1990; Milinski, Parker 1991; Kacelnik et al. 1992; Tregenza, 1995; Rodenhouse et al. 1997; Houston, McNamara, 1999).

Выбор местообитания рассматривается многими авторами как аспект поискового поведения при расселении молодняка (Doyle 1975, 1987, 2004). В этом случае выбор местообитания может иметь сильное влияние на размер локальной популяции и ее динамику (Pulliam, Danielson, 1991, Lima, Zollner, 1996), динамику исходного родового участка (Pulliam 1988, Diffendorfer,

1998), популяционное постоянство в гетерогенных участках (Kokko, 2001; Sutherland, Greene, 2003).

Расселение – явление, состоящее в том, что особи покидают непосредственное окружение своих родителей и соседей и тем самым разреживают скопления. Различают 2 типа «поискового расселения» (Baker, 1978):

1. расселение, при котором особи посещают и «обследуют» множество участков, а под конец возвращаются в одно из них и там обосновываются;
2. расселение, при котором особи посещают одно место за другим, а потом останавливаются.

В пределах последнего типа расселения можно предположить, что самому переселенцу остановка либо подвластна, либо она им никак не контролируется.

Само по себе расселение и как следствие этого выбор местообитания сопряжены с риском. Организму всегда приходится выбирать одно из двух: либо дальнейшее пребывание в уже освоенном местообитании, либо рискованную попытку освоение нового.

Результатом рассеивания и выбора местообитания являются в дальнейшем понесенные затраты поиска нового и выгоды полученного местообитания.

Во-первых, затраты поиска определяют, могут ли особи оставить свой родовой участок и стать мигрантами (Bernstein, et al., 1991, Morris, 1992). Во-вторых, затраты поиска могут затрагивать качество местообитания, которое мигранты желают принимать, поскольку они ищут новый участок обитания (Doyle 1975, 1987) и, следовательно, могут определять степень, с которой мигранты показывают выбор местообитания. В этом случае, однако, мало известно относительно потенциальных результатов затрат поиска на выбор местообитания животных-мигрантов (Holt, 2001 Barfield, 2001).

Идея о том, что вид имеет предсказуемые требования к местообитаниям, которые являются частью идентичности вида (часто упоминается как видовая ниша или матрица местообитаний), доминирует над теорией выбора местообитания (Jones, 2001).

С точки зрения Морриса (Morris, 2003) выбор местообитания – это процесс, посредством которого особи предпочтительно используют или занимают неслучайный набор доступных мест. Данное определение включается в «идеальную» модель, предложенную Fretwell и Lukas (1970). Ученые предположили, что организмы имеют полную информацию об окружающей среде, поэтому способны использовать территории с наиболее привлекательными условиями, но их знания не связаны с качеством местообитания. Необходимо отметить, что качество местообитания зависит не только от самого местообитания, но и от числа животных, конкурирующих за него.

Креславский (1993) указывает, что дифференциальный выбор среды обитания является главным из поведенческих механизмов. При этом он может выступать в двух отличных по своему происхождению формах: активного поиска оптимальных для данного генотипа условий местообитания и избегания неподходящих условий. Если первый механизм требует для своего возникновения специальных условий отбора, то второй является обычным адаптивным свойством всех живых организмов, способных к активному передвижению. Его следствием является возникновение поведенческой (этологической) буферности по приспособленности у особей разных генотипов.

Если выбор местообитания животным отражает стратегию, которая увеличивает выживаемость и успешное воспроизводство, то распределения животных на территории могут быть связаны с динамикой их поселений (Puilliam и Danielson, 1991; Rosenzweig, 1981). Многочисленные модели пытаются объяснить экологию фуражирования и распределение видов (Stephens и Krebs, 1986). Вероятно, приобретение необходимых ресурсов

является движущей силой в выборе местообитания, тогда, возможно и то, что приобретение будет сопоставлено с риском хищничества. Балансирование потребностей приобретения ресурсов с опасностью хищничества было темой многих исследований (Bellman, Krasne, 1983; Formanowicz и Brodie, 1988; Fraser и Huntingford, 1986; Lima и et al., 1985; Milinski и Heller, 1978; Sih, 1980, 1982; Werner et al., 1983).

Существуют и такие исследования, которые сосредоточены на взаимосвязи между поведением животного, добывающего корм и выбором местообитания (Fretwell, 1972; Krebs et al, 1977, 1978; Parker, Sutherland, 1986; Schoener, 1987; Mangel, Clark, 1988; Licht, 1989; Barkan, 1990; Roitberg, 1990; Milinski, Parker, 1991; Rosenzweig, 1991; Travers, Sih, 1991; Giske, Aksnes, 1992; Giske et al., 1992, 1994, 1997; Kacelnik et al., 1992; Mangel, Roitberg, 1992; Roitberg et al., 1992; Sutherland, 1992; Horat, Semlitsch, 1994; Hugie et al., 1994; Fiksen, 1997; Huston, McNamara, 1997; Rosenzweig, Abramsky, 1997; Brown, 1998; Fiksen, Carlotti, 1998; Sih, 1998; Clark и Mangel, 2000). Эти исследования игнорируют взаимодействия между видами.

Следует отметить, что разграничение между выбором участков обитания и поведением добывания корма считается затруднительным и зачастую не проводится. Хотя, существует оптимальная теория фуражирования МакАртура, Пианки (1966), которая раскрывает поведение животного, добывающего корм, и рассматривает оптимальную модель диеты, описывающую поведение фуражера (Krebs, 1966; Goss-Custard, 1977), а также теорию выбора участков фуражирования, сконцентрированных в определенных областях с существенным расстоянием между ними (Charnov, 1976) и возвращением животного к месту кормежки.

Так, наличие зависимости пространственного распределения элементарных внутривидовых группировок от типа и характера распределения растительности было на примере 6 видов песчанок (*Meriones unguiculatus*, *M. tamariscinus*, *M. meridianus*, *M. crassus*, *Psammomys obesus*, *Gerbillus dasyurus*) (Громов, 2001). Определенные растительные ассоциации,

обеспечивающие грызунов кормами и убежищами, обуславливают мозаичность пространственной структуры популяций песчанок, повышенную концентрацию и неравномерность распределения особей в элементарных поселениях изученных видов.

Для малой пищухи (*O. pusilla*) характерно сосредоточение колоний в местах, богатых пищевыми ресурсами (Соколов и др., 1994) как на равнинах, так и на их склонах, в оврагах (Громов, Ербаева, 2000).

Busch M., Mino M.H., Dadon J.R., Hodara K. (2001) показали, что растительный покров, а также отдельные виды растений влияют на выбор местообитания грызунов (*Calomys laucha*, *Akadon azarae*).

Однако, для даурской пищухи показано, что размещение нор не связано с присутствием отдельных видов растений или растительных сообществ в качестве убежищ (Борисова, Старков и др. 2001), но она занимает сравнительно богатые в кормовом отношении степные биотопы (Формозов, 1929, Некипелов, 1954).

Для поведения фуражирования Моррис (2003) описывает теорию изодар (isodar). Это модель линейного распределения плотности местообитаний, где пригодность равна в каждом местообитании, но может варьировать. Данная модель была применена для анализа выбора местообитания полуденной песчанкой (*Psammomys obesus*), которая показывала сезонные изменения использования местообитания. Эти изменения были связаны с различной фенологией растений необходимых для фуражирования зверька. Связь между растительным покровом и использованием местообитания – ясное свидетельство того, что фуражирование и выбор местообитания связаны через их объединенные взаимодействия с окончательным механизмом, увеличивающим пригодность местообитания.

Так, было проведено исследование влияния риска хищничества, фуражирования и климата на выбор местообитания новорожденным чернохвостым оленем (*Odocoileus hemionus columbianus*). Молодой олень выбирал местообитания с большим количеством травянистой

растительности, вместе с тем избегая открытых областей. Переменные, определяющие важные компоненты естественной среды для молодого оленя, вероятно, были связаны с пищевыми требованиями кормящей самки, чем с риском хищничества.

Таким образом, одним из факторов возможного выбора местообитания являются участки с хорошим травостоем, который является не только местом укрытия, снижающим риск хищничества, но и местом для добывания корма.

Как уже было отмечено, выбор местообитания представляет собой иерархический процесс, осуществляющийся на разных пространственных уровнях: от гнездового участка до кормовых станций (Rolstad et al., 2000). Причем, факторы, относящиеся к различным уровням, могут взаимодействовать между собой, компенсируя друг друга (Kotliar, Wiens, 1990: цит. по Virgos, Casanovas, 1999).

Спенсер (1880) отмечал, что у животных для того, чтобы помочь им выбирать подходящие места обитания и условия жизни, существует субъективное переживание удовольствия и боли. Хорошо известно, что у диких животных проявляются явные предпочтения по отношению к определенным местообитаниям (Lack, 1937; Hilden, 1965; Partridge, 1978), это еще не означает, что для выбора местообитания им необходимы субъективные ощущения. Однако если смотреть на это с точки зрения эволюции, то можно ожидать, что предпочтение животными тех или иных местообитаний обеспечивает им определенное благополучие. Что касается домашних или лабораторных линий животных, то здесь связь между условиями, которые они выбирают, и их общей приспособленностью не столь резко выражена. Тем не менее, если предоставить этим животным возможность выбора, то по их поведению можно, по-видимому, получить вполне разумную эмпирическую оценку степени их благополучия в данных условиях (Dawkins, 1980).

На выбор, который делают животные, влияет целый ряд различных факторов. Так, на предпочтение тех или иных условий обитания могут влиять

генетические факторы, импринтинг, степень знакомства животного с предлагаемыми условиями или память о тех условиях, в которых находилось животное в последнее время. Генетически обусловленные различия можно исследовать, тестируя разные генетические линии домашних животных (Dawkins, 1980). Ранний опыт животных может оказывать долговременное влияние на предпочтение ими тех или иных условий обитания, но если исследования проводятся на домашних животных, то это влияние можно контролировать.

Рассуждая с эволюционных позиций, мы приходим к выводу, что животные обычно знают, что для них хорошо, и руководствуются этим в ситуациях выбора (Мак-Фарленд, 1988).

Норы даурской пищухи

Из 5 типов нор (по Кучеруку, 1983) у даурских пищух было отмечено 3. Впрочем, со временем возможно образование и в бескамерных норах запасов пищи, которыми в течение некоторого времени (например, при летних засухах) могут питаться не только пищухи, но и другие растительноядные животные, попадающие в их норы, т.о., помимо 3 основных типов нор. Впрочем, долговременными такая функция нор не является, т.к. запасы пищи там малы и быстро поедаются.

Очевидно, они более удобны для сопоставимых с пищухами животных или мельче их по сравнению, например, с норами тарбаганов, которые более доступны для сравнительно крупных хищников. Последним требуется известное время, чтобы раскопать нору пищух, за это время добыча может ускользнуть через другие входы. Маневрируя в ходах, жертва может уходить и от таких проникающих в норы хищников, как ласки (*Mustela nivalis*) и змеи. Но есть и еще факторы, которые обуславливают предпочтительность их нор. Запасы пищи, которые пищухи, не залегающие на зиму в спячку, делают не только в виде стожков на поверхности земли, но и в виде пучков в ходах и кормовых камерах, формируют своего рода устойчивое сообщество, дают

возможность другим животным, находящимся в их норах, участвовать в пищевых цепях, поддерживать активность до наступления зимы и перезимовывать, используя для этого неиспользуемые пищухами боковые ходы. В норах, где пищух нет, а есть суслики, запасов пищи обычно гораздо меньше, т.к. суслики впадают зимой в глубокую спячку. Поэтому туда животные других видов обычно не заходят и, возможно, используют их лишь также для зимней спячки.

Как видно, норы даурских пищух дают прибежище целому ряду животных. Пережить непогоду животные могут благодаря более стабильным температурно-влажностным условиям. Еще Ралль (1939; цит. по: Кучерук, 1960) показал, что в норах больших песчанок (*Rhombomys opimus*) на глубине 60 см суточный ход температуры в полупустыне Западного Казахстана в июле находится на одном уровне — +24°C, между тем как температура поверхности грунта лишь глубокой ночью доходит до таких же величин, а днем превышает +50°C. В гнездовых камерах температура может быть заметно выше, чем в окружающей почве и ходах, где зимой она может промерзнуть. У зимоспящих животных, например у даурского суслика (*Spermophilus dauricus*), температура подстилки гнезда на глубине 128 см составляла +12,6°C, тогда как температура почвы была на уровне 0°C, а временами и понижалась (Паулер и Мамаев, 1954; цит. по: Кучерук, 1960). Дополнительно тепло сохраняется в норе за счет закупорки земляными и травяными пробками многих привходовых отверстий. Вероятно, это до некоторой степени имеет место и у даурских пищух.

Режим влажности в норах даурских пищух по данным из Убсу-Нурской котловины поддерживается на уровне от 10% в верхних горизонтах нор до 15% на глубине 70 см во влажные периоды и от 6 до 18% — в засушливые, что выше, чем в почвах вне колоний (Ондар, 2001). Автор связывает колебания влажностного показателя с кормежками зверьков в сухой сезон весны растениями, собранными на самой колонии, в результате увеличивается испарение влаги с поверхности. С наступлением лета пищухи

кормятся на окраинах колонии или уходят за ее пределы, и испарение уменьшается.

В жилых норах черногубой пищухи на глубине 10 см влажность, как и насыщенность окружающих почв органическим материалом, выше по сравнению с нежилыми: в жилых норах влажность составляла 44,5-54%, а содержание органики в почве — 17-23%, тогда как в нежилых — 39,5-41% и 15-17% соответственно. На глубине от 11 до 30 см различия между показателями стали меньше, при этом общая влажность повысилась до 34-39,5%, а общее содержание органики снизилось до 13-15%. Небольшие различия в содержании органики существовали и на глубине от 31 до 50 см (13,74% в жилых и 12,83% в нежилых норах), а влажность в обоих — жилых и нежилых норах — была одинаковой (30%) (Li and Zhang, 2006).

В связи с тем, что диаметр многих привходовых отверстий нор пищух заметно меньше, чем у сусликов и тем более тарбаганов, а отклонения от прямой часто начинают встречаться практически сразу, ходы менее подвержены неблагоприятным абиотическим воздействиям среды: в дождливые дни туда меньше попадает воды (а если и попадает, то задерживается в самых верхних участках, особенно если там находится тупиковый или забитый обвалившимся грунтом ход), слабее влияние ветра и осенне-зимних холодов, поэтому благоприятные условия здесь находят самые разнообразные небольшие животные. Поскольку климат на территории ареала даурской пищухи характеризуется резкими сезонными и суточными температурными колебаниями (перепады могут достигать в сутки более 20°C), многие животные, у которых терморегуляция несовершенна, вынуждены использовать норы, которые в жаркие летние часы спасают от перегревания, а в весенне-осеннее время, при ночных заморозках, и летом, во время похолоданий (например, при продолжительных дождях) — от переохлаждения (Кучерук, 1960). Собственно, обитание в норах — пожалуй, основное средство поддержания жизнеспособности и у самих пищуховых, особенно тех, которые обитают в степных и полупустынных зонах, с

высокими летними температурами: у них сохраняется в основном тот же уровень метаболизма, что и у видов, обитающих в холодном климате (хотя и последние, обитающие преимущественно в россыпях камней, например американская пищуха, также могут рыть норы; Markham and Whicker, 1972). Их физиология недостаточно эффективно компенсирует последствия сильного теплового воздействия, что у более стойких к нему животных проявляется в слюноотделении, одышке, а также в усилении выработки белков теплового шока (HSP) (Yang, 1990). Весь ход суточной активности даурской пищухи в летние месяцы (см. ниже) подтверждает избегание зверьками наземную активность в самые жаркие часы.

Итак, норы играют как важную физиологическую роль в жизнедеятельности самих пищух, так и в определенной степени и зооценоза. Кроме того, формируя как около нор, так и в самих норах запасы растительности, часть из которой при определенных обстоятельствах может впоследствии прорасти, даурские пищухи способствуют насыщению окружающих почв органикой и в перспективе повышают ее плодородие. Мы нередко наблюдали, что в местах, где находятся или ранее находились колонии пищух, проективное покрытие было в среднем раза в 3 больше, чем на окружающих территориях, лишенных колоний. Своеобразное влияние на изменение растительности на колониях даурских пищух оказывают выбросы из нор. Хотя объем выброшенного материала из нор даурских пищух уступает таковому у наземных беличьих (в случае с норами тарбагана — многократно), по сравнению с другими мелкими млекопитающими он довольно значителен. В Убсу-Нурской котловине во многих вариантах степей (преимущественно полынных и злаково-полынных) среднее количество выброшенного материала на 1 га достигает 1000 шт., заметно опережая те же показатели у монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus*) — до 60 шт. и лишь в маревых степях — 485 шт., узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*) (до 100 шт.) и др. (Ондар, 2001). Выбросы нор даурской пищухи уступают таковым у нор монгольской песчанки лишь по таким

параметрам, как высота (8,5 и 14,3 см соответственно) и в чиево-солончаковых степях — площадь (26 и 60 м² соответственно) и объем (52 и 96 м³ соответственно), по остальным (диаметр выбросов, площадь и объем в других вариантах степей) — превосходят, нередко абсолютно (в сухой полынной степи площадь и объем выбросов у нор даурской пищухи составляют 400 м² и 800 м³, а у монгольской песчанки — 25 м² и 40 м³ (Ондар, 2001)).

Такое значительное количество выброшенного материала оказывает значительное влияние на окружающую растительность. Известно (Дмитриев, 2006), что при выбросах на поверхность извлекается много солей, и как следствие именно солеустойчивые виды растений первыми начинают развитие. Во Внутренней Монголии растительность вокруг самих нор даурской пищухи заметно разреживалась, с расстоянием более 3 м как проективное покрытие, так и видовое разнообразие количественно резко увеличивались, но спустя 12 м они, кроме проективного покрытия в июле, опять уменьшались (Komonen et al., 2003). На участках у самих нор, активно забрасываемых выбросами, развиваются главным образом однолетники, а на соседних участках пионерами выступают злаки pp. *Bromus*, *Agropyrum* и сложноцветные, особенно полыни *Artemisia frigida* и *Artemisia scoparia*, развиваются кустарники и кустарнички, преимущественно виды р. *Caragana*. Эти растения поедаются пищухами (и многими другими видами растительоядных) хуже или совсем не поедаются из-за развития защитных механических и даже химических приспособлений (Дмитриев, 2006). По мере старения нор растительность постепенно становится разнообразнее, появляются бобовые (виды pp. *Potentilla*, *Vicia*, *Astragalus* и др.), злаки (*Achnatherum*, *Agropyron*, *Poa*) и др. Мы наблюдали отдельные случаи, когда на колониях даурских пищух (на некоторое время пустующих) начинали расти даже сосны (*Pinus silvestris*) и ильмы (*Ulmus pumila*). Заросли караганы колючей (*Caragana spinosa*), развиваясь, начинают представлять для пищух дополнительное убежище (о значении подобных убежищ для животных см:

Tchabovsky et al., 2001). Еще два вида караган, *C. pygmaea* и *C. microphylla*, также произрастающие на колониях пищух и вокруг них, более доступны зверькам и встречаются в стожках и пучках.

В целом происходит типичный для поселений мелких млекопитающих степей сукцессионный процесс: сначала растительный покров изреживается, начинают развиваться однолетние растения, им на смену идут злаково-полынные сообщества, а уже на следующей стадии на поселение проникает и разнотравье, и постепенно первоначальное фитосообщество восстанавливается, но в его составе появляется больше мезофитных, более влаголюбивых элементов, чем вне поселения (в Убсу-Нурской котловине индикатором такого восстановления является, например, змеевка растопыренная, *Cleistogenes squarrosa*; Ондар, 2001). В связи с этим изменяется и температурный режим поверхности: разница дневных и ночных температур на колониях даурской пищухи (и узкочерепной полевки), как правило, меньше, чем на коренных фитосообществах (не более 10°C на первых и более 20°C на вторых). Таким образом, имеет место мезофитная экосистемная адаптация (Ондар, 2001). В целом обогащение видового состава растительности как результат активности землероев или как минимум отсутствие его заметного обеднения и вытравливания отмечено для многих степных мелких млекопитающих: пищух (Smith and Foggin, 1999; Mcintire and Hik, 2002; Wesche et al., 2007), луговых собачек (Whicker and Detling, 1988; Winter et al., 2002; Breland et al., 2013), сурков (Van Staalduin and Werger, 2007; Hwang, 2012) и др.

Даурская пищуха отличается от других мелких млекопитающих тем, что, с одной стороны, роет свои норы в гумусированном горизонте, что при выбросах ведет к извлечению на поверхность обогащенного питательными веществами материала, который используется многими растениями для питания (сурки и суслики, у которых ходы глубже и достигают менее насыщенных питательными веществами материнских пород, соответственно выбрасывают грунт, в котором заметно больше камней, что не способствует

такому быстрому восстановлению первоначальной растительности), а во-вторых, количество выброшенного материала, видимо, более оптимально для растительности, чем при выбросах из меньших по размерам нор полевок (*Lasiopodomys mandarinus*, *Microtus gregalis*). Химизм почв определяется также и такими процессами, как заготавливание стожков и накоплением следов жизнедеятельности (помет). Почва под стожками американских пищух имеет более высокое содержание углерода и азота по сравнению с окружающими территориями (Aho et al., 1998), а из фекалий в почву попадает большое количество легкорастворимых соединений азота, фосфора, калия, а поскольку в местах обитания пищух экскременты встречаются обильно, то обогащение почв и как следствие благоприятное воздействие на растительность количественно больше, чем у многих других животных степей. Свою роль вносят и сами выбросы, в результате формируется своеобразный микрорельеф, отличающийся большей неровностью. Дождевые осадки там задерживаются и дают дополнительное питание растениям. Высота травостоя, его густота повышаются, зеленых растений там явно больше, чем вне колоний. Не случайно колонии пищух хорошо узнаваемы даже на расстоянии по внешнему виду. Кроме того, хорошо развивающаяся в этих местах корневая система трав начинает препятствовать эрозии. За исключением ландшафтов с самыми легкоразмываемыми песчаными почвами (например, в районе Гусиного озера в Селенгинском районе Бурятии, в Кяхтинском и отчасти Бичурском районах), мы ни разу не наблюдали, чтобы в местах старых колоний пищух развивался эрозионный процесс.

Суточная активность

Режим наземной активности даурских пищух определяется, по-видимому, физиологической непереносимостью ими, как и другими видами пищух (Smith, 1974; Wang, Wang, 1989; Yang, 1990), высоких температур. Из отрицательной корреляции с температурным режимом мы предполагаем, что

именно температура, а не фотопериод как таковой является запускающим триггером для суточной наземной активности даурской пищухи. В этой связи примечательно, что у близкого вида, черногубой пищухи, обнаружено, что в отличие от другого незимоспящего мелкого млекопитающего Тибетского плато – полевки-экономки, подготовка к зиме, а именно изменения скорости метаболизма, появление термогенезиса без дрожи, увеличение содержания протеина и оксидазной активности цитохрома С в митохондриях бурого жира запускается низкими температурами, а не изменениями фотопериода (Wang et al., 1999). Такой характер физиологических приспособлений, на мой взгляд, говорит о том, что пищухи по происхождению все же горные животные.

Питание

Наши данные подтверждают, что даурская пищуха, как и все виды пищух – исключительно травоядна. Во-вторых, у даурской пищухи, как и у всех остальных видов пищух, наблюдаются два типа фуражирования: пастьба и запасание. В-третьих, для даурской пищухи, как для большинства изученных видов пищух, характерна копрофагия, или репереваривание.

Рацион даурской пищухи в основном изучен по ее запасам, только в одной работе проведен копрологический анализ (Сагачева, 2007).

В Юго-Западном Забайкалье основными кормовыми растениями, которые даурские пищухи заготавливают на зиму, являются полынь холодная (*Artemisia frigida*) и термопсис ланцетовидный (*Thermopsis lanceolata*), но в ряде пучков значительная роль принадлежит также полыни веничной (*Artemisia scoparia*), чию блестящему (*Achnatherum splendens*), житняку гребенчатому (*Agropyron cristatum*), лапчатке вильчатой (*Potentilla bifurca*). На юге Бурятии, где даурские пищухи заселяют местообитания ирисов (главным образом *Iris ensata*), мы отмечали пучки, в котором доминировали эти виды. Караганы (*Caragana pygmaea*, *C. microphylla*) пищухи заготавливают в меньшей степени, эти растения присутствовали

примерно в 2-3 из 9 пучков. Примерно то же можно сказать и о люцерне серповидной (*Medicago falcata*), осоке твердоватой (*Carex duriuscula*) и тимьяне ползучем (*Thymus serpyllum*). В некоторых пучках значительная роль принадлежала мятлику кистевидному (*Poa botryoides*). Был случай обнаружения в пучках спаржи (*Asparagus sp.*). Примечательным является обнаружение в некоторых пучках лишайников, например *Parmelia vagans*. Мы несколько раз сами наблюдали, как пищуха скусывала листочки лишайников с камней. Там, где рядом с колониями есть посеы пшеницы, ячменя, овса и др., пищухи иногда запасают и их, перемежая с чием и другими дикорастущими растениями.

Судя по химическому составу растений, которые даурские пищухи используют в пищу, наиболее предпочитаются те растения, которые содержат фенолсодержащие соединения, в том числе фенолкарбоновые кислоты. На втором месте по значению в более предпочитаемых видах идут азотсодержащие соединения в виде алкалоидов, а после них — эфирные масла, органические кислоты, полиацетиленовые соединения. Флавоноиды, сапонины, неалкалоидные азотсодержащие соединения, углеводы содержатся в наименее предпочитаемых видах. Содержание других химических соединений, на мой взгляд, не имеет значения.

Известно, что фенолсодержащие соединения имеют антиоксидантные и адаптогенные свойства, не случайно они используются человеком в медицине как блокаторы стрессовых состояний (Бузлама, 2005). Вполне возможно, что предпочтение даурскими пищухами растений, богатых этими веществами, может иметь основой также необходимость контроля за стрессами, так как жизнь пищух полна опасностей. Алкалоидсодержащие растения представляют важное значение для даурских пищух, т.к. многие алкалоиды являются нейромедиаторами, а также имеют тонизирующее, противоопухолевое, противомаларийное действия. С другой стороны, алкалоиды, содержащиеся в растениях, вырабатываются ими прежде всего как защита от поедания и паразитов. Возможно, растения, богатые

алкалоидами, в стожках у нор также могут служить средством отпугивания насекомых. Той же цели могут служить и эфирномасличные растения, например полыни, которые также могут иметь значение для пищух тем, что они способствуют уменьшению теплоотдачи, благодаря которому сено в стожках под полынями лучше сохраняется на зиму. Эфирные масла обладают бактерицидным, спазмолитическим, противовоспалительным, регенерирующим и другими действиями. Все это важно для многих животных, и для пищух в том числе. С другой стороны, поскольку эфирные масла обладают известным токсичным действием, собственно в пищу эфирномасличные растения пищухами используются, видимо, меньше, чем злаки или розоцветные.

Об органических кислотах как о регуляторе обмена веществ в организме и о полиацетиленсодержащих веществах как обладающих противоопухолевой активностью известно широко. Также вполне объяснима редкость растений, содержащих сапонины, поскольку их действие на организм скорее отрицательное – в большом количестве попадая в кровь, они действуют как яд, подобный, пусть и в меньшей степени, яду змей. Флавоноиды в медицине используются в качестве лекарств, способствующих пластичности кровеносных сосудов, и как антикоагулянтов. Поскольку регенеративные функции у пищух в тканях и так хорошо развиты, в растениях, богатых флавоноидами, большой потребности у них, видимо, нет.

ВЫВОДЫ

1. Даурские пищухи предпочитают размещать свои норы на пологих и очень пологих склонах, в слабоуплотненной супесчаной почве со слабокаменистой поверхностью или в густой высокой растительности.
2. Гранулометрический состав почвы указанного типа позволяет даурской пищухе, являющейся облигатным норником, создавать сложные постоянные и простые защитные норы.

3. Норы даурской пищухи различаются функционально и морфологически: от просто устроенных защитных до сложно организованных зимовочных.
4. Норы характеризуются благоприятными температурно-влажностными факторами для проживания в них как самих пищух, так и для других видов норных животных, а сама деятельность пищух при их рытье и запасании в них пищи оказывает положительное экосистемное влияние на ландшафт.
5. В бесснежный период в светлое время суток даурская пищуха в условиях Юго-Западного Забайкалья активна на поверхности в утренние и вечерние часы. В наибольшей степени ее активность определяется температурным режимом.
6. Даурская пищуха, являясь травоядным генералистом, тем не менее проявляет пищевую избирательность при запасании растений. В стожках даурской пищухи в Юго-Западном Забайкалье преобладают полынь холодная и термопсис ланцетовидный.

ГЛАВА 4. СОЦИОПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА

Пространственная структура любой популяции коррелирует с образом жизни вида и способом использования ресурсов животными в их местообитании. Внешне структура выражается в особенностях размещения особей в пространстве, а для многих видов в образовании группировок (Baerends, Baerends van Roon, 1950; Robel, 1966; 1967; Bradbury, 1977; Floody, Arnold, 1975; Schuster, 1978). Размещение особей в пространстве - это результат действия социальных и экологических факторов. Под социальными факторами понимается совокупность взаимодействий и коммуникаций животных с конспецификами.

РЕЗУЛЬТАТЫ

4.1. Пространственно-этологическая структура колоний

4.1.1. Пространственная структура

2003 год

Детальные наблюдения были проведены на 3 колониях: Наташиной норе-Г, Колиной норе-Г, Склоне. Половозрастной состав зверьков, бывших объектами наблюдений на разных колониях, приведен в табл. 4.1.

Наташина нора-Г

В начале июня на колонии обитали взрослая самка 75 и детеныши: 2 самца и 2 самки (табл. 4.2, рис. 4.1). В июле на колонии появился новый выводок: 3 самца, 2 самки, детеныши из прежнего помета покинули территорию матери, кроме самки 72. В августе самка 75, по-видимому, перед родами, сменила практически полностью участок обитания, перейдя на территорию в 30-40 м от предыдущей. Перед переходом самка 75 регулярно

наведывалась на этот участок с уже имевшимися на нем норами и расчищала отверстия и ходы норы.

Таблица 4.1

Половозрастной состав исследованных животных

Возраст пол	ad	sad	juv	Общее количество
Наташина нора-Г				
Самки	1	1	7	9
Самцы	3	1	8	12
Всего:	4	2	15	21
Колина нора-Г				
Самки	1	0	4	5
Самцы	2	0	4	6
Всего:	3	0	8	11
Склон				
Самки	3	2	2	7
Самцы	4	4	2	10
Всего:	7	6	4	17

Уже на новом участке в августе на поверхность вышли детеныши нового помета. Прежний участок примерно в это время покинули детеныши июльского помета; самка 72 несколько раз посещала новую территорию матери, но основная ее активность имела место на прежнем участке, который стал ее как бы единоличным. Во все периоды наблюдений взрослый самец 87 постоянно посещал территорию самки, но не обитал здесь постоянно — более продолжительное время он обитал на участке в 50 м от Наташиной норы-Г – колонии М-15. В дни эструса самки 75 колонию посещали самцы 93 и 101 (рис. 4.2). В августе постоянным посетителем на колонии стал новый самец — 103. 87 посещал колонию реже — 103 постепенно вытеснил 87 с

колонии М-15 и захватил участки самок, посещавшихся до этого самцом 87. Все детеныши использовали территорию матери, причем сначала их центры активности совпадали с центром активности матери, но по мере взросления сдвигались на периферию материнского участка (рис. 4.2). В возрасте 40-45 дней большинство детенышей покидали территорию матери.

В таблицах 4.2 — 4.4 приведены размеры участков обитания обитателей Наташиной норы-Г по 15-дневкам наблюдений.

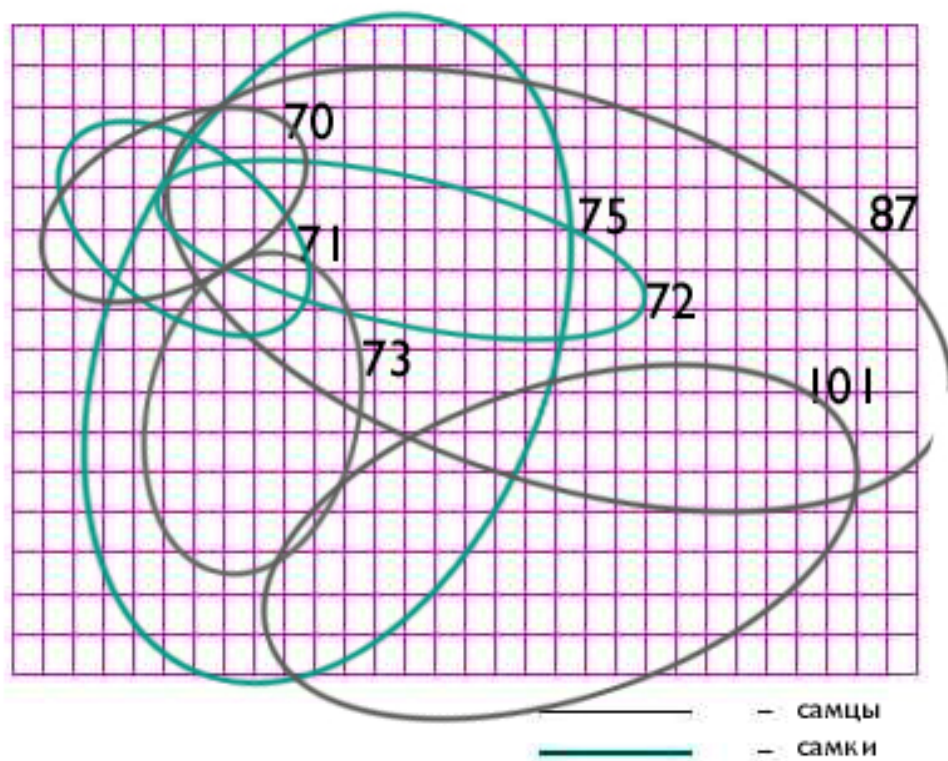


Рис. 4.1. Пространственная структура на колонии Наташина нора-Г (июнь)

В первой половине августа на колонии появился молодой самец 107, он подвергался интенсивным атакам и преследованиям со стороны взрослой самки 75 и взрослых самцов, постоянно посещающих колонию, при этом с самкой 72 у него сложились весьма мирные взаимоотношения. По прошествии времени реакция со стороны самки 75 перестала быть острой, но, пробыв на колонии около 10 дней, самец 107 покинул ее.

Размеры участков обитания (м²), июнь

Номер метки	Пол	Возраст	Периоды	
			1 – 15	16-30
75	♀	ad	2282,2	3147,8
87	♂	ad	2576,7+	2568,9+
101	♂	ad	—	1875,0+
72	♀	juv	302,6	837,3
70	♀	juv	253,7	613,5
71	♂	juv	287,2	715,8
73	♂	juv	300,6	711,7

Таблица 4.3

Размеры участков обитания (м²), июль

Номер метки	Пол	Возраст	Периоды	
			1 – 15	16-31
75	♀	ad	2845,9	3507,8
87	♂	ad	2768,7+	2534+
72	♀	sad	2321,8	2407,9
21	♂	juv	247,8	815,6
22	♂	juv	256,3	801,6
23	♂	juv	190,5	784,2
70	♀	juv	273,9	781,9
24	♀	juv	281,8	761,2

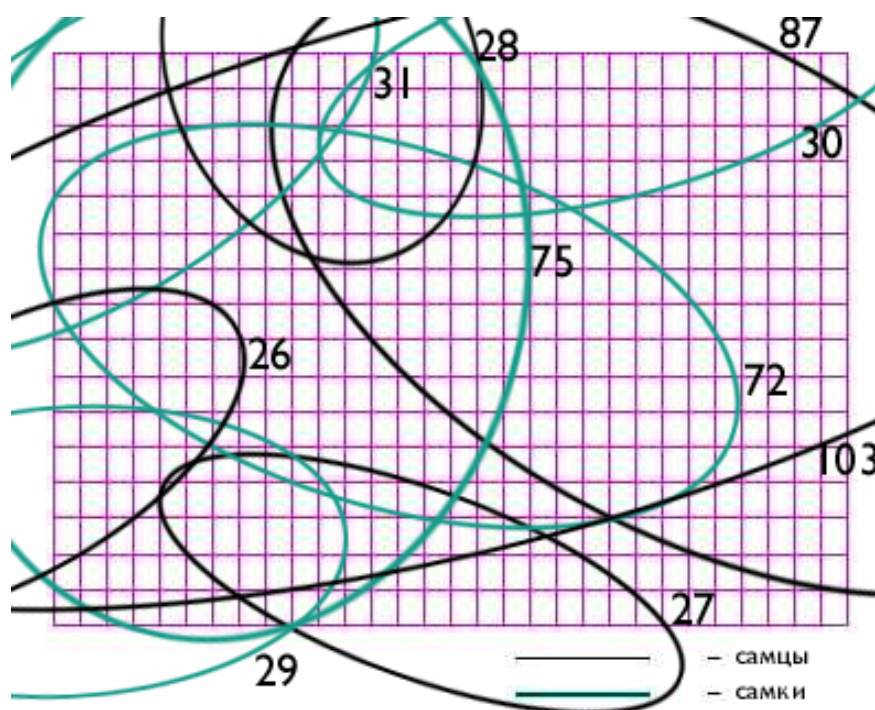


Рис. 4.2. Пространственная структура на колонии Наташина нора-Г (август)

Таблица 4.4

Размеры участков обитания (м²), август

Номер метки	Пол	Возраст	Периоды	
			1 – 15	16-31
75	♀	ad	2653,8	2124,3
87	♂	ad	5123,9+	6024,8+
103	♂	ad	6158,3+	—
72	♀	sad	2573,8	2268,3
26	♂	juv	211,3	427,8
27	♂	juv	138,5	563,9
28	♂	juv	156,3	498,1
29	♀	juv	204,8	571,2
30	♀	juv	177,8	515,9
31	♀	juv	163,5	478,2

Колина нора-Г

В начале июня на колонии регистрировали следующих зверьков: взрослая самка 128 с выводком из 3 самцов и 2 самок. Периодически колонию посещал самец 87, постоянно живущий на колонии «Ирис». В дни эструса самки 128 на колонии зарегистрировали присутствие самца 101 (рис. 4.3, табл. 4.5).

В начале июля на поверхности появился новый выводок, но за ним наблюдения не вели из-за перерыва. В начале августа, когда наблюдатели появились на колонии, там присутствовали детеныши 3-го выводка, детенышей из предыдущих пометов не было. В августе колонию относительно регулярно посещал самец 101 (с колонии А-1) (табл. 4.6). По сравнению с июнем размеры участков изменились незначительно (сузился участок самки 128).

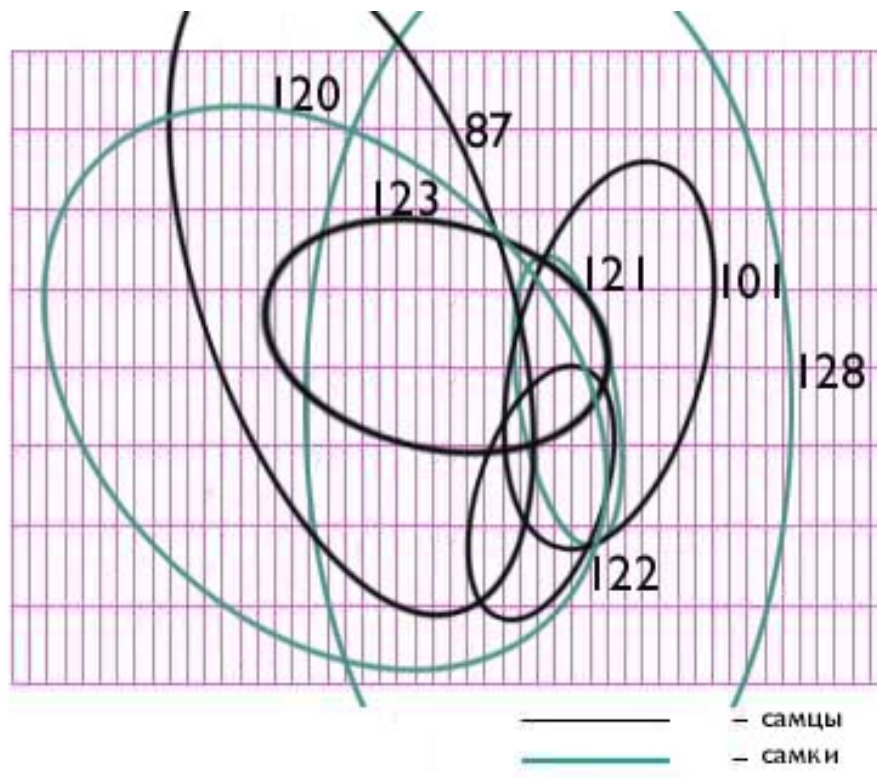


Рис. 4.3. Пространственная структура на колонии Колина нора-Г (июнь)

Таблица 4.5

Размеры участков обитания (м²), июнь

Номер метки	Пол	Возраст	Периоды	
			1 – 15	16-31
128	♀	ad	2937,4	5152,8
87	♂	ad	2101,3+	2025,3+
101	♂	ad	618,5+	786,3+
120	♀	juv	378,1	2388,0
121	♀	juv	401,5	841,3
122	♂	juv	279,5	573,3
123	♂	juv	473,2	1079,3

Таблица 4.6

Размеры участков обитания, м², август

Номер метки	Пол	Возраст	Периоды	
			1 – 15	16-31
128	♀	ad	3017,2	2753,8
101	♂	ad	1782,7+	2942,3+
124	♀	juv	368,7	781,3
125	♂	juv	332,4	801,7
126	♂	juv	278,5	815,3
127	♂	juv	301,9	795,6

Территория детенышей в первые 15 дней после их выхода на поверхность, как правило, очень мала и концентрируется возле отверстия норы, являющегося центром активности их матери. По мере взросления

участки детенышей увеличиваются в размерах и смещаются на периферию территории матери.

Территории приходящих самцов полностью перекрываются с участком самки-резидента (основная их активность при приходе на колонию — это поиски взрослой самки и взаимодействия с нею).

Склон

В июне картина заселения площадки была весьма сложной (рис. 4.4): в левой части постоянным обитателем была самка 221 с выводком из 3 самок и 2 самцов, недавно появившихся на поверхности (вес 40-60 г). На этом же участке постоянно держался взрослый самец 299, но его регистрировали на гораздо большей территории, так как он периодически обитал и в правой части колонии. Там постоянными обитателями были две взрослые самки 252 и 251.

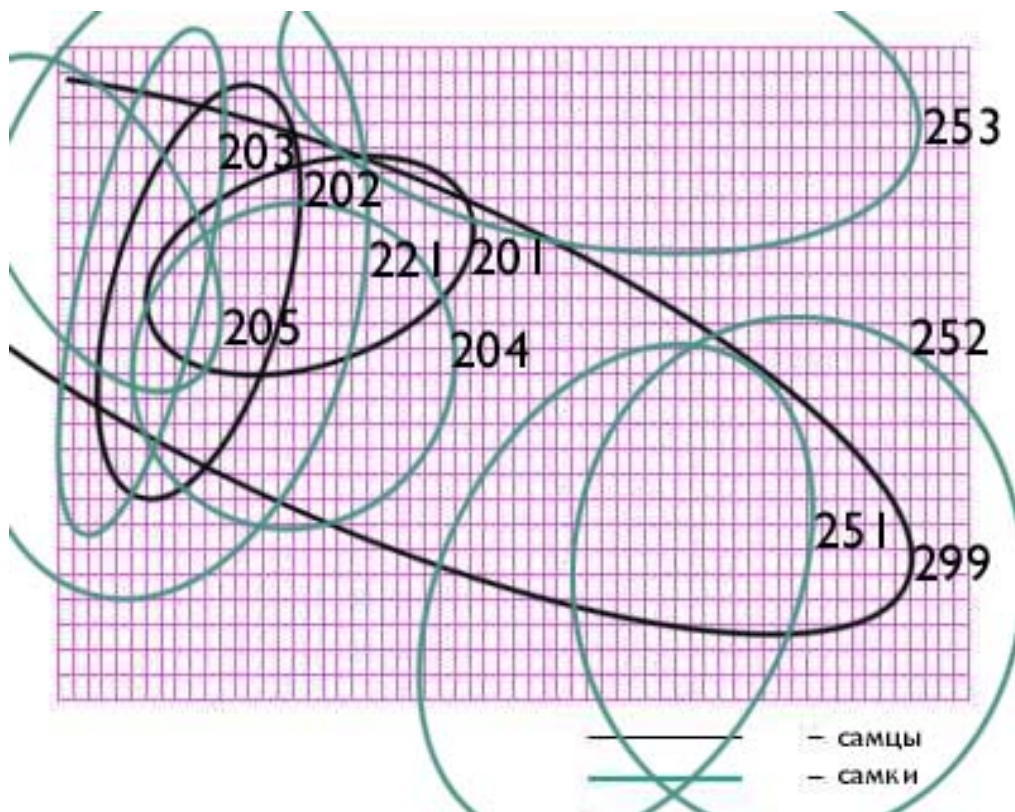


Рис. 4.4. Пространственная структура на колонии Склон (июнь)

Их территории в значительной степени накладывались друг на друга, но они практически не встречались вместе, так как одновременно были активны в разных квадратах, очень успешно избегая друг друга. В верхней части колонии обитала еще одна взрослая самка 253. Самца 299 можно было встретить на участках всех 4 самок, более того, его регулярно отмечали на колонии «Озеро», «Террасы» и др. (табл. 4.7).

Таблица 4.7

Размеры участков обитания (м²), июнь

Номер метки	Пол	Возраст	Периоды	
			1 – 15	16-31
221	♀	ad	3426,1	3579,3
251	♀	ad	2097,2	2137,8
252	♀	ad	2453,3	2624,9
253	♀	ad	2973,8	2844,3
299	♂	ad	7157,9+	6974,3+
201	♂	juv	338,3	765,9
202	♂	juv	259,8	895,9
203	♀	juv	231,6	961,7
204	♀	juv	377,8	1005,9
205	♀	juv	305,8	877,2

Участки детенышей самки 221 в первой половине июня, как и на других семейных участках в первые недели после выхода детенышей на поверхность, концентрировались на территории матери, близ центра ее активности. По мере взросления участки детенышей увеличивались в размерах и сдвигались на периферию участка матери.

В июле размещение взрослых зверьков оставалось прежним, детеныши в первой декаде июля покинули колонию, причем не отмечались и в других квадратах этого обширного поселения. Но зато периодически буквально на 3-5 дней в разных квадратах появлялись расселяющиеся полувзрослые зверьки. Тем не менее, их пребывание на колонии было непродолжительным (табл. 4.8).

В августе картина заселения не изменилась. Все самки были без детенышей (табл. 4.9).

Таблица 4.8

Размеры участков обитания (м²), июль

Номер метки	Пол	Возраст	Периоды	
			1 – 15	16-31
221	♀	ad	3764,3	3549,0
251	♀	ad	2162,9	2438,7
252	♀	ad	2341,0	2379,8
253	♀	ad	3102,6	2979,7
299	♂	ad	8837,0+	8371,8+

Таблица 4.9

Размеры участков обитания (м²), август

Номер метки	Пол	Возраст	Периоды	
			1 – 15	16-31
221	♀	ad	3585,9	2974,3
251	♀	ad	2153,5	1957,2
252	♀	ad	2047,2	1829,4
253	♀	ad	2571,8	2128,3
299	♂	ad	7649,3+	7031,6+

2004 год

Детальные наблюдения были проведены в июле — августе на 2 колониях: Озере и М-15. Половозрастной состав зверьков, за которыми были проведены наблюдения, приведен в табл. 4.10.

Таблица 4.10

Половозрастной состав исследованных животных

Возраст пол	ad	sad	Juv	Общее количество
Озеро				
Самки	1	1	6	8
Самцы	1	1	5	7
Всего:	2	2	11	15
М-15				
Самки	1	1	7	9
Самцы	2	0	6	8
Всего:	3	1	13	17

Озеро

В правой части колонии недалеко от русла (рис. 4.5) постоянно обитала взрослая самка 329, у которой в июне и августе было по выводку. Детеныши, как всегда, в первые недели после выхода на поверхность держатся на весьма ограниченной территории с центром близ отверстия норы, где они живут. Со временем их активность начинает становиться все более независимой друг от друга и матери, они, по-видимому, начинают ночевать в периферических частях норы, делают исследовательские забеги на прилежащие территории и

в возрасте 1,2 — 1,5 месяцев покидают территорию матери. Ни один из родившихся на колонии детенышей не остался на колонии (табл. 4.11, 1-й период).

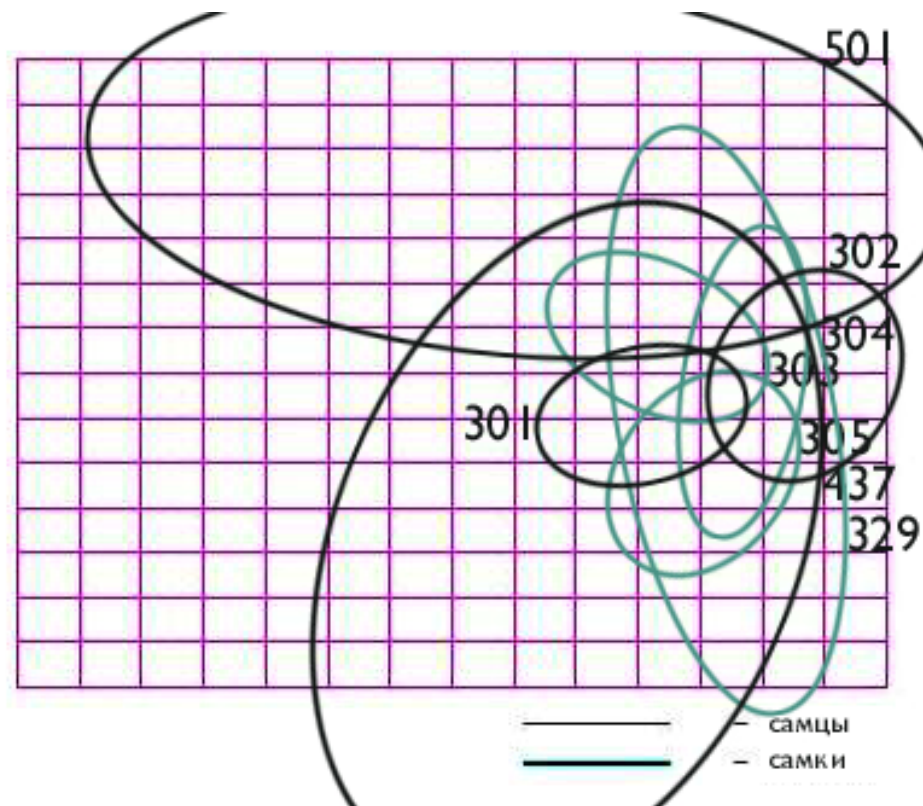


Рис. 4.5. Пространственная структура на колонии Озеро (июнь)

Таблица 4.11

Размеры участков обитания (м²), июнь

Номер метки	Пол	Возраст	Периоды	
			1 – 15	16-31
329	♀	ad	1987,2	2103,0
437	♂	ad	2123,6+	3148,1+
501	♂	ad	4101,3+	5239,6+
301	♂	juv	259,8	684,2
302	♂	juv	372,9	739,2
303	♀	juv	286,8	732,9
304	♀	juv	352,4	721,7
305	♀	juv	289,3	694,7

В начале августа на колонии зафиксировали появление двух молодых зверьков разного пола 321 и 322. Они несколько раз появлялись и на участке самки 329, но самка проявляла по отношению к ним интенсивную агрессию с погонями, атаками и прогоняла случайно появившихся на ее территории зверьков. Тем не менее, зверьки 321 и 322 весь август держались в левой части колонии (рис. 4.6), запасали растения и, вероятно, остались там на зимовку.

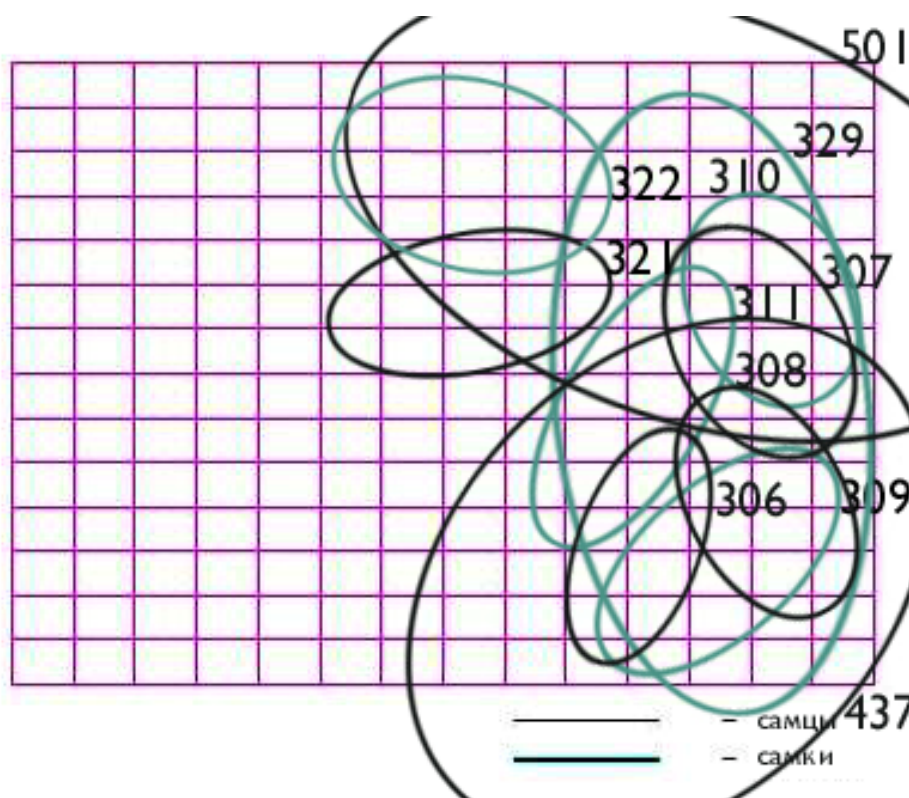


Рис. 4.6. Пространственная структура на колонии Озеро (август)

В конце июня участок обитания самки 329 (табл. 4.11, 2-ой период) сократился по сравнению с первой половиной месяца. В августе он расширился по сравнению с предыдущей половиной, но затем опять несколько сократился (табл. 4.12).

Постоянно обитавших на колонии взрослых самцов не было. Периодически пребывали на колонии самцы 437 (с колонии М-15) и 501 (с

колонии Ирис), которые широко перемещались между колониями, посещая участки 3-4 самок.

Таблица 4.12

Размеры участков обитания (м²), август

Номер метки	Пол	Возраст	Периоды	
			1 – 15	16-31
329	♀	ad	2872,1	2218,5
437	♂	ad	3729,9+	2873,8+
501	♂	ad	3712,1+	3892,0+
321	♂	sad	238,0	628,2
322	♀	sad	275,1	713,4
306	♂	juv	286,0	736,1
307	♂	juv	264,7	801,6
308	♂	juv	198,7	738,3
309	♀	juv	326,0	751,6
310	♀	juv	300,4	707,8
311	♀	juv	287,9	862,3

М-15

На колонии постоянно жили самка 436 и самец 437. У самки в июне-августе было 3 помета. На территории в начале июня были детеныши майского выводка, которые через 7 дней покинули колонию, кроме самки 440, которая осталась на территории матери в течение всего летнего сезона (табл. 4.13). Самец 437 подолгу жил на колонии, но часто уходил на другие колонии. Тем не менее, в августе он запасал именно на «М-15» и зимовать остался тоже на этой колонии. К детенышам он относился нейтрально, но они стремились избегать встреч с ним. К самке 440 в августе самец проявлял интерес, было зарегистрировано несколько следований и назо-анальных

обнюхиваний. Во время эструса самки 436 на колонии появлялся полувзрослый самец 501 (меньше весом, чем самец 437, с колонии «Ирис»), успевавший спариться с самкой в коротких перерывах между преследованиями его со стороны самца 437 (табл. 4.14).

Таблица 4.13

Размеры участков обитания (м²), июнь

Номер метки	Пол	Возраст	Периоды	
			1 – 15	16-31
436	♀	ad	2890,5	2971,0
437	♂	ad	7142,8+	8276,3+
501	♂	ad	4187,2+	5102,9+
440	♀	sad	2113,8	2572,9
441	♂	juv	215,4	762,6
442	♂	juv	278,6	801,9
443	♂	juv	301,8	739,0
444	♀	juv	361,9	815,4
445	♀	juv	297,4	715,7
446	♀	juv	302,6	792,4

Самка 440 по мере взросления ее сибсов начинала проявлять к ним агрессию, преследуя их и атакуя. Со стороны матери, самки 436, мы никогда не замечали проявления агрессии, просто по мере взросления детенышей самка начинала активно их избегать, перенося свою активность на раннее время и в другие квадраты территории. Остальные детеныши по отношению друг к другу были миролюбивы, но по мере взросления проявляли все меньше стремления к контактам и предпочитали заниматься повседневной активностью поодиночке.

Таблица 4.14

Размеры участков обитания (м²), август

Номер метки	Пол	Возраст	Периоды	
			1 – 15	16-31
436	♀	ad	1927,5	1869,4
437	♂	ad	3873,7+	4012,7+
501	♂	ad	2675,9+	1986,8+
440	♀	sad	2806,7,8	2269,7
450	♂	juv	387,0	762,7
451	♂	juv	300,5	826,4
452	♀	juv	296,4	679,8
453	♀	juv	254,9	729,6
454	♀	juv	286,5	874,2

Несколько раз на колонии регистрировали появление полувзрослых зверьков разных полов, но они не задерживались на территории более 1-3 дней, так как подвергались интенсивной агрессии со стороны взрослых зверьков (как самца, так и самки) и самки 440, если были особями мужского пола.

Анализ общих закономерностей в размещении зверьков

1. Половозрастные различия размеров участков

Провели сравнение размеров участков между разными половозрастными группами по 15-дневкам наблюдений с помощью критерия Манна-Уитни. Результаты приведены в табл. 4.15.

Установлены достоверно большие размеры участков самцов по сравнению с участками самок — это утверждение верно для взрослых животных во все периоды наблюдений.

Между размерами участков половозрелых самцов и самок, также как и детенышей самцов и самок, достоверных различий не обнаружено.

Таблица 4.15

Половозрастные различия в размерах участков

Сравниваемые выборки	Возрастная группа	Направление различий	Уровень достоверности различий
Самцы — самки	ad	>	<0,001
Самцы — самки	sad	=	>0,05
Самцы — самки	juv	=	>0,05

2. Изменения размеров участков во времени

Как видно из таблиц, характеризующих размеры участков животных, размеры все время варьируют. Мы сравнили выборки для каждой половозрастной группы между 15-дневками с помощью однофакторного дисперсионного анализа. Достоверные различия не найдены у взрослых самцов — это объясняется, по-видимому, тем, что мы не можем утверждать, что действительно оценили размеры их участков (поэтому в таблицах всюду стоят плюсы рядом с цифрами). Самцы перемещаются в отличие от всех остальных относительно оседлых групп очень широко между отдельными колониями, поэтому практически без специальных технических средств (радиометок, например) оценить размеры их участков не представляется возможным.

Размеры участков самок варьируют между периодами наблюдений довольно значительно. Причем выявлено несколько следующих тенденций: 1) незначительное уменьшение размеров участков в августе по сравнению с июнем и июлем; 2) периодические изменения размеров участков, коррелирующие с развитием детенышей: в первые 2 недели после выхода детенышей на поверхность самки используют более обширную территорию, чем в последующие две недели. Такая пульсация накладывается на общую тенденцию к снижению размеров участков самок к концу лета. У даурских пищух показано достоверное уменьшение участков обитания осенью — это, по-видимому, связано с подготовкой зверьков к зиме — они начинают более концентрированно запасать стожки, поэтому довольно сильно ограничены в своих перемещениях притяжением к ним, начинают готовить норы к зиме, совсем исчезают исследовательские забеги, весьма характерные для летнего времени. Пульсация размеров участков самок, коррелирующая с присутствием детенышей на колонии, по-видимому, объясняется активным избеганием самкой близости к детенышам. При анализе размещения участков животных видно, что по мере взросления детенышей самки часто переносят свою активность в другие квадраты территории, не только по отношению к квадратам, занимаемым детенышами, но и по отношению к предпочитавшимся ими ранее.

Размеры участков детенышей достоверно меньше в первые две недели их пребывания на поверхности, чем в две последующие, за которыми обычно следует уход детенышей с родной колонии. Определенных однонаправленных тенденций в изменении размеров территорий детенышей (аналогичных изменениям участков обитания взрослых самок) в течение летнего сезона не выявлено.

3. Перекрытие участков

Степень перекрытия участков вычисляли с помощью программы «Эллипс» для каждой 15-дневки попарно между всеми половозрастными группами. Результаты анализа приведены в табл. 4.16—4.21.

Таблица 4.16

Степень перекрытия, % (1-15 июня)

Поло- возр. группы	Половозрастные группы					
	♂ ad	♀ ad	♂ sad	♀ sad	♂ juv	♀ juv
♂ ad	32,7±12,3					
♀ ad	97,5±7,8	2,1±2,6				
♂ juv	49,2±17,8	87,3±27,1	14,7±29,3	98,3±6,6	98,3±6,6	
♀ juv	53,6±15,4	85,0±20,5	35,7±15,8	87,5±17,3	96,3±8,0	94,8±7,1

Таблица 4.17

Степень перекрытия, % (16-30 июня)

Поло- возр. группы	Половозрастные группы					
	♂ ad	♀ ad	♂ sad	♀ sad	♂ juv	♀ juv
♂ ad	32,7±12,3					
♀ ad	97,5±7,8	2,1±2,6				
♂ sad	53,9±15,9	64±15,8	0			
♀ sad	87,3±21,4	85,9±25,9	87,9±5,90	0		
♂ juv	49,2±17,8	55,4±20,1	14,7±29,3	38,3±9,4	58,1±15,9	
♀ juv	53,6±15,4	48,3±18,7	35,7±15,8	27,5±7,0	47,2±20,4	39,8±21,7

Степень перекрытия, % (1-15 июля)

Поло- возр. группы	Половозрастные группы					
	♂ ad	♀ ad	♂ sad	♀ sad	♂ juv	♀ juv
♂ ad	37,6±21,9					
♀ ad	86,9±16,5	8,9±12,0				
♂ sad	23,3±18,7	59,6±37,4	0			
♀ sad	83,3±21,7	89,1±20,3	75,3±17,9	0		
♂ juv	77,4±18,6	98,3±21,2	77,8±14,2	95,0±21,8	98,3±5,2	
♀ juv	85,4±31,7	95,2±14,9	82,3±16,0	78,9±21,5	94,6±12,4	89,7±4,7

Таблица 4.19

Степень перекрытия, % (16-31 июля)

Поло- возр. группы	Половозрастные группы					
	♂ ad	♀ ad	♂ sad	♀ sad	♂ juv	♀ juv
♂ ad	53,1±22,5					
♀ ad	91,6±17,9	5,6±12,1				
♂ sad	22,8±35,1	24,8±30,8	0			
♀ sad	93,0±17,8	88,6±34,0	53,9±17,1	0		
♂ juv	19,3±15,4	14,1±6,2	10,8±6,8	6,8±7,3	37,8±20,1	
♀ juv	23,8±17,9	17,9±8,3	24,1±9,4	12,0±6,5	36,5±17,8	30,6±14,2

Степень перекрытия, % (1-15 августа)

Поло- возр. группы	Половозрастные группы					
	♂ ad	♀ ad	♂ sad	♀ sad	♂ juv	♀ juv
♂ ad	21,8±20,5					
♀ ad	83,6±10,3	3,7±6,9				
♂ sad	29,8±15,3	38,3±21,9	0			
♀ sad	71,2±20,8	58,5±30,6	58,9±11,0	0		
♂ juv	67,8±21,9	96,3±5,4	30,1±15,7	60,7±7,8	90,3±3,9	
♀ juv	69,4±30,5	90,1±15,8	34,8±16,1	60,7±9,2	95,3±2,1	93,0±9,1

Таблица 4.21

Степень перекрытия, % (16-31 августа)

Поло- возр. группы	Половозрастные группы					
	♂ ad	♀ ad	♂ sad	♀ sad	♂ juv	♀ juv
♂ ad	31,6±17,8					
♀ ad	80,1±8,9	9,6±3,3				
♂ sad	0	0	0			
♀ sad	79,5±12,8	54,3±6,8	0	0		
♂ juv	17,3±10,1	9,3±6,3	0	12,0±7,1	45,7±20,6	
♀ juv	23,5±20,1	11,3±5,4	0	9,5±5,2	53,6±36,2	57,4±33,1

Как видно из таблиц, почти полностью перекрываются участки взрослых разнополых зверьков, участки взрослых самок практически не перекрываются — следует отметить, что в исследованной популяции взрослые самки занимали отдельные пятна поселений, отстоящие друг от друга более, чем на 100 м, в единственном случае — на колонии «Склон» — взрослые самки жили на расстоянии, меньшем, чем 70 м, но при этом использовали абсолютно разные части поселений. Участки детенышей перекрываются весьма сильно между собой и с участком матери в первые 15 дней после выхода первых на поверхность, в последующем территории обособляются. Полувзрослые зверьки совместно используют территорию.

Вообще нужно подчеркнуть, что данные по пространственному перекрыванию участков обитания даурских пищух, приведенные выше в таблицах 5.17–5.22, не отражают того факта, что животные даже при одновременной активности практически не встречаются друг с другом — они действительно могут использовать одни и те же квадраты территории, но в разное время суток.

4.1.2. Социальная структура

4.1.2.1. Общие характеристики социального поведения

Временные затраты на социальную активность

Большую часть времени, проводимого на поверхности, пищухи кормятся, часть времени пищухи исследуют территорию, запасают корм. Социальное поведение занимает всего 0,84 % в бюджете времени, проводимого на поверхности (табл. 4.22). Социальные взаимодействия происходят при случайных столкновениях зверьков во время повседневной активности (кормодобывание, обследование территории) и при целенаправленном поиске партнера. Вероятность взаимодействия в каждом конкретном случае определяется совокупностью многих факторов.

Таблица 4.22

Доля времени, отводимая на социальное поведение, в бюджете времени, проводимого на поверхности в соответствующий период
летне-осеннего сезона

	Период	продолжительность наблюдений (мин)	продолжительность суммарная контактов (сек)	доля внутривид. контактов в бюджете времени, в %
	весь период	9515	4790	0,84
1	7.06 – 15.06	1205	1698	2,3
2	16.06 – 21.06	1099	72	0,1
3	3.07 – 15.07	3023	1703	0,94
4	28.08 – 13.09	2037	586	0,48
5	26.09 – 10.10	2151	749	0,58

Чтобы отследить влияние сезонных и выявить тенденции изменения вероятности социальных взаимодействий, был проведен анализ ряда социальных параметров: частоты встречаемости контактов разного типа, частоты встречаемости серий контактов, временные затраты на социальное поведение в бюджете времени, проводимого на поверхности, отдельно для 15-дневных периодов наблюдений (таблицы 4.23 – 4.25). В течение всего периода наблюдений в числе наиболее часто встречающихся были: чистка (в 1 период — 13,2 % от общего количества социальных контактов за период,

во 2 период — 33%, в 3 период — 22 %, в 4 период — 22,8 %, в 5 период — 42,9 %); тактильный контакт (в 1 период — 25 %, во 2 период — 16,7 %, в 3 период — 0%, в 4 период — 11,4 %, в 5 период — 7,1 %) ; подход (11,8%, 16,7%, 12,7 %, 20%, 14,3%, соответственно); преследование (10,3 %, 0 %, 14,7 %, 11,4 %, 42,9 %, соответственно); следование (0 %, 16,7 %, 0 %, 0 %, 14,3 %); подставление под чистку (0 %, 0 %, 11,3 %, 14,3 %, 7,1 %).

В таблице 4.23 нет чётких зависимостей, однако, судя по впечатлениям социальная активность в значительной степени определяется половой активностью животных:

- 1) Изменение доли социальной активности пропорционально изменению продолжительности наблюдений в 3, 4 и 5 периодах, отсюда можно предположить, что социальная активность менялась незначительно.
- 2) Во 2-м периоде социальная активность резко падает по сравнению с 1-м, 3, 4 и 5 периодах, причём 2 период непосредственно следует за 1, а 1, 3, 4 и 5 периоды отстоят друг от друга на 13 и 45 дней (табл. 6.2) (видимо, на полтора и полцикла).

В наших наблюдениях садки наблюдались в 1 и 3 периодах, тактильные контакты и подходы, часто сопровождающие садку, были чаще наблюдаемы в 1 и 3 периодах. У нас, однако, нет данных по численности беременных самок, чтобы подтвердить вышеизложенную гипотезу о причине периодичности социального поведения.

Доля времени, отводимая на социальное поведение, варьирует в зависимости от периода. Из таблицы следует, что период с 7.06 по 15.06 характеризуется большей склонностью пищух к социальному поведению, чем в остальные периоды. Период с 16.06 по 21.06 — меньшей склонностью.

Таблица 4.23

Доля функциональной группы контактов в % от бюджета времени,
проводимого вне норы

Функц группы	7.06 - 15.06	16.06 - 21.06	3.07 - 15.07	28.08 - 13.09	26.09 - 10.10	за весь период
чистка	0.12	0.01	0.2	0.03	0.02	0.38
тактильный контакт	0.79	0.09	0.14	---	---	1.02
стояние	0.05	---	0.05	---	---	0.1
половое поведение	0.01	---	0.005	---	---	0.015
поведение обследования	---	0.01	---	---	---	0.01
агрес-е повед-е	0.13	---	0.43	0.02	0.3	0.89
подход тактильный контакт	0.02	---	---	---	---	0.02
подход чистка	---	---	0.06	0.02	---	0.08
подход садка	---	---	---	---	---	---
подход подст-я под чистку	---	---	---	---	---	---
налезания	0.01	---	---	---	---	0.01

Примечание. Числа меньше 0.001 не внесены в таблицу.

Исходя из данных таблицы 4.23, видно, что:

Тактильные контакты длились больше всех других контактов, но подавляющая часть их приходилась на 1-ю половину лета, стояние и половое поведение более, чем на 90 % также прошли в 1-ю половину лета; агрессивное поведение также занимало значительную долю времени, проводимого пищухами вне норы, возрастание агрессивного поведения приходилось на 1, 3, 4 и 5 периоды (2 период следовал сразу за 1, а между 3, 4 и 5 периодами были значительные промежутки времени), возможно, что агрессивное поведение менялось циклически.

Подход (неторопливое приближение к конспецифику, часто с остановками) рассматривается как подготовительный этап к совершению взаимодействия, поэтому этот контакт имеет разное функциональное значение, входит в разные функциональные группы. Из таблицы видно, что продолжительность подходов почти равномерно распределена по разным функциональным группам и по периодам.

В таблице 4.24 дано распределение по сезонам серий контактов разной длительности (количества контактов в серии).

Разброс продолжительности одиночных и серийных контактов не даёт возможности их сравнения по признаку продолжительности, однако видно, что разброс по этому признаку характерен для любых серий контактов. Возможно, что количество разных контактов в серии абсолютно не отражается на её продолжительности. Возможно, что есть контакты, которые затягивают взаимодействие (этот вопрос в работе не исследуется).

В таблице 4.26 дано распределение серий контактов различной сложности по половозрастным группам. Видно, что у взрослых особей были серии всех степеней сложности. 3-х сложных серий у взрослых пищух было заметно меньше, чем других серий. В настоящее время нет объяснений этому факту.

Распределение по сезонам серий контактов разной длительности
(количество контактов в серии)

Период	Серия из 1 контакта	Серия из 2 кон-тов	Серия из 3 кон-тов	Серия из большего кол.конт.	Суммарная продолж. контактов	количество серий в периоде
7-15 июня	1-80 (11) 44	4-120 (8) 30	6-92 (2)	12-302 (4) 15	1698	14
16-30 июня	5 (1)	3 (1)	64 (1)	---	72	2
3-15 июля	1- 150(25) 44	2-70 (11) 19	10-60 (11) 19	20- 390(10) 17	1703	32
28 августа- 13 сентября	1-150 (4) 23.5	2-17 (7) 41	4-6 (4) 23.5	13-15 (2) 12	586	13
30 сент - 10 октября	1-165 (8) 73	5-19 (2)	---	8 (1)	749	3
Всего	51 конт.	29 серий	19 серий	17 серий		

Примечание. Слева — разброс продолжительности серий контактов в сек,
справа — количество серий контактов, наблюдавшихся в
соответствующий период,
% внизу — доля данного взаимодействия от количества их в
периоде.

Распределение серий контактов различной сложности по половозрастным группам

серии	Самцы			Самки		
	детёныш и	подр-и	взр-е	детёныш и	Подр- и	взр-е
одиночные контакты	1	11	35	2	2	14
2-сложные серии	0	9	14	1	1	18
3-сложные серии	1	6	4	0	1	9
более сложные серии	1	7	16	0	1	18

4.1.2.2. Взаимоотношения между зверьками

Отношения между взрослыми самцами

Контакты самцов отмечали только на территории размножающейся самки. Все контакты носили агонистический однонаправленный характер. Во всех зарегистрированных нами встречах самцов отмечалась асимметрия в размерах и, следовательно, в возрасте самцов, которая, по-видимому, и определяла направленность агрессии. Старшие самцы всегда атаковали и преследовали младших.

Отношения между взрослыми самками

Взрослые самки в наблюдавшейся нами популяции практически не встречались друг с другом, поскольку их участки обитания отстояли друг от друга на значительное расстояние. В тех случаях, когда участки обитания

самок перекрывались друг с другом, встречи наблюдались очень редко — самки стремились избегать друг друга — и носили нейтральный характер.

Несколько раз мы отмечали заходы молодых половозрелых самок на территорию взрослой самки. В этих случаях самки-резиденты интенсивно атаквали и преследовали чужих.

Отношения между взрослыми самцами и самками

Самец, живущий продолжительное время на территории, перекрывающейся с участком обитания определённой самки, регулярно посещает участки обитания ещё двух-трёх самок, где может оставаться на непродолжительное время. Отношение самки к знакомому самцу носит нейтрально-дружелюбный характер. В период эструса самка, по-видимому, не проявляет агрессии и к незнакомым самцам. К молодым половозрелым самцам-пришельцам самка поначалу агрессивна, а затем её отношение становится нейтральным.

Отношения между взрослыми зверьками и молодыми

Между самкой и её детёнышами сохраняются дружелюбно-нейтральные отношения в течение всего периода до ухода детёнышей, при этом мы не отмечали у самки стремления взаимодействия с детёнышем. До определённого возраста у детёнышей проявляется тяга к матери. Они её ищут, при встрече вступают в контакт. Позже детёныши начинают избегать встреч с самкой. При неожиданной встрече зверьки чаще всего расходятся, или детёныши подставляются самке под чистку. Взрослых самцов детёныши избегают. При появлении на территории самки чужих детёнышей или подростков агрессию по отношению к ним проявляют как взрослые самки, так и взрослый самец, но не детёныши.

Отношения между детёнышами

Взаимодействия между детёнышами в раннем возрасте почти не наблюдали, по мере взросления их количество увеличивается. Элементы игр наблюдали очень редко и они были кратковременными. Можно отметить, что детёныши в первую неделю после выхода из норы привязаны к

убежищу, мало кормятся, почти не взаимодействуют. В более поздний период развития детёныши большую часть времени пребывания вне норы кормятся. Во время кормёжки избегают взаимных контактов. Если они попадают в непосредственную близость другого зверька, то расходятся в разные стороны. Детёныши не проявляют агрессии к чужим детёнышам или подросткам. Однако мы наблюдали случаи, когда самка-детёныш начала проявлять агрессию к своим однопомётникам, именно эта самка осталась на территории своей матери. К чужим самкам — детёнышам и подросткам — она проявляла интенсивную агрессию, в то время как её взаимодействия с чужими молодыми самцами носили дружелюбный характер.

Суммируя наши данные по взаимоотношениям между зверьками, можно сделать следующие выводы:

Тяга к социальным контактам присуща и взрослым, и подросткам, и детёнышам, детёнышам присуще игровое поведение и тяга к матери, у взрослых социальное поведение выражается в виде поиска полового партнёра и защиты территории.

4.2. Звуковая коммуникация

4.2.1. Звуковые реакции и контексты их издавания

В выборках можно выделить практически идентичные группы, в которой по акустическим характеристикам все дискретные типы нот объединяются в определенный тип дистантных вокализаций. У даурских пищух выявлено 3 основных типа дистантных акустических вокализаций: циканье, песня и трель. Отмечался еще один тип — припевки, здесь он не рассматривается, т.к. по нему данных мало, на сонограммах внешне он походит на песню, но с минимально выраженными частотной модуляцией и перепадом основной частоты; обычно его можно слышать между трелями или после них.

Циканье

Циканьем мы называем сигнал, который в ряде работ по акустике млекопитающих (Сребродольская, 1989; Никольский, 1984; 1992 и др.) называется предупреждающим об опасности сигналом. Человек различает его на расстоянии до 200–300 м.

По времени это очень короткий сигнал (его длительность редко превышает 100 мс), с относительно невысокой частотной модуляцией и большим перепадом основной частоты. Начальная частота отдельной ноты («цика») одновременно всегда является максимальной, а частотный диапазон, на который приходится начало цика, лежит преимущественно в области от 10 до 15 кГц. Конечные частоты, соответствующие минимальным, варьируют в среднем от 4 до 7,5 кГц. Характер частотной модуляции может быть изменчивым (рис. 4.7) в зависимости, видимо, от ситуаций (здесь этот вопрос не рассматривается).

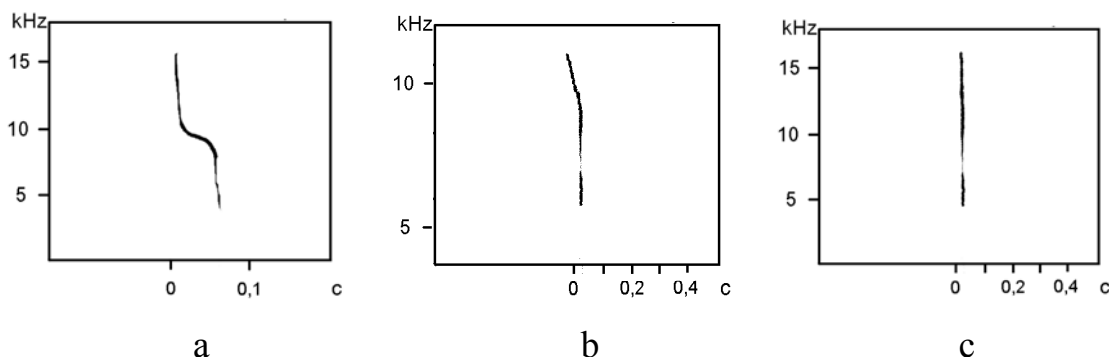


Рис. 4.7. Сонограммы циков даурской пищухи

Кроме одиночных циканий, часто встречаются их серии. Они издаются чаще одной или двумя пищухами, независимо от пола и возраста, от 3 до 10 раз за 1 мин, но в период реальной опасности (например, появление пернатого хищника) в переключке принимает участие большее количество пищух. Число циков в серии до 20–30, с широко варьирующим интервалом (от 1 до десятков секунд).

Циканья пищухи издают в любых местах колоний, в том числе непосредственно у норы, во время запасания, кормления, но пищуха, издающая серию, после первого цика обычно сидит насторожившись. Настораживаются и нередко убегают в норы и пищухи — «приемники» сигнала. Во время циканья зверек приподнимает переднюю часть головы и прижимает уши.

Песня

Другим дискретным типом дистантных вокализаций является песня. Она бывает различима человеком на расстоянии 500–600 м. Песни издают только самцы.

Начальные ноты песни очень короткие, с малым числом сегментов (редко 2), постепенно эти характеристики растут, как и интервал между импульсами (нотами). Число нот может превышать 50, обычно до 43–44 (рис. 4.8). Для человеческого уха завершающая часть песни даурской пищухи является несколько лучше распознаваемой, что выражается в сонограммах увеличением амплитудной и уменьшением частотной компонент ноты. Основной частотный диапазон располагается в среднем между 5 и 7 кГц, в maximum частоты доходят до 10–11 кГц, а в minimum — до 3 кГц. Значения максимальных частот, как правило, растут в первой трети сигнала, а затем, в течение двух других третей, снижаются. Общая длительность песни может превышать 5 с.

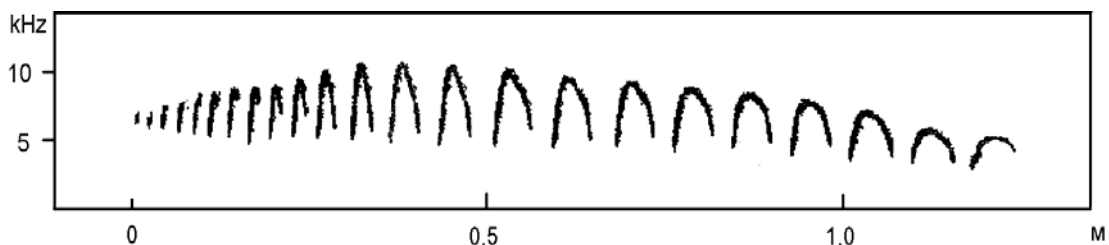


Рис. 4.8. Сонограмма песни даурской пищухи

Песни типичны для брачного периода. В сезон расселения/запасания пищух (начиная с конца июня — начала июля и до осени) встречаются

отклонения от основного типа, которые могут, при известном навыке, различаться на слух.

Песня, можно сказать, самый "независимый" от других типов вокализаций сигнал — он в большую часть годового цикла (кроме сезона расселения/запасания) не связан ни с циками, ни с трелями.

Перед песней самец прекращает перемещаться и питаться, сидит в течение некоторое время неподвижно, глядя в одну точку; часто перед этим он выходит из норы. Во время песни зверек поднимает переднюю часть головы выше линии спины в 1,5 раза (перед песней голова находится выше линии спины лишь в 1,2–1,3 раза), песню издает с открытым ртом (угол раскрытия рта примерно 100-110°) (рис. 4.9). После песни положение с высоко поднятой головой остается неизменным еще несколько десятков секунд, либо голова через 3-10 секунд опускается в обычное положение, и пищуха возобновляет прерванную деятельность (например, кормежку) либо убегает в нору.



Рис. 4.9. Пищуха-самец издает песню

Трель

Еще одним типом дистантного звукового сигнала является трель. Она появляется чаще с июля (самое раннее — середина июня), число их достигает максимума к августу и, видимо, слабо меняется вплоть до октября. Способностью издавать трели обладают как самцы, так и самки.

Этот сигнал намного менее продолжительный, чем песня, он различим человеком на расстоянии до 300 м. Трели состоят из 4–7 нот,

представляющих собой относительно слабо частотно-модулированные импульсы с нисходящей основной частотой (количество сегментов обычно 1–2, реже 3). Максимальные частоты достигают 12–13 кГц, но обычно располагаются в диапазоне до 10 кГц. К концу трели они резко понижаются до 6 кГц. Минимальные частоты (приходящиеся в 75–80% случаев на конец ноты) располагаются между 5 и 8 кГц. Более половины трелей начинаются с ноты, на сонограммах сходной с циком и имеющей близкие характеристики. Длительность трели в среднем около 500 мс (рис. 4.10).

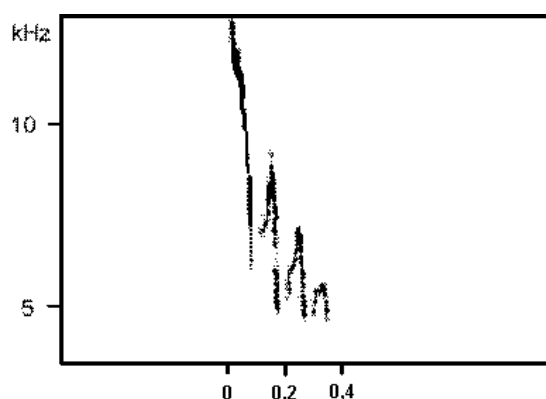


Рис. 4.10. Сонограмма трели даурской пищухи

Трели часто объединяются в серии, в которых количество отдельных сигналов составляет в среднем 4–5, иногда до 10 и более. Они, как правило, издаются различными особями, как с одной колонии, так и с разных. Между трелями в сериях интервалы колеблются от 300 мс до нескольких секунд.

В период расселения молодняка с трелями часто ассоциируются песни. Интервал между концом песни варьирует от 1–2 секунд до 30–40 секунд. Чаще трели начинает самец, закончивший песню, после 2–3 трелей в серию могут включаться трели других пищух, в т. ч. и самок.

Кроме ассоциаций песен с трелями, известны ассоциации трелей с циками — трели, в основном одиночные, обычно вклинивались в однородные серии циков или, что реже, завершали их.

Перед издаванием трели пищуха сначала пригибается, затем резкими движениями несколько (до 3-4 раз) выбрасывает голову вверх, приподнимаясь на передних лапках. Во время трели голова с широко открытым (примерно на 110-120[°]) ртом закинута по диагонали вверх, в паузах немного опускается; высота головы при трелях в общем такая же, как при песнях. Возврат к обычным положению и деятельности происходил быстрее, чем после песни.

Участвующие или готовящиеся к участию в сериях пищухи, когда слышат некоторые из чужих трелей, могут поворачиваться по направлению на источник сигнала. Остальные зверьки на них не реагируют или проявляют слабую реакцию: останавливаются на 1–2 секунды и после этого продолжают прерванную деятельность.

4.2.2. Индивидуальная специфика вокализаций

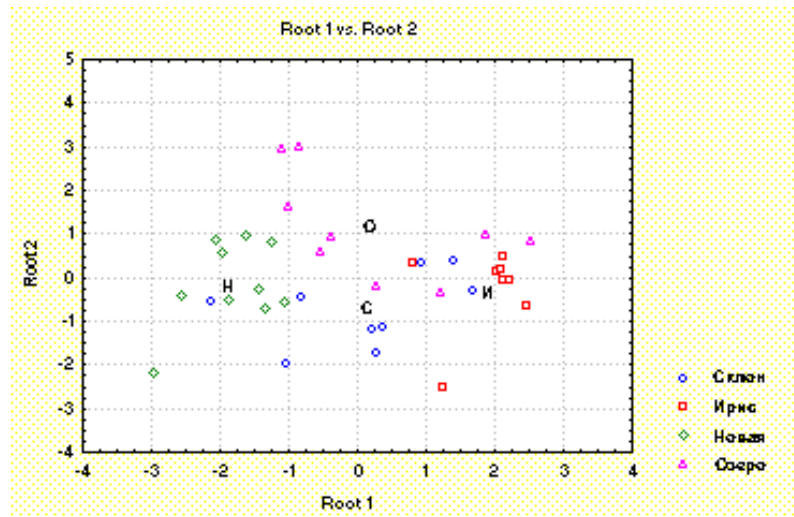
Дискриминантный анализ для 4 колоний (Склон, Новая, Озеро, Ирис) с известными зверьками-исполнителями показал существование одной статистически значимой дискриминантной функции. Первые две дискриминантные функции объясняют 92,86% наблюдаемой вариабельности, первая — 72,68% (рис. 4.11а). Несмотря на перекрытие разными группами точек на плоскости двух первых дискриминантных функций, их средние значения (центроиды) располагаются отдельно. Однако только колонии Ирис от Новой и Новая от Озера достоверно отличаются друг от друга. Из 46 сигналов с этих колоний с помощью выявленных функций около 70% сигналов было корректно классифицировано.

Затем в анализ была включена колония Кусты (рис. 4.11б).

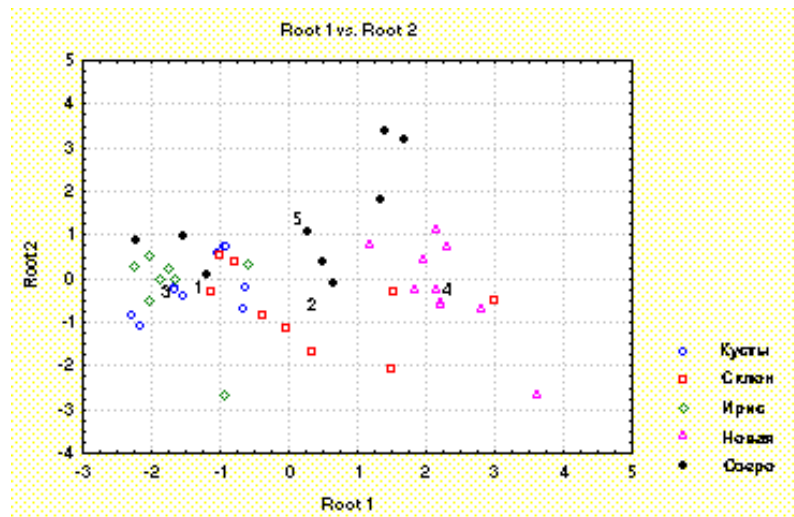
В результате выявлено почти полное совпадение как областей точек групп Кусты и Ирис, так и их центроидов дискриминантных функций. Повысилось число достоверных отличий. Кусты достоверно отличаются от Новой и Озера; Склон — от Ириса и Новой; Ирис — от Новой и Озера; Новая — от Кустов, Склона и Озера. Корректность классификации уменьшается, но

ненамного — только 67,39 % сигналов были правильно классифицированы в этом случае.

Это обстоятельство позволяет нам предположить, что на колониях Кусты и Ирис (расстояние между этими колониями около 500 м) вокализации принадлежат одному и тому же самцу.



а



б

Рис. 4.11. Графики дискриминантных функций

Обозначения:

а — анализ для 4 колоний, б — то же с включением 5-й колонии (Кусты)

4.2.3. Пространственная структура звуковой активности

Песни издаются самцами с определенных точек участка их обитания (Рис. 4.12). В дни эструса самки, когда самец практически неотрывно следует за самкой, он издает песни по пути своего следования. Причем самцы-чужаки не поют в это время. Одиночные песни отмечались и на окраинах.

Циканья издаются с разных точек участка, тяготея к местам концентрации наземной активности пищух и к отверстиям нор (Рис. 4.13). Тем не менее, абсолютные максимумы на квадрат разметки нами зафиксированы по каждому месяцу в удалении от сгущений центров активности.

Трели издаются в разных точках участка (рис. 4.14). Особенно это показано для августа, когда большая часть трелей на квадрат разметки колонии была связана с самыми удаленными от центров активности других пищух частями участка самца.

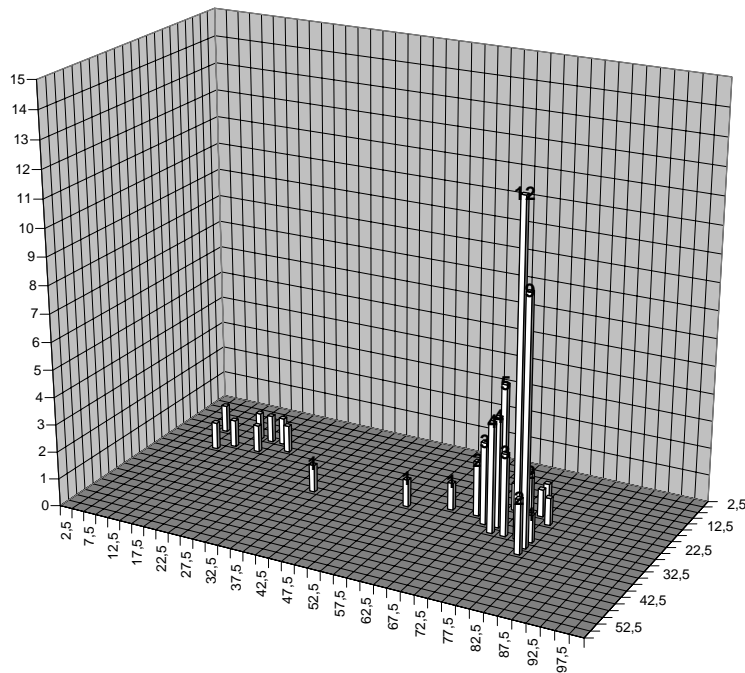


Рис. 4.12. Расположение мест издавания песен на колонии Склон в I-й

половине июня

Оси X и Y — разметка, ось Z — число вокализаций этого типа

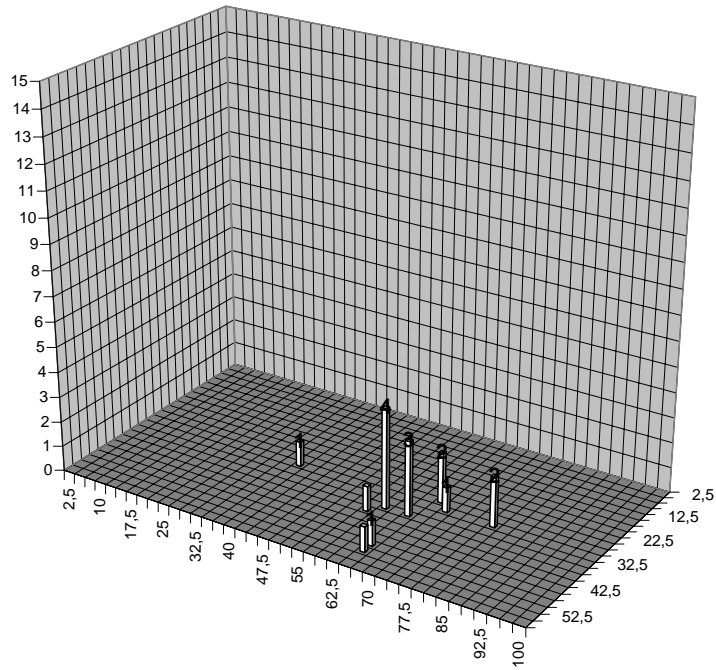


Рис. 4.13. Расположение мест издавания циканий на колонии Склон в I-й половине июня. Обозначения осей см. рис. 4.12.

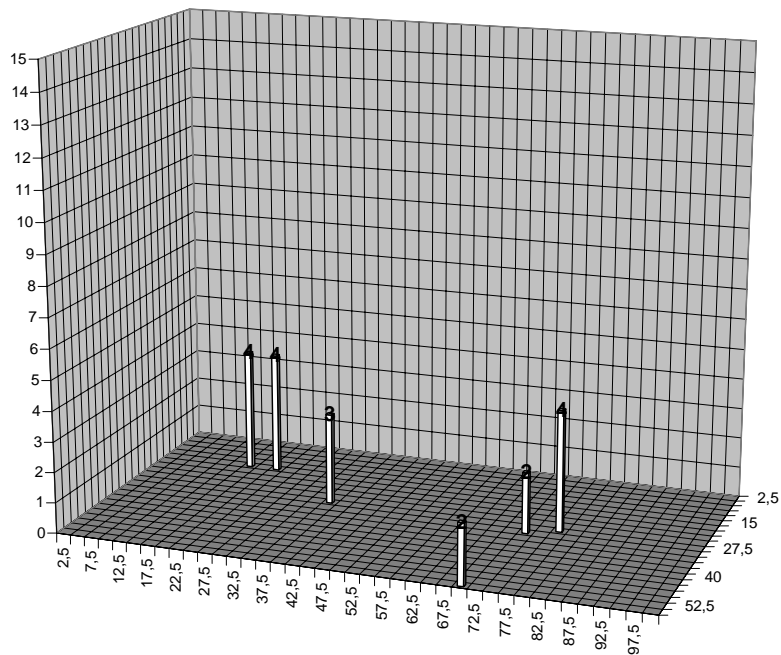


Рис. 4.14. Расположение мест издавания трелей на колонии Склон во II-й половине августа. Обозначения осей см. рис. 4.12.

Пространственные и коммуникативные группировки

Использование территории и обмен трелями носит неслучайный характер. При анализе социограмм, иллюстрирующих распределение трелей, установлено, что во всех случаях трелями обменивались особи, обитающие на одном и том же участке — у которых степень перекрытия индивидуальных участков более 70%. При совместном обитании двух самок и самца мы наблюдали, что самки издают трели не друг после друга, а только в ответ на трели самца. Обычно зверьки издают подряд несколько трелей, разделенных большим временным промежутком, чем между звуками трели. Очередность реплик разных зверьков варьирует: например, самец может издать повторно две трели, затем вступает самка; либо самец и самка кричат поочередно и т.д. сигнал, действительно, часто издается в форме переклички, но все же далеко не всегда (к примеру, если второй зверек не отзывается, первый может издать несколько трелей подряд). 3 раза мы наблюдали смену доминирующего самца на участке обитания самок, при этом постепенно самки начинали обмениваться трелями с новым доминантом, не отвечая на трели предыдущего доминанта. Мы не установили связи коммуникативных группировок с запасующими группировками, поскольку самцы у даурской пищухи вообще принимают малое участие в запасании.

4.2.4. Сезонная и суточная динамика вокализаций

Сезонная динамика вокализаций

Песни, 1990 год

При сравнении частот песенной активности различных 15-дневков были выявлены следующие различия (рис. 4.15):

- частота исполнения в 1-ую половину июня была достоверно меньше, чем в 1-ой половине августа, и достоверно больше, чем во второй половине сентября;

- частота исполнения во 2-ой половине июля достоверно больше, чем во 2-ой половине сентября;

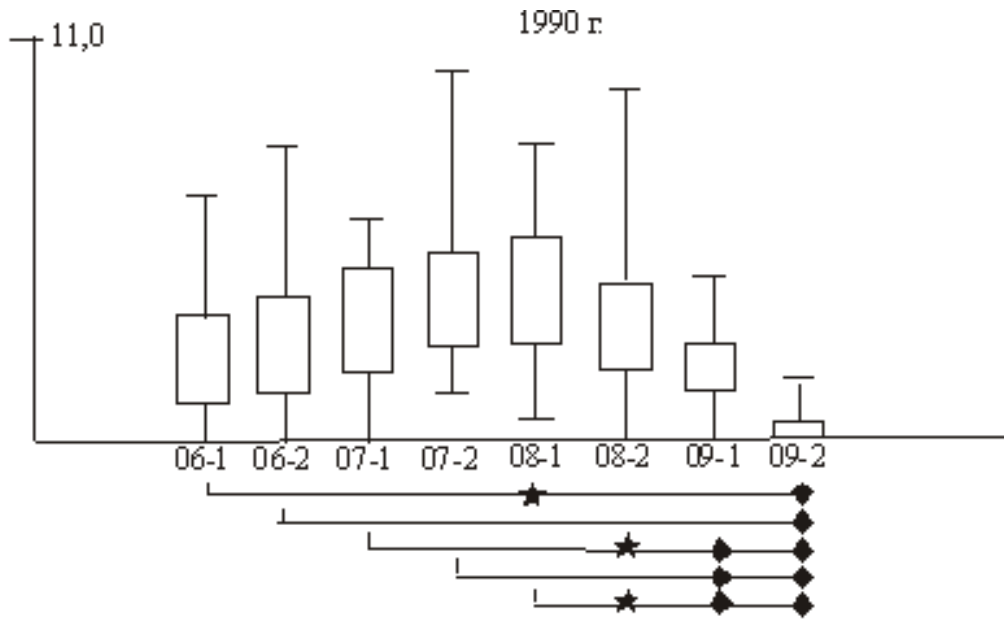


Рис. 4.15. Диаграммы размаха сезонных изменений частот встречаемости песен в 1990 г.

Примечания по рисункам:

По вертикали: частота встречаемости / 1 ч. По горизонтали: 15-дневные блоки, где 2 первых цифры – месяц, последняя – 1-я или 2-я половина.

- ☐ — средние значения или «ящик» (25–75% выборки);
 — стандартное отклонение или «усы».

Снизу под диаграммой приведены результаты попарного сравнения выборок:

- ┆ — 1-й член пары;
 ★ — 2-й член пары, отличающийся от 1-го с $p < 0,05$;
 ◆ — 2-й член пары, отличающийся от 1-го с $p < 0,01$.

В остальных случаях различия в парах недостоверны.

- частота исполнения в 1-ой половине июля достоверно больше, чем во 2-ой половине августа и 2-ой половине сентября;

- частота исполнения в 1-ой половине августа достоверно больше, чем во 2-ой половине августа и 2-ой половине сентября;

- частота исполнения во 2-ой половине августа достоверно больше, чем во 2-ой половине сентября.

Трели, 1990 год

При попарном сравнении частот трелей в разные месяцы и 15-дневки летне-осеннего периодов активности пищух достоверных различий не выявлено (рис. 4.16).

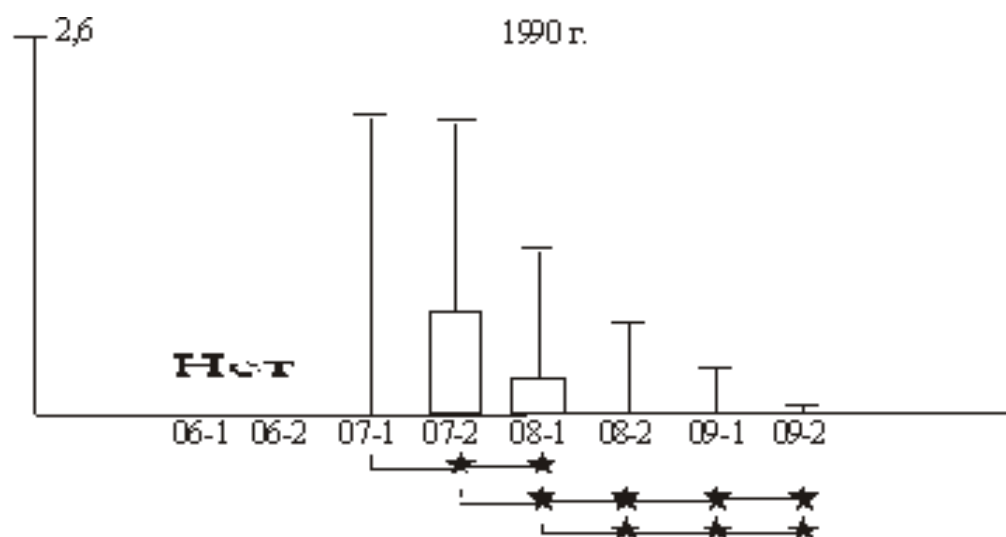


Рис. 4.16. Диаграммы размаха сезонных изменений частот встречаемости трелей в 1990 г.

Примечания по рисункам см. рис. 4.15

Песни, 1991 год

При сравнении частот песенной активности различных 15-дневок были выявлены следующие различия (рис. 4.17):

- частота исполнения в 1-ой половине июня достоверно больше, чем во 2-ой половине июня, в 1-ой половине сентября и 2-ой половине октября;

- частота исполнения во 2-ой половине июня достоверно меньше, чем в 1-ой половине июля;

- частота исполнения в 1-ой половине июля достоверно больше, чем в 1-ой половине сентября и 2-ой половине октября;

- частота исполнения в 1-ой половине октября достоверно больше, чем во 2-ой половине октября.

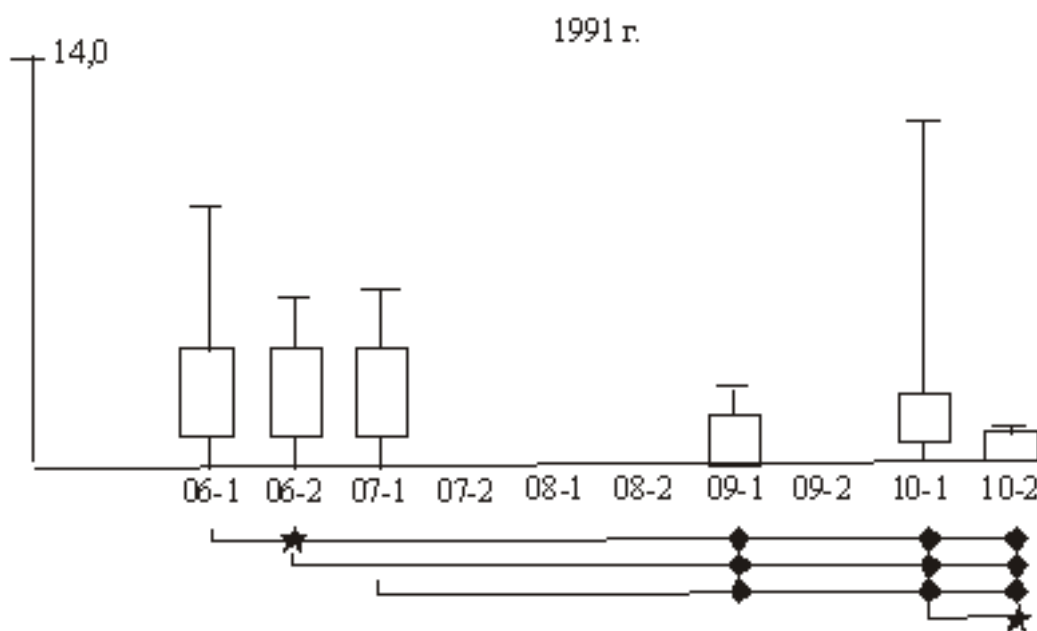


Рис. 4.17. Диаграммы размаха сезонных изменений частот встречаемости песен в 1991 г.

Примечания по рисункам см. рис. 4.15

Трели, 1991 год

При попарном сравнении частот трелей в разные месяцы и 15-дневки летне-осеннего периодов активности пищух были выявлены следующие различия (рис. 4.18):

- частота исполнения в июне достоверно меньше, чем в 1-ой половине сентября и в 1-ой половине октября;

- частота исполнения в 1-ой половине сентября достоверно больше, чем во 2-ой половине октября;

- частота исполнения в 1-ой половине октября достоверно больше, чем во 2-ой половине октября.

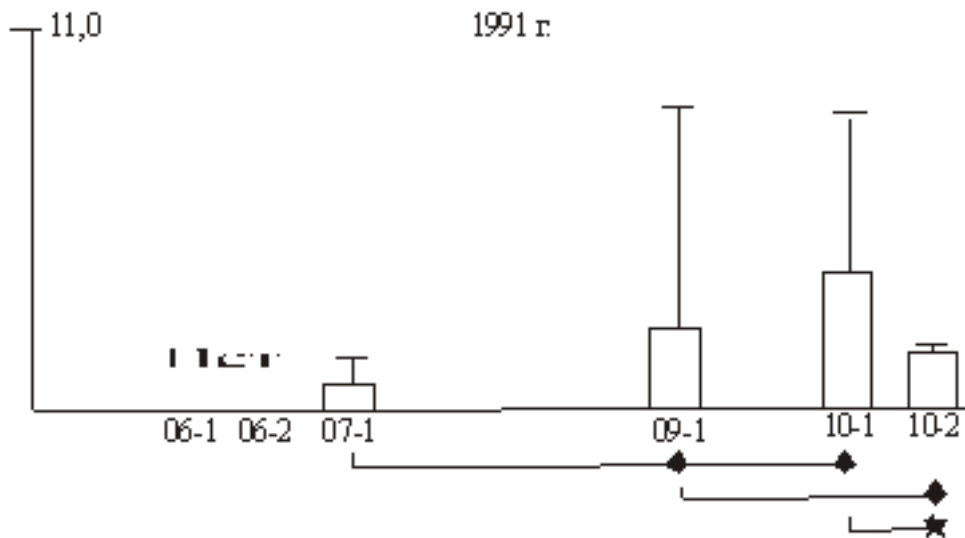


Рис. 4.18. Диаграммы размаха сезонных изменений частот встречаемости трелей в 1991 г. Примечания по рисункам см. рис. 4.15

Песни, 1995 год

При сравнении частот песенной активности различных 15-дневок были выявлены следующие различия (рис. 4.19):

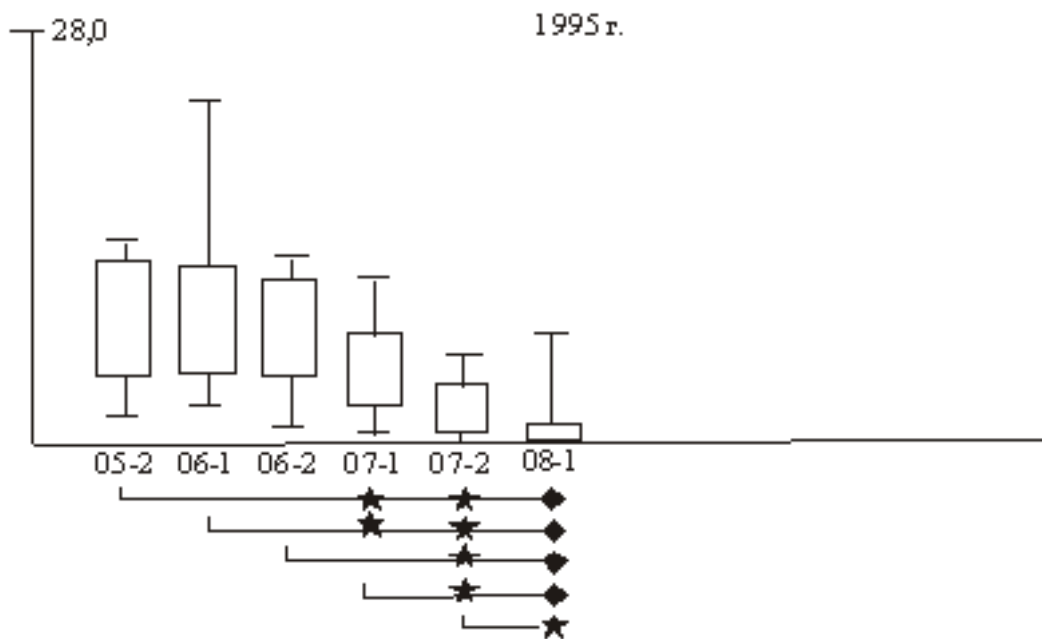


Рис. 4.19. Диаграммы размаха сезонных изменений частот встречаемости песен в 1995 г.

Примечания по рисункам см. рис. 4.15

- частота исполнения во 2-ой половине мая достоверно меньше, чем в 1-ой половине июля, 2-ой половине июля и в 1-ой половине августа;
- частота исполнения в 1-ой половине июня достоверно больше, чем в 1-ой половине июля, 2-ой половине июля и 1-ой половине августа;
- частота исполнения во 2-ой половине июня достоверно больше, чем во 2-ой половине июля и 1-ой половине августа;
- частота исполнения в 1-ой половине июля достоверно больше, чем во 2-ой половине июля и 1-ой половине августа.

Трели, 1995 год

Частота исполнения в 1-ой половине августа достоверно больше, чем в июне и 1-ой половине июля (рис. 4.20).

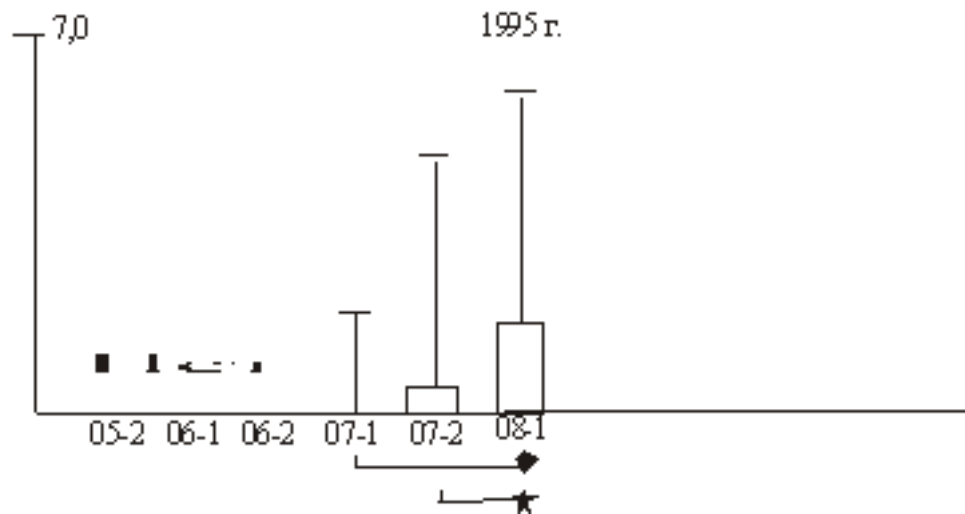


Рис. 4.20. Диаграммы размаха сезонных изменений частот встречаемости трелей в 1995 г.

Примечания по рисункам см. рис. 4.15

Таким образом, песни достоверно чаще во все годы на протяжении большей части лета, чем осенью или перед ней. С августа число песен постепенно снижалось. Трели появляются в среднем в начале июля. Их частота встречаемости может быть низка и относительно стабильна, как в

1990 году, либо нарастать к концу лета — началу осени, как это имело место в 1991 и 1995 годах.

Суточная динамика вокализаций

В мае 1995 г. среднее число песен в этот период несколько больше утром, чем вечером (рис. 4.21а), несмотря на то, что достоверно выявлена лишь одна пара сопоставления. Циков было очень мало и достоверных различий нет (отдельные сигналы были слышны в вечерние часы).

В июне сохраняется преобладание утренних песен над вечерними (из 10 достоверных различий на них приходится 8); утром примерно до 8 ч песни слышны регулярнее, чем после 8 ч (рис. 4.21б). Постепенно возрастает количество циканий с 5 достоверными различиями, причем если в начале июня они преобладают утром (рис. 4.22а), то к концу месяца — вечером (рис. 4.22б). Возможно, такой всплеск циканьями связан с предполагаемым началом поверхностной активности молодняка.

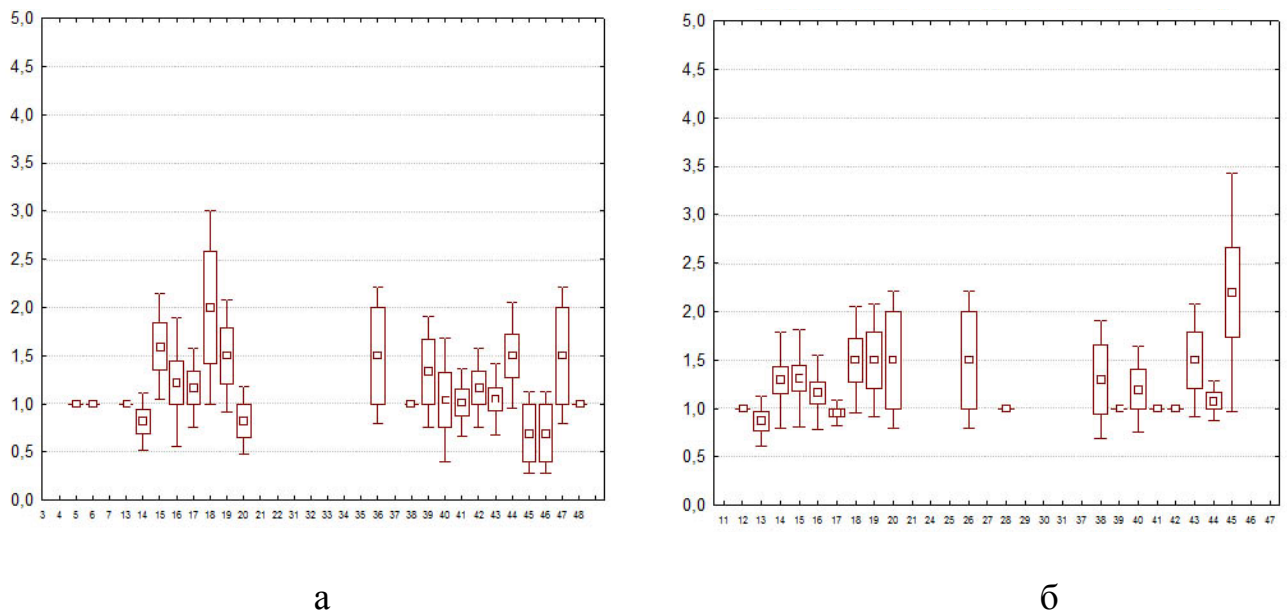


Рис. 4.21. Суточная динамика песен пищух в 1995 г.:

а — май, б — июнь. Обозначения осей: абсцисс — обозначения 30-минутных периодов, ординат — средняя частота вокализаций

□ среднее
 □ кватиль
 | ст.откл.

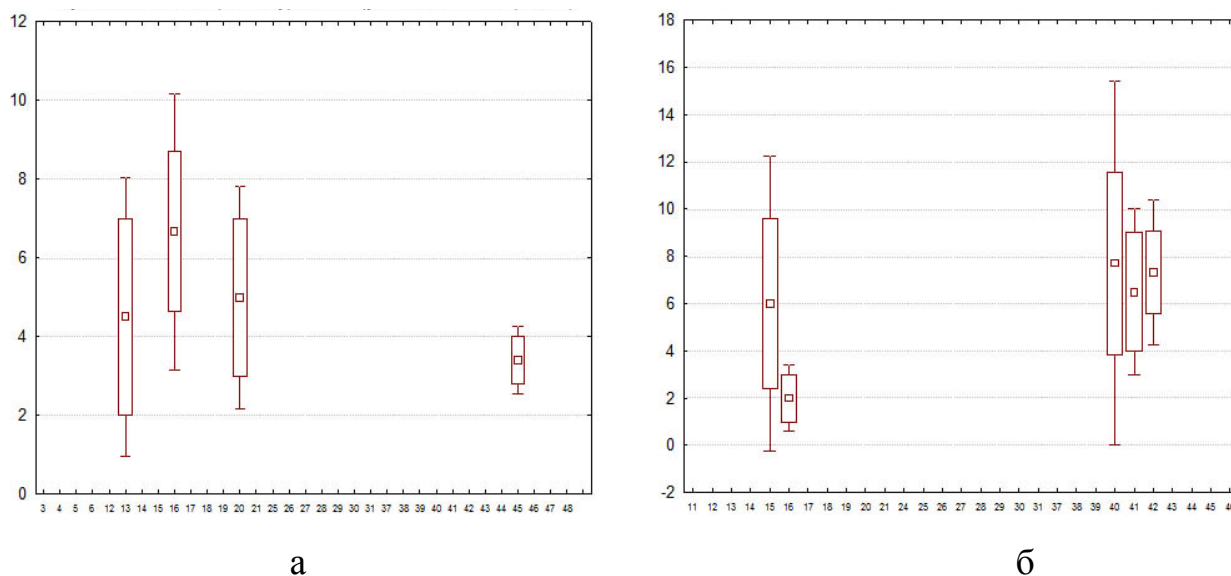


Рис. 4.22. Суточная динамика циканий пищух в 1995 г.:

а — начало июня, б — конец июня.

Обозначения осей см. рис. 4.21

В июле вновь достоверно различимые периоды выявлены только по песням, хотя тогда были как циканья, так и появившиеся трели. Период утренней активности в начале месяца более растянут и песен по-прежнему больше, чем вечером, однако в отдельных случаях, например с 21.30 до 22.00, наблюдались и вечерние пики (рис. 4.23а). В конце месяца песни как самостоятельные вокализации были редки (рис. 4.23б). По циканьям, вероятно, сохраняется та же тенденция, что и в июне.

В августе суточные различия достоверно имеются по песням и трелям (по циканьям нет).

До 7.30 или 8.00 в августе наблюдается максимум песен (в основном в ассоциациях с трелями), но в некоторых случаях (после 21.00) число вечерних песен могло превышать утренний максимум (рис. 4.24а). Было замечено, что пищухи издают песни чаще после захода солнца (20.30). Вечером же, вероятно, выше была и частота циканий. Наоборот, частота трелей бесспорно выше утром — с 6.30 до 7.30 (рис. 4.24б).

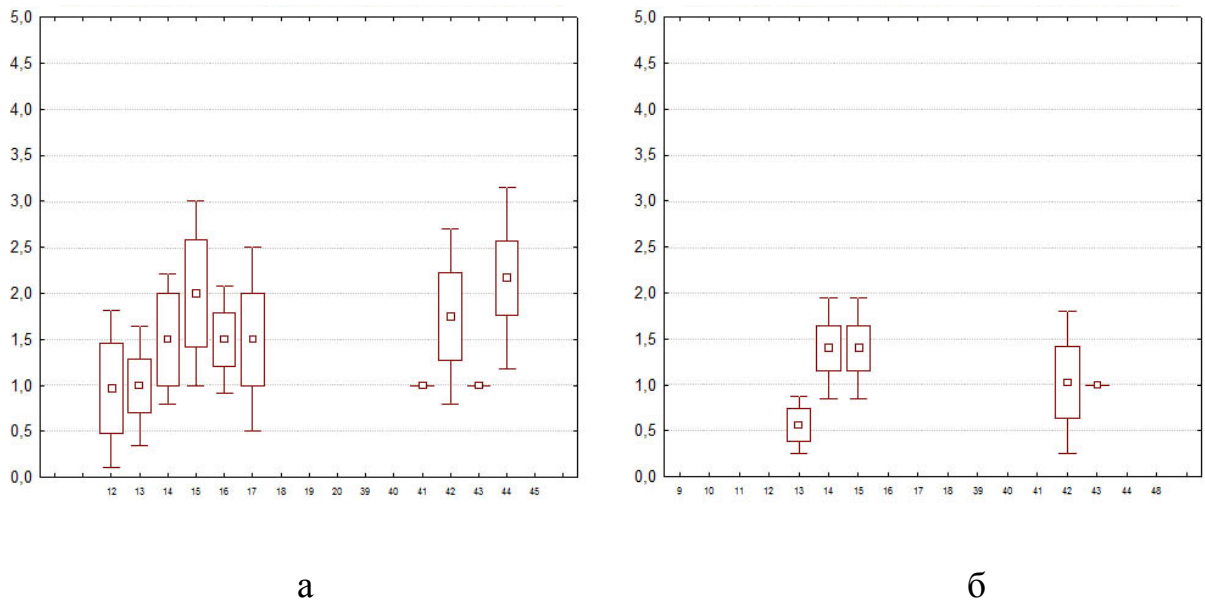


Рис. 4.23. Суточная динамика песен пищух в 1995 г.:

а — начало июля, б — конец июля.

Обозначения осей см. рис. 4.21

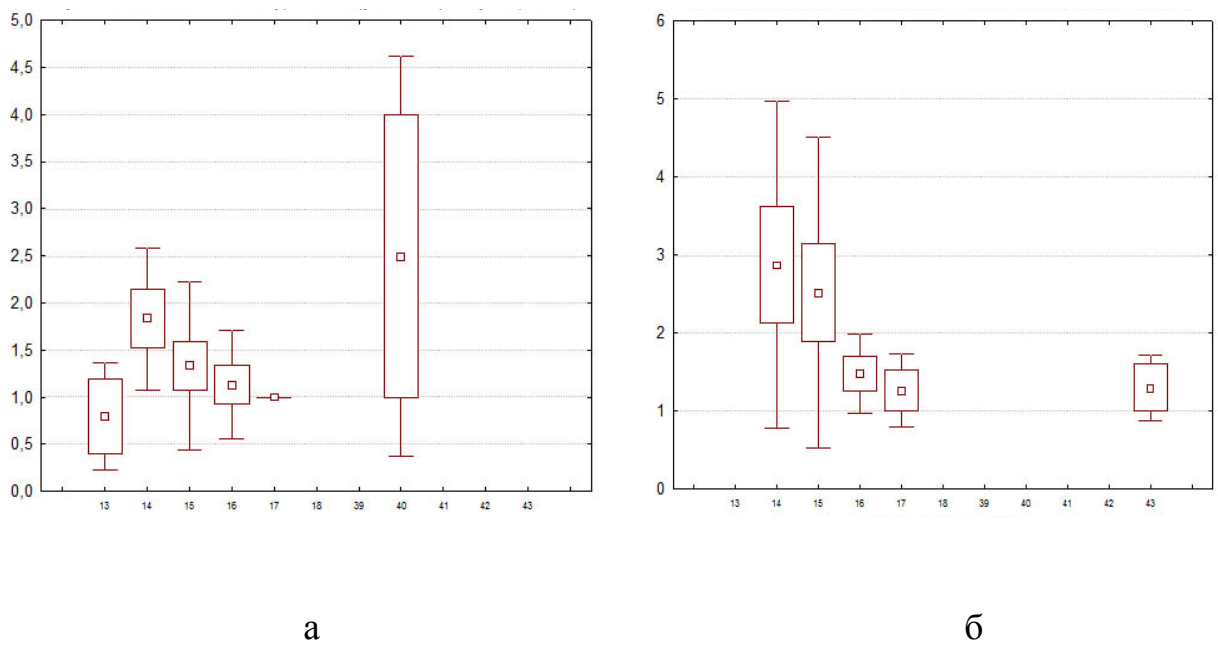


Рис. 4.24. Суточная динамика вокализаций пищух в конце августа 1995 г.:

а — песен, б — трелей

Обозначения осей см. Рис. 4.21.

В многолетнем, а возможно и географическом аспекте картина может отличаться от описанной: так, в Кудара-Сомоне (август 1997 г.) период с 21.30 до 22.00 по количеству песен достоверно превышал все другие периоды, в том числе и период с 6.30 до 7.30.

Вероятно, что вне сезона размножения и расселения характер смены освещенности и погодных явлений может влиять несколько большее влияние на акустическую активность: в октябре 1997 г. в наблюдениях у п. Хурумша вечерами число вокализаций после заходов солнца снижалось при облачной или пасмурной погоде и, наоборот, возрастало при ясной.

ОБСУЖДЕНИЕ

Пространственно-этологическая структура колоний

Социопространственная организация претерпевает ряд изменений в течение года, условно можно выделить 4 фазы: весенняя, семейная, перестройки структуры и зимняя.

Репертуар социального поведения у даурской пищухи включает тот же набор элементарных действий, что и у большинства видов млекопитающих. Форма поведенческих взаимодействий примитивна, а сами взаимодействия непродолжительны. Для даурских пищух в природе характерно избегание контактов. На взаимодействия приходится малая доля времени наземной активности – у взрослых зверьков около 4-5%, у детенышей до момента ухода с колонии – не более 20%. Частоты и характер взаимодействий зависят от половозрастной группы и от ситуации. Между детенышами и между детенышами и матерью преобладают дружественные взаимодействия. Взаимодействия взрослых особей носят дружественный характер только внутри пары постоянных партнеров, в остальных случаях, если они не относятся к комплексу полового поведения, носят агрессивный характер.

Наиболее примечательна акустическая коммуникация – мы выделили 4 типа дистантных вокализаций: песни и припевки издаются только самцами, сигналы «циканье» и трели издаются и самцами, и самками. При экспериментальных ссаживании зверьков в неволе зарегистрированы еще несколько типов звуковых сигналов низкой амплитуды. Отмечены 2 типа запахового маркирования.

Участки самцов в летний период достоверно больше участков самок (4558x118 м² против 982x132 м²), осенью различия стираются за счет одновременного увеличения размеров участков самок и уменьшения у самцов (1314x73 м² против 1263x152 м²).

Взрослые самки занимают постоянные участки, находящиеся на расстоянии друг от друга, вследствие чего перекрывания между участками обитания самок в большинстве случаев не наблюдается. Из 9 исследованных нами пятен 6 были заняты одиночными самками, а на 3 жили по две-три самки. В последнем случае участки обитания самок перекрываются. При этом почти полное перекрывание наблюдается между участками матери и дочери. Самки-иммигранты используют только периферийные части участков самок-резидентов. Даже при полном перекрывании одна и та же территория используется в разное время, поэтому самки фактически не встречаются друг с другом.

Участки обитания самцов летом включают участки 2-5 самок. Взрослые самцы регулярно перемещаются между участками самок, при этом самец или остаётся несколько дней на участке определенной самки или приходит к ней несколько дней подряд. Обычно самцы живут в течение более продолжительного времени на территории одной определенной самки из числа посещаемых им постоянно. Участки обитания самцов перекрываются, но встречи между зверьками маловероятны в силу расхождения во времени.

Социосексуальные отношения в период размножения носят полигинный характер. Осенью происходит смена типа социосексуальных

отношений на моногамные. Что касается сексуальных отношений, то они промискуитетны. Постоянно посещающий самку самец охраняет её во время эструса, но при этом самка сама активно выбирает половых партнеров: «подставляется» и спаривается с другими самцами, когда «охраняющий» ее постоянный партнер отвлекается или отдыхает. С точки зрения самок поддержание ими постоянных социальных связей с определенными самцами можно объяснить необходимостью защиты от инфантицида (Palombit, 2000).

Социальная структура даурской пищухи наиболее близка к описанной у ганьсуйской пищухи, отличаясь по ряду параметров от структуры у черногубой пищухи.

Звуковая коммуникация

Акустическая сигнализация занимает у млекопитающих заметное место среди каналов связи, хотя и не в такой степени, как у птиц. Крупным наземным видам, особенно тем, которые живут в открытой местности и которым не свойственны четкие суточные ритмы активности, обычно достаточно зрительных и запаховых восприятий и демонстраций (за исключением тех, которые живут в местах с малым обзором, например, в лесах), прибегая к интенсивным звуковым сигналам в определенные периоды, например, гона; с увеличением размера групп (например, в стадах) многие особи, как правило, почти не издают дистантные вокализации. С другой стороны, многие виды ведут ночной образ жизни, что понижает значение зрительного канала связи и усиливает другие каналы, чаще всего запаховый, в определенной мере и акустический. У видов, обитающих на деревьях, например у приматов и древесных видов беличьих, летяг, сонь, обычно хуже развит запаховый канал связи, на этом фоне в той или иной мере повышаются условия для зрительных и акустических восприятий. Мелкие наземные млекопитающие, населяющие подлесок и травяные ассоциации, сталкиваются с ситуацией, когда ухудшаются и условия для

зрительного восприятия, а в открытых ландшафтах, ввиду более сложной метеорологической среды (частые ветра и восходящие потоки воздуха), роль обоняния остается по-прежнему второстепенной. При этом социальная организация у этих млекопитающих в открытых ландшафтах имеет тот же спектр, что и в закрытых (им свойственны моногамия, полигиния, промискуитет и др.) и потому неоднородна по сложности. Поэтому для поддержания оптимальной структуры обеспечения функционирования популяции в таких условиях нужны иные каналы связи, и здесь заметную роль начинает играть акустическая сигнализация.

Существует несколько гипотез, объясняющих формирование дистантной акустической сигнализации. Чаще всего рассматривают ее в связи с такими поведенческими функциями, как:

1. защита территории, или территориальная функция (на основе конкуренции за ресурсы, убежища, других членов семейной группы и т.д.);
2. отношения в группе (консолидация, доминирование и т.п.), необходимость контакта с особями группы вне зрительного и обонятельного поля (например, контакт родителей с детенышами, членов пары вне гона и т.п.);
3. привлечение партнера по паре в период гона;
4. тревога;
5. привлечение членов группы для совместных действий (например, поедания или запасаения пищи).

Часть дистантных вокализаций также может быть вызвана преимущественно иными причинами, отражающими (с участием разных гормонов) физиологическое или психологическое состояние особи (или особей), но во многих случаях она так или иначе связана с вышеуказанными функциями. Таковы, например, сигналы, которыми животное угрожает сопернику или, наоборот, выражает страх перед атакой (когда оно, под сильным влиянием андрогенов или соответственно кортикотропных

гормонов, не имея целью контакта с сородичами, издает крики, которые слышны на большое расстояние).

Среди мелких наземных млекопитающих дистантная акустическая сигнализация развита у ряда видов грызунов, в частности беличьих (Sciuridae), некоторых мышинных (Muridae), хомяковых (причем как в закрытых, так и в открытых биотопах), свинкообразных; из представителей других отрядов она заметно выражена у пищух (отряд зайцеобразных) (Kawamich, 1985; Conner, 1985; Nikolskii et al., 1990 и др.), отмечена у кутор (Shibkov et al., 2001) и некоторых других насекомоядных (Simeonovska-Nikolova, 2004) и сумчатых (Kaufmann, 1974).

Поскольку значительная часть дистантных акустических сигналов связана с территориальностью, большая часть гипотез рассматривает их эволюцию с этого ракурса, такие, как гипотеза «защиты пищевых ресурсов», выдвинутой Р. Остфельдом и его коллегами (Ostfeld, 1985; Ostfeld, 1990, Wolff & Peterson, 1998) и предполагающей, что уровень территориальности самок будет находиться в обратной связи к обилию, распределению, распространению возобновляемости пищевых ресурсов, а это означает и соответствующее поведение самцов и других самок, как резидентов, так и мигрантов, или гипотеза «защиты самок» (Emlen and Oring, 1977), согласно которой чем самки доступнее одному самцу на территории, тем последний более территориален и, соответственно, вокально активен. В случае, если самки более территориальны, они становятся менее зависимыми от самцов и последним труднее защищать самок, и наоборот, с уменьшением территориальности самок условия для их защиты самцами улучшаются, что отстаивает в своей гипотезе тот же Р. Остфельд (Ostfield, 1990).

Еще одной распространенной категорией сигналов являются т.н. «брачные сигналы». Вообще в настоящее время нет единого мнения о том, выполняют ли сигналы лишь одну какую-то определенную функцию или в силу тех или иных обстоятельств они способны одновременно выполнять и другие, например, могут ли сигналы, которые выполняют функцию защиты

территории от других самцов, с целью держать их на расстоянии, служить также для привлечения самок для спаривания. Здесь многое зависит от социальной структуры вида (каковы взаимоотношения партнеров по паре, хозяев территории и мигрантов, родителей и детенышей, членов группы между собой и т.д.), от причин и степени привязанности особи и/или популяции к той или иной территории, от характера пространственной структуры (в общем случае — чем больше миграционная активность и чем больше расстояния между особями либо сложность окружающей среды, тем очевидно должна быть выше роль акустической коммуникации). Обычно сигналы, которые издает партнер, привлекающий самку, характеризуются относительно суженным частотным диапазоном, большей тональностью и продолжительностью.

Для видов, имеющих хорошо выраженную иерархическую структуру популяции, характерны вокализации, посредством которых доминирующие особи, наряду со зрительными и запаховыми демонстрациями, подтверждают свой статус и принуждают подчиненных (в зависимости от пола либо вне ее) к соблюдению своего социального ранга. Продолжительность таких вокализаций обычно ниже, либо они организованы в серии. По физической структуре они совсем иные: в них преобладают шумовые тембры, а частотный диапазон значительно больше. Более низкие компоненты частот (либо приуроченность к ним основной частоты) могут говорить об общих размерах тела животного, а более высокие — о его мускульной силе и выносливости (Titze et al., 2010). Высокая вокальная активность напрямую связана как с социальным рангом, так и с содержанием кортикотропных гормонов, а также отражает более высокий репродуктивный успех и жизнеспособность и вообще дает надежную информацию о вокализаторе, как это отмечено у скалистых даманов *Procavia capensis* (Koren et al., 2008, 2009).

Из дистантных сигналов, для которых предполагается устойчивое наследование на генетическом уровне, наибольшее внимание уделяется, помимо «брачных сигналов», сигналам, которые обычно называются

«сигналами предупреждения об опасности». Как правило, они имеют сравнительно простую структуру, которая мало изменчива индивидуально (Schibler and Manser, 2007). Обычно у таких сигналов имеются участки с повышенной амплитудой и частотой (Blondel, 2006).

В настоящее время есть свидетельства половых, возрастных и онтогенетических различий использования сигналов опасности: самцы их издают чаще, чем самки, молодые чаще, чем взрослые, а у тех видов, где созревание идет медленнее, молодые скорее вырабатывают адекватное ситуации поведение, чем у видов, где созревание более быстрое, что может предполагать влияние научения, когда молодые наблюдают за взрослыми и перенимают их опыт, но может быть и следствием отбора в группе (Matrosova et al., 2007; Hollén and Radford, 2009; Lee, Blumstein, 2011). Существуют также различия в кодировании информации от характера поведения: в сигналах видов, особи которого проводят большую часть времени в запасаии на своем участке, информация об опасности кодируется полнее, чем у видов, которые, находясь в длительных переходах, так или иначе более готовы к встрече с опасностью (Manser, 2001; Kiriazis and Slobodchikoff, 2006; Hollén and Manser, 2006; Furrer and Manser, 2009; Hollén et al., 2008 и др.).

Кроме того, сигналы об опасности могут не обязательно быть связанными с какой-то конкретной опасностью, могут издаваться и в ситуациях, когда нет и видимой угрозы, и территориально близких особей вида, для которых мог бы предназначаться сигнал. Еще Т. Пул (Poole, 1985) отмечал, что функцию сигналов тревоги в разных ситуациях могут (как в дополнение, так и самостоятельно – прим. автора) выполнять самые различные вокализации, для которых обычно предполагаются другие функции. Возможно, их издавание может мотивироваться того или иного рода стрессовыми ситуациями, имеющими внутреннюю, физиологическую природу (пищухи, которые содержались нами в лабораторных условиях вскоре после обловов, как правило, в течение определенного, иногда

длительного времени издавали только этот тип сигналов). Сейчас приходит понимание того феномена, что вообще не столько потребность информации о тех или иных внешних событиях, сколько внутреннее состояние вокализаторов, часто является триггером для разных сигналов в контексте этих событий (Clay et al., 2012).

Таким образом, издавание дистантных вокализаций в контекстах, отличных от оповещения конспецификов об опасности («песен» или подобных сигналов, аналогичных сигналам птиц), у мелких млекопитающих, как правило, встречается нечасто.

В поисках ответа на вопрос, когда и почему появляется дистантное сигнализирование, мы решили проанализировать параллели в социальной организации и территориальном распределении видов.

1) ограниченной видимости

2) зверьки живут относительно изолированно и не могут видеть друг друга постоянно на близком расстоянии.

Следует учитывать также особенности использования других каналов связи, в частности хемокоммуникации. Виды, которые ее активно используют, имеют возможность с меньшими затратами энергии и на протяжении длительного времени поддерживать территориальную структуру на участке обитания. Для видов же, которые, даже не будучи социальными, могут видеть конспецификов и регулярно с ними сталкиваться, дистантная акустическая коммуникация может иметь еще более ограниченное значение и выходить на первый план, например, при опасности со стороны хищников и т.д. Почему все же встречаются виды мелких млекопитающих, активно использующих дистантную вокализацию, а именно представители семейства пищуховых и некоторых хомяковых, таких как центральноамериканские бурые или поющие хомячки? Если мы обратим свой взор на певчих птиц, у которых вокальная коммуникация — очень характерный поведенческий признак, то мы увидим, что наиболее развита акустическая коммуникация, в том числе способность к сложному пению, у птиц, которые помимо того что

обитают в обстановке, где зрительный обзор ограничен, например в лесах, еще и лишены яркой окраски (запаховая коммуникация у птиц практически совершенно отсутствует — лишь очень немногие виды пользуются запахом и то лишь при поиске пищи), вроде соловьев, пеночек, дроздов и др.

Виды, обитающие в открытой местности, где увидеть как конкурента, так и партнера проще, обладают заметно менее сложными песнями, таковы, например, жаворонки, коньки, каменки, сорокопуты, некоторые овсянки и др.

У млекопитающих запаховые сигналы стали более важным каналом связи, чем акустические сигналы (из последних мы сознательно оставляем в стороне генетически обусловленные, инстинктивные сигналы).

Для того чтобы получила развитие акустическая коммуникация, видимо, необходимо сложное сочетание как социальных, так и территориальных особенностей, а также физиологии.

У большинства мышинных и хомякообразных, которые обитают в травостое, представляющем собой зрительно и акустически сложную, если не закрытую зону, и обычно живут социально нестойкими группами, проблема защиты территории от мигрантов отсутствует или выражена слабо, общение идет преимущественно в ультразвуковом диапазоне (что может быть полезно в условиях хищнического пресса) и, следовательно, действует на ограниченном пространстве (что частично компенсируется усиленным развитием слухового аппарата).

Вместе с тем в агонистических взаимодействиях важно избегать прямых столкновений, что ведет к тяжелым, а иногда и к необратимым последствиям для участников этих столкновений. Поэтому необходимы некие ритуализованные действия, призванные держать конкурентов за территорию на расстоянии и тем самым обозначать свои участки, свои права на партнера, на кормовые ресурсы. Чем чаще конкуренты избегают друг друга, тем интенсивнее у них должны идти — и идут — такие «ритуализованные действия». Вопрос лишь в том — если не зрительный, то какие еще каналы

связи в этом участвуют? Относительно значения запахов у птиц уже говорилось. У приматов запаховый канал связи также развит слабо, поэтому не приходится удивляться тому, что в условиях пониженной видимости (т.к. многие виды обитают в условиях тропических и экваториальных лесов) вокальные демонстрации у них получили значительное развитие. Поэтому мы выдвинули гипотезу, что социальная структура вида поддерживается акустической коммуникацией у тех видов и групп видов, у которых ослаблены ольфакторные, запаховые рефлекссы.

Но, как мы уже вскользь говорили выше, у пищух и некоторых грызунов, несмотря на сильнее развитое, чем у приматов, обоняние, у них есть и звуковые вокализации. D.V. Blondel (Blondel, 2006) в своей диссертации по социальной организации костариканского бурого поющего хомячка (*Scotinomys xerampelinus*) указал, что на территориальность вида, помимо миграционной активности, влияют кормовые условия. Этот вид хомячков живет в биотопе, в котором находит корм (насекомые) в гниющих стволах деревьев и пнях. Так как такие участки имеют случайное распределение и широко распространены, защищать их необходимости нет, а поскольку главными фуражерами являются самки, для которых доступность пищи имеет особое значение в период деторождения, они привязаны к своим участкам, мигрируют редко, перекрытие с участками других самок не свойственно, т.е. самки проявляют территориальность по отношению друг к другу. Самцы же, которые заняты поиском партнеров либо охраной своей территории и самок (на одного самца приходится несколько самок, т.е. у них полигинная система спаривания), имеют гораздо большие участки и перекрытие территорий самца-хозяина и самцов-мигрантов гораздо сильнее (хотя и не настолько, как между самцом и его самками). Конечно, в этом случае повышается вероятность столкновений. В этих условиях вокальная активность в территориальном контексте обычно ниже либо происходит в других контекстах, например при привлечении самок. Бывает и наоборот, когда, по причине недостатка кормов или убежищ, уже самки способны к

широким кочевкам, тогда уже самцы сильнее привязаны к территории (Ostfield, 1985) и именно для них характерны ярко выраженные дистантные вокализации, функция которых — защита участка обитания, самок, детенышей и кормовых ресурсов. В целом запасы в открытом виде делают лишь немногие виды грызунов, и то лишь там, где погодные условия способствуют такому хранению запасов, чтобы сохранялась их питательная ценность. Тем же видам, которые впадают на зиму в спячку, например наземным беличьим и бурундукам, соням, равно как и видам, обитающим в экваториальной зоне, запасы пищи, по крайней мере в большом объеме, не нужны. Если нет ни этого, ни вообще необходимости защиты территории (либо ее невозможно нормально защищать), если социальная структура не предполагает иерархии с отношениями доминирования-подчинения и борьбы за партнера, то и надобность в дистантных вокализациях будет носить ограниченный характер.

Какой же тип социальной структуры свойствен даурским пищухам? Более ранними исследованиями (Проскурина и др., 1985; Проскурина, Смирин, 1987) и нашими наблюдениями было показано, что в благоприятные годы весной самка обычно держится отдельно от других особей и в частности от самца, но последний время от времени все же посещает ее, особенно в условиях регулярных появлений мигрантов, когда самцу приходится их изгонять. Вероятно, в этих условиях в крови самца может наблюдаться избыток андрогенов, результатом которого и могут быть такие «визиты». Обычно самец в этот период держится рядом с одной самкой, т.е. можно было бы говорить о моногамии, и редко уходит с территории, но некоторые особи проявляют меньшую территориальность и кочуют, посещая несколько участков с самками. Все это сопровождается активными акустическими сигналами в виде песен или, как принято в англоязычной литературе, «long calls». Кому же больше адресованы песни — самке или самцам-мигрантам — или самец их издает спонтанно, например, под действием тех же андрогенов? Если принять первую точку зрения, что песни

направлены на самку, с целью привлечения, стимулирования к размножению, тогда за ней нужно признавать ее «брачный» статус, а если они направлены на самцов-мигрантов — «территориальный». Однако на практике часто трудно бывает разделить эти две функции. Кроме того, песни может издавать и самец, который живет в большой степени изолированно, на значительном расстоянии как от участка обитания самки, так и от участков обитания других самцов и от основных маршрутов мигрантов, т.е. когда контакты между зверьками сведены до минимума. Не ясны также и связи песен с изменением общей ситуации на колонии, например присутствием наблюдателей, других животных или сменой атмосферных явлений (гл. 4). Такая картина может наблюдаться даже в неблагоприятные годы, когда численность низкая, сезонного прироста популяции нет, а зверьки, как правило, присутствуют на колониях лишь ограниченное время и затем уходят. При этом они могут появляться в обычно несвойственных им местах, например, в пойменных биотопах (луга, покосы), в россыпях камней на сопках и т.п. и потом оттуда исчезать. Шансы на поддержание одинаковых с благоприятными годами территориальности и социальности в такие годы минимальны. Вероятно, мотивация на песни у самцов даурских пищух все же больше физиологическая, при том что исследования по вокализациям в контекстах, сходных с контекстом песен, у других видов мелких млекопитающих (особенно приматов) подтверждают в целом влияние колебаний гормонов на издавание дистантных вокализаций.

В случае, когда кормов хватает и самки рожают регулярно (1-2 помета в месяц), ситуация значительно меняется ко времени начала расселения молодых (обычно начиная с конца июня — начала июля, но могут быть отклонения как на более раннее (начало июня), так и на более позднее время (конец июля — начало августа). Молодые самки если и остаются на родовой колонии, то на ее изолированных участках, и их участки перекрываются несколькими самцами. Самец-хозяин не только, как правило, не изгоняет последних, а присоединяется к ним, которые ходят за вступившей в эструс

самку и могут даже покрывать ее поочередно. Антагонизм между самцами ослаблен, таким образом, возникает своего рода самцовая конгрегация, где лидерство или может остаться за взрослым самцом-хозяином, или она может быть перехвачена самым активным из молодых самцов, который может теперь иметь доступ к нескольким самкам. Именно в это время и возникает и получает широкое применение такой тип вокализации, как трели (песни в это время также сохраняются, но их частота вне контекста с трелями заметно меньше). Характер спаривания может быть смешанным: с одной стороны, когда за одной самкой ходят и спариваются с ней несколько самцов (между которыми, как говорилось выше, антагонизм ослаблен), имеет место полиандрия, а с другой, когда один из самцов посещает нескольких самок, — полигиния. Сроки начала этого периода могут от года к году варьировать (завершение обычно происходит поздней осенью, во время формирования устойчивого снегового покрова).

Издавая трели и получая ответы, пищуха, возможно, оценивает расстояние и направление до соседней колонии, которое в норме обычно стабильно. Вместе с тем, несмотря на это, бывают и одиночные трели или их серии, когда одно и то же животное их издает и не получает ответа. Пытаясь объяснить этот феномен, мы обратили внимание на то, что по срокам начало этого периода совпадает с началом запасаения и складирования травы в стожки. Известно, что травой из стожков, собираемой одними зверьками, могут пользоваться другие, утаскивая ее и складировав в другом месте. Вероятно, может быть частично, функцию трелей (а также редких припевок, вклинивающихся в трели) можно объяснить необходимостью пищух обозначать территорию, на которой происходит запасаение травы, и тем самым защищать ее. Обозначать территорию или сам стожок иначе, т.е. запахами метками, означало бы понижать пищевую ценность самого стожка; запах метки могла бы принести туда нежелательные и даже ядовитые вещества, тем более в условиях возможного «расхищения» стожков. Поэтому вокализация в этом плане, очевидно, более оправдана.

В связи с этим была сформулирована гипотеза, что на участке обитания для тех ресурсов, которые важны для выживания вида и для которых использование запаховых индикаторов неоправданно, акустические сигналы (по крайней мере, ее некоторые виды) будут иметь более важное значение.

В неблагоприятные по кормовым условиям годы запасание кормов практически нет, в связи с этим у пищух нет и размножения, как правило, тогда не бывает и трелей.

Таким образом, сказанное выше показывает, что социальная структура и территориальное распределение даурских пищух не являются стабильными, что они способны к изменчивости. Вообще изменчивость структуры популяции, как и территориальности, — достаточно известное явление, только за последние годы известен ряд работ, в основном по приматам (Kinnaird, 1992; Bowler and Bodmer, 2009; Bezerra et al., 2010; Vogel and Janson, 2011; Ren et al., 2012; Coles et al., 2012 и др.). Ее причинами могут быть не только изменение доступности и обилия пищи, что ведет, в свою очередь, к изменению характера ее добывания, но и изменение пресса хищничества, характера конкуренции за партнера и т.п. (Ren et al., 2012). Изменчивая социальная структура популяции — свойство, которое помогает ей адаптироваться к изменению окружающей среды, тем самым регулирует ее репродуктивную стратегию и в конечном счете обеспечивает ее жизнеспособность (Zhao et al., 2011). Г. Керт (Kerth, 2012), отмечал, что изменчивая социальная структура «предотвращает неблагоприятные действия, которые идут вразрез с уже сложившимися преимуществами как продуктом коллективного поведения» и что временное дробление группы в условиях усиления конфликтов «может сохранить ее для ее будущего благополучия».

ВЫВОДЫ

1. Для даурской пищухи в природе характерно избегание контактов.
2. Частоты взаимодействий зависят от половозрастной группы.
3. Социопространственная структура даурской пищухи говорит о низкой степени социальности данного вида.
4. Система спаривания вида может быть охарактеризована как “факультативная моногамия”.
5. Дистантная звуковая активность даурской пищухи включает три типа: песню, циканье и трель.
6. Звуковой активности свойственен половой диморфизм: песня издается только самцами, причем она индивидоспецифична.
7. Социопространственная структура даурской пищухи поддерживается при участии звуковой коммуникации. Коммуникативные группировки пищух совпадают с пространственными группировками. Надежности коммуникации способствует индивидуальная специфика сигналов.
8. Звуковая активность даурской пищухи характеризуется четко выраженной сезонностью, а в многолетнем аспекте — большими колебаниями.

ВЫВОДЫ

1. Краниометрическая дивергенция даурских пищух в Юго-Западном Забайкалье проявляется как в пространственном, так и во временном аспектах, причем именно в последнем случае наблюдаются наибольшие различия. Наиболее вариабельными признаками, достоверно различающимися между популяциями, являются длина слуховых барабанов, ширина черепа в области скуловых дуг, кондиллобазальная длина черепа и длина лицевого отдела черепа.

2. Даурские пищухи весьма требовательны к условиям размещения нор (рельефу, высоте травянистой растительности, физическим и температурно-влажностным параметрам почвы и другим факторам). Норы различаются функционально и морфологически: от просто устроенных защитных до сложно организованных зимовочных.

3. В бесснежный период в светлое время суток даурская пищуха активна на поверхности в утренние и вечерние часы. В наибольшей степени ее активность определяется температурным режимом.

4. Даурская пищуха, являясь травоядным генералистом, тем не менее, проявляет пищевую избирательность при запасании растений. В стожках даурской пищухи в Юго-Западном Забайкалье преобладают полынь холодная и термопсис ланцетовидный.

5. Основу пространственной структуры даурской пищухи в Юго-Западном Забайкалье составляют изолированные участки самок. Участки самцов в значительной степени перекрываются с участками нескольких самок и друг с другом. Расселение молодых происходит с некоторым смещением в сторону самцов. Самки филопатричны.

6. Социопространственная структура даурской пищухи говорит о низкой степени социальности данного вида. В пространственных

группировках контакты между особями часто поддерживаются путем звуковой сигнализации. Частоты взаимодействий зависят от половозрастной группы. Надежности коммуникации способствует индивидуальная специфика сигналов.

7. Дистантная звуковая активность даурской пищухи включает три типа: песню, циканье и трель. Звуковая активность даурской пищухи характеризуется четко выраженной сезонностью, а в многолетнем аспекте — большими колебаниями. Звуковой активности свойственен половой диморфизм: песня издается только самцами, причем она индивидоспецифична.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абрамов, С.А. Краниометрическая изменчивость дикого северного оленя (*Rangifer tarandus*) в связи с особенностями роста / С.А. Абрамов, С.Н. Белов, В.И. Фалеев // Зоологический журнал. — 2000. — Т. 79. — № 7. — С. 844-850.
2. Аверьянов, А.О. Происхождение, эволюция и филогенетическая система зайцеобразных млекопитающих (отряд Lagomorpha): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. / А.О. Аверьянов. — СПб., 1999. — 56 с.
3. Атлас Забайкалья (Бурятская АССР и Читинская область) / Ред. колл. под рук. Сочава В.Б. — Москва-Иркутск : ГУГК при СМ СССР. — 176 с.
4. Баскевич, М.И. Сравнительные кариология и краниология мышовок (*Sicista*, *Dipodoidea*, *Rodentia*) группы «*betulina*» / М.И. Баскевич, Н.М. Окулова // Зоологический журнал. — 2003. — Т. 82. — № 8. — С. 996-1009.
5. Бигон, М. Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2-х т. / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. — М. : Мир, 1989. — Т.1. — 667 с. Т. 2 — 477 с.
6. Бобаль, А.Э. К подвидовой систематике даурской пищухи *Ochotona dauurica* (Lagomorpha, Ochotonidae) / А.Э Бобаль // Тр. ЗИН РАН. — 2001. — Т. 288. — С. 180-187.
7. Бойков, Т.Г. Степи Забайкалья / Т.Г. Бойков, Ю.Д. Харитонов, Ю.А. Рупышев. — Улан-Удэ : Изд-во БНЦ СО РАН, 2002. — 230 с.
8. Борисова, Н.Г. К экологии даурской пищухи в Юго-Западном Забайкалье / Н.Г. Борисова, А.И. Старков, Г.И. Сазонов, Л.В. Руднева // Тр. ЗИН РАН. — 2001. — Т. 288. — С. 163-179.
9. Бузлама, А.А. Сравнительная характеристика фармакологической активности фенолсодержащих препаратов — олипифата, динофена и *Scyperus esculentus* L. : Автореф. дис. ... канд. мед. наук. / А.А. Бузлама. — Воронеж, 2005. — 28 с.

10. Газарян, С.В. Географическая изменчивость длиннокрылов *Miniopterus schreibersii* (Chiroptera) на территории Восточной Европы и Северо-Западной Азии / С.В. Газарян // Зоологический журнал. — 2006. — Т. 84. — № 9. — С. 1136-1143.
11. Громов, В.С. Гетерогенность среды обитания и пространственная структура поселений песчанок (Rodentia, Gerbillinae) / В.С. Громов // Зоологический журнал. — 2001. — Т. 80. — №1. — С. 79-89.
12. Громов, И.М. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны // И.М. Громов, М.А. Ербаева. — СПб., 1995. — Вып. 167. — С. 1-520.
13. Дамбиев, Э.Ц. Ландшафтная экология степей Бурятии / Э.Ц. Дамбиев, Б.-Ц. Б. Намзалов, С.А. Холбоева. — Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета, 2006. — 184 с.
14. Дзеверин, И.И. Краниометрическая изменчивость прудовой ночницы в центральной и восточных частях ареала / И.И. Дзеверин // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол. — 1999. — № 104. — Вып. 1. — С. 24-29.
15. Дмитриев, П.П. Млекопитающие в степных экосистемах внутренней Азии / П.П. Дмитриев. — М. : Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, 2006. — 224 с.
16. Доржиев, Ц.З. К осенне-зимней фауне птиц г. Улан-Удэ и его окрестностей / Ц.З. Доржиев, Э.Н. Елаев, В.Е. Ешеев, М.Т. Нагуслаев // Труды Музея природы Бурятии. — Улан-Удэ : Изд-во Бурятского госуниверситета, 1996. — Вып.1. — С. 85-91.
17. Дупал, Т.А. Географическая изменчивость и подвидовая систематика узкочерепной полевки *Microtus (Stenocranius) gregalis* (Rodentia, Cricetidae) / Т.А. Дупал // Зоологический журнал. — 2000. — Т. 79. — Вып. 7. — С. 851-858.
18. Ербаева, М.А. Пищухи кайнозоя (таксономия, систематика, филогения) / М.А. Ербаева. — М. : Наука, 1988. — 224 с.

19. Ильяшенко, В.Б. Морфологическая неоднородность крошечной бурозубки (*Sorex minutissimus*) в Западной Сибири / В.Б. Ильяшенко, С.С. Онищенко // Зоологический журнал. — 2003. — Т. 82. — № 12. — С. 1487-1497.
20. Кардаш, А.И. К прогнозированию численности даурских пищух в забайкальском природном очаге чумы / А.И. Кардаш, Б.И. Пешков, С.А. Хамаганов // Экология пищух фауны СССР. — М., 1991. — С. 18-20.
21. Карпова, Н.Г. Голубые жемчужины Загустайской долины [Электронный ресурс]. / Н.Г. Карпова. — Загустай, 2012. — <http://selorodnoe.ru/history/show/id3629558/>
22. Кислов, Е.В. Памятники природы (на примере Западного Забайкалья) / Е.В. Кислов. — Улан-Удэ : Изд-во БНЦ СО РАН, 1999. — 180 с.
23. Клекка, У.Р. Дискриминантный анализ / У.Р. Клекка // Ким О. Дж., Мьюллер Ч.У., Клекка У.Р. и др. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. Под ред. И. С. Енюкова. — М.: Финансы и статистика, 1989. — 215 с.
24. Конева, И.В. Грызуны и зайцеобразные Сибири и Дальнего Востока / И.В. Конева. — Новосибирск : Наука, 1983. — 216 с.
25. Креславский, А.Г. Новый взгляд на адаптивную природу полиморфизма. Концепция псевдонейтральных мутаций / А.Г. Креславский // Журнал общ. биол. — 1993. — Т. 54. — Вып. 6. — С. 645-658.
26. Куприянова, И.Ф. Временные и пространственные компоненты изменчивости черепа обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Insectivora) / И.Ф. Куприянова, А.Ю. Пузаченко, А.К. Агаджанян // Зоологический журнал. — 2003. — Т. 82. — Вып. 7. — С. 839–851.
27. Кучерук, В.В. Группировки населения мелких млекопитающих и их территориальное размещение в восточной половине МНР / В.В. Кучерук, Н.В. Тупикова, Б.П. Доброхотов, Н.Н. Лебедева, П.М. Барановский // Современные проблемы зоогеографии. — М. : Наука, 1980. — С. 115-151.

28. Кучерук, В.В. Норы как средство защиты от воздействия абиотических факторов среды / В.В. Кучерук // Фауна и экология грызунов. — Вып. 6. — М. : Изд-во МГУ, 1960. — С. 56-95.

29. Кучерук, В.В. Норы млекопитающих — их строение, использование и типология / В.В. Кучерук // Фауна и экология грызунов. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. — Вып. 15. — С. 5–54.

30. Лебедев, В.С. Краниометрический анализ мышевидных хомячков рода *Calomyscus* (Cricetidae) / В.С. Лебедев, И.Я. Павлинов, М.Н. Мейер, В.Г. Маликов // Зоологический журнал. — 1998. — Т. 77. — Вып. 6. — С. 721-731.

31. Лисовский, А.А. Систематика пищух (*Ochotona*, Mammalia) группы *alpina-hyperborea* : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. / А.А. Лисовский. — М., 2002. — 17 с.

32. Мак-Фарленд, Д. Поведение животных: Психобиология, этология и эволюция / Д. Мак-Фарленд. — М. : Мир, 1988. — 520 с.

33. Матурова, Р.Т. Грызуны и зайцеобразные западной части Заганского хребта и Тугнуйской котловины / Р.Т. Матурова, Ц.З. Доржиев, Г.И. Иванова // Насекомые и позвоночные Забайкалья. — Улан-Удэ, 1977. — С. 83-102.

34. Московский, А.А. К биологии пищухи / А.А. Московский // Изв. Иркут. науч.-исслед. противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. — 1936. — №4. — С. 280-281.

35. Некипелов, Н.В. Изменение численности даурской пищухи в юго-западном Забайкалье / Н.В. Некипелов // Изв. Иркут. н.-и. противочум. ин-та. — 1954. — №12. — С. 171–180.

36. Некипелов, Н.В. Материалы по экологии грызунов в окрестностях озера Барун Торей / Н.В. Некипелов // Изв. Иркутск. науч.-исслед. противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. — 1935. — №2. — С. 64-102.

37. Николаев, Н.И. Неотектоника и рельеф / Н.И. Николаев // Региональный геоморфологический прогноз. — М.: Наука, 1980. — Вып. 2. — С. 7-18.
38. Никольский, А.А. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном аспекте / А.А. Никольский. — М.: Наука, 1984. — 200 с.
39. Никольский, А.А. Экологическая биоакустика млекопитающих / А.А. Никольский. — М.: Изд-во МГУ, 1992. — 119 с.
40. Новиков, Г.А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных / Г.А. Новиков. — 2-е изд. — Л. : Сов. наука, 1953. — 602 с.
41. Одум, Ю. Экология: В 2-х тт. / Ю. Одум. — М.: Мир, 1986. — Т. 1. — 328 с. Т. 2. — 376 с.
42. Окулова, Н.М. Краниометрические особенности некоторых хромосомных рас обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*, Insectivora) / Н.М. Окулова, А.Е. Балакирев, В.Н. Орлов В.Н. // Зоологический журнал. — 2004. — Т. 83. — Вып. 12. — С. 1476-1487.
43. Ондар, С.О. Механизмы функционирования ультраконтинентальных степей: устойчивость и динамические процессы : Автореф. дисс. ... докт. наук / С.О. Ондар. — М. : Изд-во МГУ, 2001. — 46 с.
44. Павлинов, И.Я. Систематика млекопитающих СССР / И.Я. Павлинов, О.Л. Россолимо. — М. : Изд-во Московского государственного университета, 1987. — 253 с.
45. Павлинов, И.Я. Систематика млекопитающих СССР. Дополнения / И.Я. Павлинов, О.Л. Россолимо. — М. : Изд-во Московского государственного университета, 1998. — 190 с.
46. Паулер, О.Ф. Наблюдения над температурным режимом сусличного гнезда как метод изучения среды обитания блох / О.Ф. Паулер, В.И. Мамаев // Изв. Иркутского гос. науч.-исслед. противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. — 1954. — №12. — С. 279-286.

47. Проскурина, Н.С. Сравнительный анализ пространственной структуры поселений трех форм пищух: *Ochotona daurica*, *O. pallasi pallasi*, *O. pallasi pricei* (Lagomorpha, Lagomyidae) / Н.С. Проскурина, Н.А. Формозов, Д.Г. Дервиз // Зоологический журнал. — 1985. — Т. 34. — Вып. 11. — С. 1695-1701.
48. Проскурина, Н.С. Формы внутривидовых взаимодействий даурской пищухи / Н.С. Проскурина, В.М. Смирин // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1987. — Т. 92. — Вып. 4. — С. 12-21.
49. Пузаченко, А.Ю. Внутрипопуляционная изменчивость черепа обыкновенного слепыша, *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 1. Методика анализа данных, невозрастная изменчивость самцов / А.Ю. Пузаченко // Зоологический журнал. — 2001а. — Т. 80. — Вып. 3. — С. 343-357.
50. Пузаченко, А.Ю. Внутрипопуляционная изменчивость черепа обыкновенного слепыша, *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 2. Изменчивость самок, половой диморфизм и возрастная изменчивость / А.Ю. Пузаченко // Зоологический журнал. — 2001б. — Т. 80. — Вып. 4. — С. 466-476.
51. Ралль, Ю.М. Введение в экологию полуденных песчанок / Ю.М. Ралль // Вестн. микробиол. и эпидем. паразитологии. — 1939. — Т. 18. — Вып. 3-4. — С. 41-56.
52. Растительные ресурсы России и сопредельных государств: Цветковые растения, их химический состав, использование: Вып. 8. Семейства Butomaceae — Turphaceae. — СПб. : Наука, 1994. — 271 с.
53. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование: Вып. 1. Семейства Magnoliaceae — Limoniaceae. — Л. : Наука, 1984. — 460 с.
54. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование: Вып. 3. Семейства Hydrangeaceae — Haloragaceae. — Л. : Наука, 1987. — 326 с.

55. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование: Вып. 5. Семейства Caricifoliaceae — Plantaginaceae. — Л. : Наука, 1990. — 328 с.

56. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование: Вып. 6. Семейства Hippuridaceae — Lobeliaceae. — Л. : Наука, 1991. — 200 с.

57. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование: Вып. 7. Семейство Asteraceae (Compositae). — Л.: Наука, 1993. — 352 с.

58. Республика Бурятия: Краткий энциклопедический справочник. — Улан-Удэ : Изд-во БНЦ СО РАН, 1998. — 304 с.

59. Сагачева, Н.В. Динамика питания даурской пищухи (*Ochotona daurica*) по сезонам года / Н.В. Сагачева // Фундаментальные исследования. — 2007. — № 4. — С. 69-76.

60. Смирнов, П.К. Пространственные особенности коммуникативного поведения пищух / П.К. Смирнов // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих: Мат-лы Всес. совещ. — М., 1988. — С. 157-159.

61. Смирнов, П.К. Размножение пищухи *Ochotona pusilla* в лабораторных условиях / П.К. Смирнов // Вестник Ленинградского университета. Сер. биол. — 1982. — Т. 3. — № 1. — С. 17-21.

62. Соколов, В.Е. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Зайцеобразные / В.Е. Соколов, В.Ю. Иваницкая, В.В. Груздев, В.Г. Гептнер. — М., 1984. — 272 с.

63. Сребродольская, Е.Б. Акустическая активность и популяционная структура северной пищухи: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. / Е.Б. Сребродольская. — М., 1989. — 23 с.

64. Старков, А.И. Межпопуляционная дивергенция даурских пищух по краниометрическим признакам / А.И. Старков, Л.В. Руднева, Н.Г. Борисова,

А.Э. Бобаль, Т.В. Кислощаева // Вестник Бурятского госуниверситета. — Сер. 3. Биология. — 2005. — Вып. 7. — С. 224-230.

65. Фадеева, Н.В. Равнинная и мелкосопочная сухая степь / Н.В. Фадеева // Типы местности и природное районирование Читинской области. — М. : Изд-во АН СССР, 1961. — С. 37-42.

66. Фадеева, Н.В. Селенгинское среднегорье / Н.В. Фадеева. — Улан-Удэ, 1963. — 169 с.

67. Фетисов, А.С. Вредные и полезные млекопитающие в сельском хозяйстве Западного Забайкалья / А.С. Фетисов // Изв. О-ва изучения Вост.-Сиб. обл. — Иркутск, 1937. — №11. — С. 128–151.

68. Фетисов, А.С. Зимние кормовые объекты куницеобразных Забайкалья / А.С. Фетисов // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Иркут. ун-те. — 1942. — №9. — Вып. 3-4. — С. 145-151,

69. Фетисов, А.С. Материалы по систематике и географии млекопитающих Западного Забайкалья / А.С. Фетисов // Изв. Иркут. науч.-исслед. противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. — 1936. — №3. — С. 80-119.

70. Фирстов, Н.И. О распределении грызунов на южной границе Алтая / Н.И. Фирстов // Изв. Иркутск. гос. науч.-исслед. противочумн. ин-та Сибири и Д. Востока. — Иркутск, 1957. — №16. — С. 102-109.

71. Формозов, А.Н. Следопыт "по черной тропе" / А.Н. Формозов. — Л.: Библиотека журнала "В мастерской природы", 1929. — 72 с.

72. Хабаева, Г.М. О распространении и экологии грызунов северной части юго-западного Забайкалья / Г.М. Хабаева // Зоологические исследования в Забайкалье. — Улан-Удэ : Бурят. кн. изд-во, 1975. — С 238-241.

73. Цэнджав, Д. Роль даурской пищухи (*Ochotona daurica* Pallas, 1776) в биогеоценозе Восточного Хангая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. / Д. Цэнджав. — 1985. — 31 с.

74. Швецов, Ю.Г. Распространение и численность основных видов грызунов в пограничной полосе Юго-Западного Забайкалья / Ю.Г. Швецов, А.А. Московский // Биологический сборник. — Иркутск, 1961. — С. 96-106.

75. Швецов, Ю.Г. Млекопитающие бассейна озера Байкал / Ю.Г. Швецов, М.Н. Смирнов, Г.И. Монахов. — Новосибирск: Наука, 1984. — С. 126-134.

76. Шереметьев, И.С. Изменчивость краниометрических параметров уссурийского пятнистого оленя (*Cervus nippon hortulorum*, Artiodactyla, Cervidae) Приморья / И.С. Шереметьев, Г.П. Салькина, А.С. Богачев // Зоологический журнал. — 2004. — 83, вып. 12. — С. 1499-1507.

77. Шереметьева, И.Н. Морфологическая изменчивость дальневосточной полевки *Microtus fortis* (Rodentia, Cricetidae) с четырех островов залива Петра Великого (Японское море) / И.Н. Шереметьева // Зоологический журнал. — 2003. — Т. 82. — №9. — С. 1138-1143.

78. Шилов, И.А. Принципы внутривидовой организации и биологическая роль пространственно-этологической структуры // Структура популяций у млекопитающих / И.А. Шилов. — М. : Наука, 1991. — С. 5-20.

79. Шилов, И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных / И.А. Шилов. — М. : Изд-во МГУ, 1977. — С. 1-262.

80. Яскин, В.А. Сезонная и географическая изменчивость объема мозговой капсулы красной полевки (*Clethrionomys rutilus*, Rodentia) / В.А. Яскин, Н.Н. Емельченко // Зоологический журнал. — 2003. — Т. 82. — № 11. — С. 1375-1380.

81. Aho, K. Pikas (*Ochotona princeps*: Lagomorpha) as Allogenic Engineers in an Alpine Ecosystem / K. Aho, N. Huntly, J. Moen, T. Oksanen // Oecologia. — 1998. — V. 114. — №3. — P. 405-409.

82. Altmann, S.A. The Pregnancy Sign in Savanna Baboons / S.A. Altmann // J. Zool. Anim. Med. — 1973. — V. 4. — P. 8-12.

83. Aragon, S., Variation in skull morphology of roe deer (*Capreolus capreolus*) in Western and Central Europe / S. Aragon, F. Braza, C. San Jose, P. Fandes // J. Mammal. — 1998. — V. 79. — № 1. — P. 131-140.
84. Baerends, C.P. An introduction to the study of the ethology of cichlid fish / C.P. Baerends, J.M. Baerends-van-Roon // Behaviour Supplement 1950. — V. 1. — P. 1-242.
85. Baker, R.R. The evolutionary ecology of animal migration / R.R. Baker. — London: Hodder and Stoughton, 1978. — 1024 p.
86. Barkan, C.P.L. A field test of risk-sensitive foraging in black-capped chickadees (*Parus atricapillus*) / C.P.L. Barkan // Ecology. — 1990. — V. 71. — P. 391–400.
87. Bellman, K.L. Adaptive complexity of interactions between feeding and escape in crayfish / K.L. Bellman, F.B. Krasne // Science. — 1983. — V. 221. — P. 779-781.
88. Bernstein, C.M. Distribution of birds amongst habitats: theory and relevance to conservation / C.M. Bernstein, J.R. Krebs, A. Kacelnik // Bird Population Studies: Relevance to Conservation and Management. — Oxford UK : Oxford University Press, 1991. — P. 317-345.
89. Bezerra, B.M. Vocal Repertoire of Golden-backed Uakaris (*Cacajao melanocephalus*): Call Structure and Context / B.M. Bezerra, A.S. Souto, G. Jones // International Journal of Primatology. — 2010. — V. 31. — Issue 5. — P. 759-778.
90. Block, W.M. The habitat concept in ornithology: Theory and applications / W.M. Block, L.A. Brennan // Current Ornithology. — New York : Plenum Press, 1993. — V. 11. — P. 35-91.
91. Blondel, D.V. Social organization of a species of singing mouse, *Scotinomys xerampelinus* : PhD Thesis / D.V. Blondel. — 2006.
92. Borisova, N.G. Vocalizations in Daurian pika / N.G. Borisova, A. I. Starkov // Gibier Faune Sauvage. — 1997. — V. 14. — №3. — PP. 497-498.

93. Botero, C.A. Environmental harshness is positively correlated with intraspecific divergence in mammals and birds / C.A. Botero, R. Dor, C.M. McCain, R.J. Safran // *Molecular Ecology*. — 2014. — V. 23. — Issue 2. — P. 259-268.

94. Bourlière, F. Primate communities: Their structure and role in tropical ecosystems / F. Bourlière // *International Journal of Primatology*. — 1985. — V. 6. — Issue 1. — P. 1-26.

95. Bowler, M. Social behavior in fission-fusion groups of red Uakari monkeys (*Cacajao calvus ucayalii*) / M. Bowler, R. Bodmer // *American Journal of Primatology*. — 2009. — V. 71. — Issue 12. — P. 976-987.

96. Bradbury, J.W. Social organization and communication / J.W. Bradbury // In: W.A. Wimsatt (Ed.) *Biology of Bats*. — New York: Academic Press, 1977. — Vol. III. — P. 1-72.

97. Breland, A. Black-tailed prairie dog response to fire and grazing interactions / A. Breland, R.D. Elmore, S.D. Fuhlendorf // *Annual Meeting of the Southeastern Association of Fish and Wildlife Agencies*. — Oklahoma City, Oklahoma, USA, 2013.

98. Brown, J.S. Game theory and habitat selection / J.S. Brown // *Game Theory and Animal Behavior*. — New York: Oxford University Press, 1998. — P. 188-220.

99. Busch, M. Habitat selection by *Akodon azarae* and *Calomys laucha* (Rodentia, Muridae) in pampean agroecosystems / M. Busch, M.H. Mino, J.R. Dadon, K. Hodara // *Mammalia*. — 2001. — V. 65. — № 1. — P. 29-47.

100. Cantor, M. Potencial dispersão de sementes por *Didelphis albiventris* (Marsupialia, Didelphidae) em ambiente altamente perturbado [Potential seed dispersal by *Didelphis albiventris* (Marsupialia, Didelphidae) in highly disturbed environment] / M. Cantor, L.A. Ferreira, W.R. Silva, E.Z.F. Setz // *Biota Neotropica*. — 2010. — V. 10. — Issue 2. — P. 45-51.

101. Caughley, G. Directions in conservation biology / G. Caughley // *Journal of Animal Ecology*. — 1994. — V. 63. — P. 215-244.

102. Charnov, E.L. Optimal foraging, the marginal value theorem / E.L. Charnov // *Theor. Pop. Biol.* — 1976. — V. 9. — P. 129-136.

103. Clark, C.W. Dynamic State Variable Models in Ecology: Methods and Applications / C.W. Clark, M. Mangel. — New York : Oxford University Press, 2000. — 304 p.

104. Clark, R.G. Avian habitat selection: Pattern from process in nest-site use by ducks? / R.G. Clark, D. Shutler // *Ecology*. — 1999. — V. 80. — P. 272-287.

105. Clay, Z. Food-associated vocalizations in mammals and birds: what do these calls really mean? / Z. Clay, C.L. Smith, D.T. Blumstein // *Animal Behaviour*. — 2012. — V. 83. — Issue 2. — P. 323–330.

106. Cody, M. Habitat Selection in Birds / M. Cody. — Orlando, Fla., Academic Press, 1985. — P. 455-476.

107. Coles, R.C. Fission-Fusion Dynamics in Southern Muriquis (*Brachyteles arachnoides*) in Continuous Brazilian Atlantic Forest / R.C. Coles, P.C. Lee, M. Talebi // *International Journal of Primatology*. — 2012. — V. 33. — Issue 1. — P. 93-114.

108. Conner, D.A. Analysis of the vocal repertoire of adult pikas: ecological and evolutionary perspectives / D.A. Conner // *Animal Behaviour*. — 1985. — 33. — P. 124-134.

109. Conner, D.A. Life in a Rock Pile / D.A. Conner. // *Nat. Hist.* — 1983 — № 6. — P. 51-58.

110. Covich, A.P. The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems: Zoobenthic species influence energy flows and nutrient cycling / A.P. Covich, M.A. Palmer, T.A. Crowl // *BioScience*. — 1999. — V. 49. — Issue 2. — P. 119-127.

111. Danielson, B.J. Habitat selection, interspecific interactions and landscape composition / B.J. Danielson // *Evol. Ecol.* — 1992. — V. 6. — P. 399-411.

112. Dawkins, R. Good strategy or evolutionarily stable strategy / R. Dawkins // In: Barlow G.W. and Silverberg, J. *Sociobiology: Beyond Nature/Nurture?* — Colorado : Westview Press, 1980. — P. 331–337.

113. Delibes-Mateos, M. The paradox of keystone species persecuted as pests: A call for the conservation of abundant small mammals in their native range / M. Delibes-Mateos, A.T. Smith, C.N. Slobodchikoff, J.E. Swenson // *Biological Conservation*. — 2011. — V. 144. — Issue 5. — P. 1335-1346.

114. Diffendorfer, J.E. Testing models of source/sink dynamics and balanced dispersal / J.E. Diffendorfer // *Oikos*. — 1998. — V. 81. — P. 417-433.

115. Doyle, A.T. Microhabitat separation among sympatric microtines, *Clethrionomys californicus*, *Microtus oregoni*, and *M. richardsoni* / A.T. Doyle // *The American Midland Naturalist*. — 1987. — V. 118. — P. 258-265.

116. Doyle, F.I. Maintenance of a healthy Queen Charlotte Goshawk population in TFL 39: Relationship between habitat and goshawk prey / F.I. Doyle. — FIA: Weyerhaeuser Ltd., 2004. — 37 p.

117. Doyle, R.W. Settlement of planktonic larvae: a theory of habitat selection in varying environments / R.W. Doyle // *American Naturalist*. — 1975. — V. 109. — P. 113-126.

118. Emlen, S.T. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems / S.T. Emlen, L.W. Oring // *Science*. — 1977. — V. 197. — Issue 4300. — P. 215-223.

119. Fagen, R. A generalized habitat matching rule / R. Fagen // *Evol. Ecol.* — 1987. — V. 1. — P. 5-10.

120. Fiksen, Ø. A model of optimal life history and diel vertical migration in *Calanus finmarchicus* / Ø. Fiksen, F. Carlotti // *Sarsia*. — 1998. — V. 83. — P. 129-147.

121. Fiksen, Ø. Allocation patterns and diel vertical migration: modeling the optimal *Daphnia* / Ø. Fiksen // *Ecology*. — 1997. — V. 78. — P. 1446-1456.

122. Floody, O.R. Uganda kob (*Adenota kob thomasi*): territoriality and the spatial distributions of sexual and agonistic behaviors at a territorial ground / O.R. Floody, A.P. Arnold // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. — 1975. — V. 37. — P. 192-212.

123. Formanowicz Jr., D.R. Predation risk and forager escape tactics / D.R. Formanowicz Jr., E.D. Brodie Jr. // *Animal Behaviour*. — 1988. — V. 36. — P. 1836-1838.

124. Fraser, D.F. Feeding and avoiding predation hazard: the behavioral response of the prey / D.F. Fraser, F.A. Huntingford // *Ethology*. — 1986. — V. 73. — P. 57-68.

125. Fretwell, S.D. On territorial behavior and other factors influencing habitat distributions in birds / S.D. Fretwell, H.J. Lucas // *Acta Biotheoretica*. — 1970. — V. 19. — P. 16–36.

126. Fretwell, S.D. Populations in a seasonal environment / S.D. Fretwell // In: Princeton University Press. — Princeton, NJ: Princeton University Press, 1972.

127. Furrer, R.D. The evolution of urgency-based and functionally referential alarm calls in ground-dwelling species / R.D. Furrer, M.B. Manser // *American Naturalist*. — 2009. — V. 173. — Issue 3. — P. 400-410.

128. García, P. New data on the distribution and diet of the Eurasian otter (*Lutra lutra*) in the province of Salamanca [Nuevos datos sobre la distribución y dieta de la nutria paleártica (*Lutra lutra*) en la provincia de salamanca] / P. García, M. Lizana, J. Morales, J. Gutiérrez, F. Acera, R. Báez, , A.N.A. García-González, J.C. Pérez-Alonso, O. Prieto, D. Díez-Frontón // *Ecología*. — 2009. — Issue 22. — P. 117-125.

129. Gessaman, J.A. Marmot scats supplement hay pile vegetation as food energy for pikas / J.A. Gessaman, A.G. Goliszek // *Great Basin Naturalist*. — 1989. — V. 49. — № 3. — P. 466-468.

130. Giske, J. A conceptual model of distribution of capelin in the Barents Sea / J. Giske, H.R. Skjoldal, D.L. Aksnes // *Sarsia*. — 1992. — V. 77. — P. 147-156.

131. Giske, J. Ideal free distribution of copepods under predation risk / J. Giske, R. Rosland, J. Berntsen, Ø. Fiksen // *Ecol. Model.* — 1997. — V. 95. — P. 45-59.

132. Giske, J. Ontogeny, season and trade-offs: vertical distribution of the mesopelagic fish *Maurolicus muelleri* / J. Giske, D.L. Aksnes // Sarsia. — 1992. — V. 77. — P. 253-261.

133. Giske, J. Visual predators, environmental variables and zooplankton mortality risk / J. Giske, D.L. Aksnes, Ø. Fiksen // Vie et Milieu. — 1994. — V. 44. — P. 1-9.

134. Goss-Custard, J. The ecology of the Wash 3. Density related behavior and the possible effects of the loss of feeding grounds on wading birds (Charadrii) / J. Goss-Custard // Journal of Applied Ecology. — 1977. — V. 14. — P. 721-739.

135. Greene, H.W. Food-niche relationships among sympatric predators: effects of level of prey identification / H.W. Greene, F.M. Jaksic // Oikos. — 1983. — V. 40. — P. 151-154.

136. Hall, L.S. The habitat concept and a plea for standard terminology / L.S. Hall, P.R. Krausman, M.L. Morrison // Wildl. Soc. Bull. — 1997. — V. 25. — P. 173-182.

137. Hartl, D.L. Principles of Population Genetics / D.L. Hartl, A.G. Clark. — Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 1989. — 682 pp.

138. Hilden, O. Habitat selection in birds / O. Hilden // Annales Zoologici Fennici. — 1965. — V. 2. — P. 53-75.

139. Hollén, L.I. Ontogenetic changes in alarm-call production and usage in meerkats (*Suricata suricatta*): Adaptations or constraints? / L.I. Hollén, T. Clutton-Brock, M.B. Manser // Behavioral Ecology and Sociobiology. — 2008. — V. 62. — Issue 5. — P. 821-829.

140. Hollén, L.I. Ontogeny of alarm call responses in meerkats, *Suricata suricatta*: the roles of age, sex and nearby conspecifics / L.I. Hollén, M.B. Manser // Animal Behaviour. — 2006. — V. 72. — Issue 6. — P. 1345-1353.

141. Hollén, L.I. The development of alarm call behaviour in mammals and birds // L.I. Hollén, A.N. Radford // Animal Behaviour. — 2009. — V. 78. — Issue 4. — P. 791-800.

142. Holt, R.D. On the relationship between the ideal-free distribution and the evolution of dispersal / R.D. Holt, M. Barfield // In: J. Clobert E., Danchin, A. Dhondt and J. Nichols, eds. Dispersal. — Oxford University Press, 2001. — P. 83-95.
143. Holt, R.D. Species coexistence / R.D. Hold // In: S. Levin, ed. The Encyclopedia of Biodiversity, Vol. 5. — Academic Press, 2001. — P. 413-426.
144. Horat, P., Effects of predation risk and hunger on the behavior of two species of tadpoles / P. Horat, R.D. Semlitsch // Behavioral Ecology and Sociobiology. — 1994. — V. 34. — P. 393-401.
145. Houston, A.I. Models of adaptive behaviour: an approach based on state / A.I. Houston, J.M. McNamara. — Cambridge, Cambridge University Press, 1999.
146. Houston, A.I. Patch choice and population size / A.I. Houston, J.M. McNamara // Evol. Ecol. — 1997. — V. 11. — P. 703-722.
147. Hugie, D.M. Fish and game: a game theoretic approach to habitat selection by predators and prey / D.M. Hugie, L.M. Dill // J. Fish Biol. — 1994. — V. 45. — P. 151-169.
148. Hutto, R.L. Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds / R.L. Hutto // In: M.L. Cody (ed.). Habitat selection in birds. — New York : Academic Press, Inc., 1985. — P. 455–476.
149. Hwang, S. *Marmota flaviventris* (On-line) 2012. Animal Diversity Web. Accessed February 12, 2014 at http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Marmota_flaviventris/
150. Johnson, D.H. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference / D.H. Johnson // Ecology. — 1980. — V. 61. — P. 65-71.
151. Jones, J. Habitat selection studies in avian ecology: a critical review / J. Jones // Auk. — 2001. — V. 118. — P. 557–562.
152. Jones, M.E. Diet overlap and relative abundance of sympatric dasyurid carnivores: a hypothesis of competition / M.E. Jones, L.A. Barmuta // Journal of Animal Ecology. — 1998. — V. 67. — P. 410-421.

153. Kacelnik, A. The ideal free distribution and predator-prey populations / A. Kacelnik, J.R. Krebs, C. Bernstein // Trends Ecol. Evol. — 1992. — V. 7. — P. 50–55.
154. Karr, J.R. Habitat selection and environmental gradients: dynamics in the “stable” tropics / J.R. Karr, K.E. Freemark // Ecology. — 1983. — V. 64. — P. 1481-1494.
155. Kaufmann, J.H. The ecology and evolution of social organization in the kangaroo family (Macropodidae) / J.H. Kaufmann // Amer. Zool. — 1974. — № 14. — P. 51–62.
156. Kawamichi, T. Behavior and social organization of five species of pikas and their evolution / T. Kawamichi // In: Contemporary Mammalogy in China and Japan (T. Kawamichi, ed.). Mamm. Soc. Japan. — 1985. — P. 43-50.
157. Kawamichi, T. Structure of a breeding nest of the Daurian pika, *Ochotona daurica*, in Mongolia / T. Kawamichi, S. Dawanyam // Mammal Study. — 1997. — V. 22. — P. 89-93.
158. Kennedy, M. Agonistic interactions and the distributions of foraging organisms: Individual costs and social information / M. Kennedy, R.D. Gray // Ethology. — 1994. — V. 96. — P. 155-165.
159. Kerth, G. Causes and consequences of living in closed societies: Lessons from a long-term socio-genetic study on Bechstein's bats / G. Kerth, J. Van Schaik // Molecular Ecology. — 2012. — V. 21. — Issue 3. — P. 633-646.
160. Kinnaird, M.F. Variable resource defense by the Tana River crested mangabey / M.F. Kinnaird // Behavioral Ecology and Sociobiology. — 1992. — V. 31. — Issue 2. — P. 115-122.
161. Kiriazis, J. Perceptual specificity in the alarm calls of Gunnison's prairie dogs / J. Kiriazis, C.N. Slobodchikoff // Behavioural Processes. — 2006. — V. 73. — Issue 1. — P. 29-35.
162. Kokko, H. Optimal and suboptimal use of compensatory responses to harvesting: timing of hunting as an example / H. Kokko // Wildlife Biology. — 2001. — V. 7. — P. 141-150.

163. Komonen, M. Daurian pikas (*Ochotona daurica*) and grassland condition in eastern Mongolia / M. Komonen, A. Komonen, A. Otgonsuren // *J. Zool., Lond.* — 2003. — V. 259. — P. 281–288.

164. Koren, L. Complex call in male rock hyrax (*Procavia capensis*): A multi-information distributing channel / L. Koren, E. Geffen // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. — 2009. — V. 63. — Issue 4. — P. 581-590.

165. Koren, L. Social status and cortisol levels in singing rock hyraxes / L. Koren, O. Mokady, E. Geffen // *Hormones and Behavior*. — 2008. — V. 54. — Issue 1. — P. 212–216.

166. Kotliar, N.B. Application of the new keystone-species concept to prairie dogs: how well does it work? / N.B. Kotliar // *Conservation Biology*. — 2000. — V. 14. — P. 1715-1721.

167. Kotliar, N.B. Multiple scales of patchiness and patch structure: A hierarchical framework for the study of heterogeneity / N.B. Kotliar, J.A. Wiens // *Oikos*. — 1990. — V. 59. — P. 253-260.

168. Krebs, C.J. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus* / C.J. Krebs // *Ecological Monographs*. — 1966. — V. 36. — P. 239-273.

169. Krebs, J.R. Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*) / J.R. Krebs, J.T. Erichsen, M.I. Webber, E.L. Charnov // *Animal Behaviour*. — 1977. — V. 25. — P. 30-38.

170. Krebs, J.R. Song repertoires and territory defense in the great tit / J.R. Krebs, R. Ashcroft, M. Webber M. // *Nature*. — 1978. — V. 271. — P. 539-542.

171. Lack, D. The psychological factor in bird distribution / D. Lack // *Br. Birds*. — 1937. — V. 31. — P. 130-136.

172. Lai C.H. Keystone status of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*): effects of control on biodiversity of native birds / C.H. Lai, A.T. Smith // *Biodiversity and Conservation*. — 2003. — V. 12. — P. 1901-1912.

173. Leiner, N.O. Seasonal variation in the diet of the Brazilian slender opossum (*Marmosops paulensis*) in a montane Atlantic forest area, southeastern

Brazil / N.O. Leiner, W.R. Silva // Journal of Mammalogy. — 2007. — V. 88. — Issue 1. — P. 158-164.

174. Lessa, L.G. Diet and seed dispersal by five marsupials (Didelphimorphia: Didelphidae) in a Brazilian cerrado reserve / L.G. Lessa, F.N. da Costa // Mammalian Biology. — 2010. — V. 75. — Issue 1. — P. 10-16.

175. Li, W.J. Impacts of plateau pikas on soil organic matter and moisture content in alpine meadow / W.J. Li, Y.M. Zhang // Acta Theriologica Sinica. — 2006. — V. 26. — № 4. — P. 331–337.

176. Licht, T. Discriminating between hungry and satiated predators: the response of guppies (*Poecilia reticulata*) from high and low predation sites / T. Licht // Ethology. — 1989. — V. 82. — P. 238–243.

177. Lima, S.L. Anti-predatory vigilance and limits to collective detection of predatory attack: spatial and visual separation between forages / S.L. Lima, P.A. Zollner // Behavioral Ecology and Sociobiology. — 1996. — V. 38. — P. 355-363.

178. Lima, S.L. Foraging-efficiency-predation-risk trade-off in the grey squirrel / S.L. Lima, T.J. Valone, T. Caraco // Animal Behaviour. — 1985. — V. 33. — P. 155–165.

179. Lomnicki, A. Population Ecology of Individuals / A. Lomnicki. — Princeton, NJ, Princeton University Press, 1988. — 223 p.

180. MacArthur, R.H. On optimal use of a patchy environment / R.H. MacArthur, E.R. Pianka // American Naturalist. — 1966. — V. 100. — P. 603-609.

181. Mangel, M. Behavioural stabilization of host-parasite population dynamics / M. Mangel, B.D. Roitberg // Theor. Pop. Biol. — 1992. — V. 42. — P. 308-320.

182. Mangel, M. Dynamic modelling in behavioral ecology / M. Mangel, C.W. Clark. — Princeton, N.J., Princeton University Press, 1988. — 320 p.

183. Manser, M.B. The acoustic structure of suricates' alarm calls varies with predator type and the level of response urgency / M.B. Manser // Proceedings of

the Royal Society B: Biological Sciences. — 2001. — V. 268. — Issue 1483. — P. 2315-2324.

184. Markham, O.D. Burrowing in the pika (*Ochotona princeps*) / O.D. Markham, F.W. Whicker // J. Mammal. — 1972. — V. 53. — P. 387-389.

185. Martin, T.E. Are microhabitat preferences of coexisting species under selection and adaptive? // T.E. Martin / Ecology. — 1998. — V. 79. — P. 656-670.

186. Matrosova, V.A. Pups crying bass: vocal adaptation for avoidance of age-dependent predation risk in ground squirrels? / V.A. Matrosova, I.A. Volodin, E.V. Volodina, A.F. Babitsky // Behavioral Ecology and Sociobiology. — 2007. — V. 62. — P. 181-191.

187. McIntire, E.J.B. Grazing history versus current grazing: leaf demography and compensatory growth of three alpine plants in response to a native herbivore (*Ochotona collaris*) / E.J.B. McIntire, D.S. Hik // J. Ecol. — 2002. — V. 90. — P. 348-359.

188. McNamara, J.M. State-dependent ideal free distributions / J.M. McNamara, A.I. Houston // Evol. Ecol. — 1990. — V. 4. — P. 298-311.

189. Milinski, M. Competition for resources / M. Milinski, G.A. Parker // In: Krebs J.R., Davies N.B. (eds) Behavioural ecology: an evolutionary approach, 3rd edn. — Oxford, Blackwell Scientific, 1991. — P. 137-168.

190. Milinski, M. Influence of a predator on the optimal foraging behaviour of sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.) / M. Milinski, R. Heller // Nature. — 1978. — V. 275. — P. 642-644.

191. Monteiro, L.R. Environmental correlates of geographical variation in skull and mandible shape of *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae) / L.R. Monteiro, L.C. Duarte, S.F. dos Reis // Journal of Zoology. — 2003. — V. 261. — P. 47-57.

192. Morris, D.W. Can consumer-resource dynamics explain patterns of guild assembly? / D.W. Morris, T.W. Knight // American Naturalist. — 1996. — V. 147. — P. 558-575.

193. Morris, D.W. Habitat matching: alternatives and populations and communities implications to populations and communities / D.W. Morris // *Evol. Ecol.* — 1994. — V. 8. — P. 387-406.

194. Morris, D.W. Habitat selection in mosaic landscapes / D.W. Morris // In: Hansson L., Fahrig L., Merriam G. (eds) *Mosaic landscapes and ecological processes.* — New York, Chapman and Hall, 1995. — P. 111–135.

195. Morris, D.W. Habitat-dependent estimates of competitive interaction / D.W. Morris // *Oikos.* — 1989. — V. 55. — P. 111–120.

196. Morris, D.W. Habitat-dependent population regulation and community structure / D.W. Morris // *Evol. Ecol.* — 1988. — V. 2. — P. 253–269.

197. Morris, D.W. Has the ghost of competition passed? / D.W. Morris // *Evol. Ecol. Res.* — 1999. — 1. — P. 3–20.

198. Morris, D.W. Optimally foraging mice match patch use with habitat differences in fitness / D.W. Morris, D.L. Davidson // *Ecology.* — 2000. — V. 81. — P. 2061–2066.

199. Morris, D.W. Scales and costs of habitat selection in heterogeneous landscapes / D.W. Morris // *Evol. Ecol.* — 1992. — V. 6. — P. 412–432.

200. Morris, D.W. Spatial scale and the cost of density-dependent habitat selection / D.W. Morris // *Evol. Ecol.* — 1987. — V. 1. — P. 379–388.

201. Morris, D.W. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection / D.W. Morris // *Oecologia.* — 2003. — V. 136. — P. 1–13.

202. Nikol'skii, A.A. Correlation between the Spatial Structure of Population and Acoustic Activity of Northern Pika, *Ochotona hyperborea* Pallas, 1811 (Mammalia) / A.A. Nikol'skii, A.T. Teryokhin, Ye.B. Srebrodolskaya, N.A. Formozov, N.M. Paskhina, L.I. Brodsky // *Zoologischer anzeiger.* — 1990. — V. 224. — № 5/6. — P. 342-358.

203. Orians, G.H. Spatial and temporal scales in habitat selection / G.H. Orians, J.E. Wittenberger // *American Naturalist.* — 1991. — V. 137 (Supplement). — P. 29-49.

204. Ostfield, R.S. Limiting resources and territoriality in microtine rodents // R.S. Ostfield // *American Naturalist*. — 1985. — V. 126. — P. 1–15.

205. Ostfield, R.S. The ecology of territoriality in small mammals / R.S. Ostfield // *Trends in Ecology and Evolution*. — 1990. — V. 5. — P. 411-415.

206. Palombit, R.A. Infanticide and the evolution of male-female bonds in animals / R.A. Palombit // In: *Infanticide by Males and Its Implications* (C.P. van Schaik and C.R. Janson, eds.). — Cambridge: Cambridge University Press, 2000. — P. 239-268.

207. Parker, G.A. Ideal free distributions when individuals differ in competitive ability: phenotype limited ideal free models / G.A. Parker, W.J. Sutherland // *Animal Behaviour*. — 1986. — V. 34. — P. 1222-1242.

208. Partridge, L. Habitat selection / L. Partridge // In: *Behavioural ecology* (J.R. Krebs and N.B. Davis, eds.). — London, England: Blackwell Scientific Publ., 1978. — P. 351-376.

209. Petit, L.J. Factors governing habitat selection by Prothonotary Warblers: Field Tests of the Fretwell-Lucas Models / L.J. Petit, D.R. Petit // *Ecological Monographs*. 1996. — V. 66. — P. 367–387.

210. Poole, T.B. *Social Behavior in Mammals* / T.B. Poole. — London : Blackie, 1985. — 248 p.

211. Power, M.E. Challenges in the quest for keystones: Identifying keystone species is difficult-but essential to understanding how loss of species will affect ecosystems / M.E. Power, D. Tilman, J.A. Estes, B.A. Menge, W.J. Bond, L.S. Mills, G. Daily, J.C. Castilla, J. Lubchenco, R.T. Paine // *BioScience*. — 1996. — V. 46. — Issue 8. — P. 609-620.

212. Pulliam, H.R. Living in groups: is there an optimal group size? / H.R. Pulliam, T. Caraco // In: *Behavioural ecology* (J.R. Krebs and N.B. Davies, eds), 2nd ed. — Oxford, Blackwell Scientific Publications, 1974. — P. 122-147.

213. Pulliam, H.R. Sources, sinks and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics / H.R. Pulliam, B.J. Danielson // *American Naturalist*. — 1991. — V. 137 (Suppl.). — P. 50-66.

214. Pulliam, H.R. Sources, sinks, and population regulation / H.R. Pulliam // *American Naturalist*. — 1988. — V. 132. — P. 652-661.

215. Rawlins, D.R. The feeding ecology of the striped possum *Dactylopsila trivirgata* (Marsupialia: Petauridae) in far north Queensland, Australia / D.R. Rawlins, K.A. Handasyde // *Journal of Zoology*. — 2002. — V. 257. — Issue 2. — P. 195-206.

216. Ren, B. Fission-Fusion Behavior in Yunnan Snub-Nosed Monkeys (*Rhinopithecus bieti*) in Yunnan, China / B. Ren, D. Li, P.A. Garber, M. Li // *International Journal of Primatology*. — 2012. — V. 33. — Issue 5. — P. 1096-1109.

217. Renaud, S. Intra- and interspecific morphological variation in the field mouse species *Apodemus argenteus* and *A. speciosus* in the Japanese archipelago: the role of insular isolation and biogeographic gradients / S. Renaud, V. Millien // *Biological Journal of the Linnean Society*. — 2001. — V. 74. — P. 557-569.

218. Robel, R.J. Booming territory size and mating success of the greater prairie chicken (*Tympanuchus cupido pinnatus*) / R.J. Robel // *Animal Behaviour*. — 1966. — V. 14. — Issue 2-3. — P. 328-331.

219. Robel, R.J. Signification of booming grounds of greater prairie chickens / R.J. Robel // *Proc. Am. Philos. Soc.* — 1967. — V. 111. — P. 109-114.

220. Robertson, R.J. Optimal niche space of the Red-winged Blackbird (*Agelaius phoeniceus*). I. Nesting success in marsh and upland habitat / R.J. Robertson // *Canadian Journal of Zoology*. — 1972. — V. 50. — P. 247-263.

221. Rodenhouse, N.L. Site-dependent regulation of population size: a new synthesis / N.L. Rodenhouse, T.W. Sherry, R.T. Holmes // *Ecology*. — 1997. — V. 78. — P. 2025-2042.

222. Roitberg, B.D. Optimistic and pessimistic fruit flies: evaluating fitness consequences of estimation errors / B.D. Roitberg // *Behaviour*. — 1990. — V. 114. — P. 65-82.

223. Roitberg, B.D. Seasonal dynamic shifts in patch exploitation by parasitic wasps / B.D. Roitberg, M. Mangel, R.G. Lalonde, C.A. Roitberg, J.J.M. Van Alphen, L. Vet // *Behav. Ecol.* — 1992. — V. 3. — P. 156-165.

224. Rolstad, J. Habitat selection as a hierarchical spatial process: the green woodpecker at the northern edge of its distribution range / J. Rolstad, B. Loken, E. Rolstad // *Oecologia (Berl.)*. — 2000. — V. 124. — P. 116-129.

225. Rosenzweig, M.L. A theory of habitat selection / M.L. Rosenzweig // *Ecology*. — 1981. — V. 62. — P. 327-335.

226. Rosenzweig, M.L. Habitat Selection and Population Interactions: The Search for Mechanism / M.L. Rosenzweig // *The American Naturalist*. — 1991. — V. 137, Supplement. — P. 5-28.

227. Rosenzweig, M.L. On the evolution of habitat selection / M.L. Rosenzweig // *Pr. First Int. Congr. Ecol.* — 1974. — 401-4.

228. Rosenzweig, M.L. Three probable evolutionary causes for habitat selection / M.L. Rosenzweig // In: *Contemporary Quantitative Ecology and Related Econometrics* (eds G.P. Patil and M.L. Rosenzweig). — Fairland, MD, USA, International Cooperative Publishing House, 1979. — P. 49-60.

229. Rosenzweig, M.L. Two gerbils of the Negev: a long-term investigation of optimal habitat selection and its consequences / M.L. Rosenzweig, Z. Abramsky // *Evol. Ecol.* — 1997. — V. 11. — P. 733-756.

230. Schibler, F. The irrelevance of individual discrimination in meerkat alarm calls / F. Schibler, M.B. Manser // *Animal Behaviour*. — 2007. — V. 74. — Issue 5. — P. 1259-1268.

231. Schoener, T.W. Time budgets and territory size: some simultaneous optimization models for energy maximizers / T.W. Schoener // *Am. Zool.* — 1987. — V. 27. — P. 259-291.

232. Schuster, R.L. Introduction / R.L. Schuster // In: Schuster, R.L., and Krizek, R.J., eds. *Landslides, analysis and control: National Research Council, Transportation Research Board Special Report*. — 1978. — V. 176. — P. 1-10.

233. Shibkov, A.A. Acoustic signaling of the water shrew, *Neomys fodiens* (Insectivora, Soricidae), in conflict interruptions / A.A. Shibkov, V.N. Movchan, S.A. Sobolevskii // Zoologichesky Zhurnal. — 2001. — V. 80. — № 4. — P. 454-458.

234. Sih A. Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? / A. Sih // Science. — 1980. — V. 210. — P. 1041.

235. Sih, A. Foraging strategies and the avoidance of predation by an aquatic insect, *Notonecta hoffmanni* / A. Sih // Ecology. — 1982. — V. 63. — P. 786–796.

236. Sih, A. Game theory and predator-prey response races / A. Sih // In: Game Theory and Animal Behavior (L.A. Dugatkin and H.K. Reeve, eds). — New York: Oxford University Press, 1998. — P. 221-238.

237. Simeonovska-Nikolova, D.M. Vocal communication in the bicoloured white-toothed shrew *Crocidura leucodon* / D.M. Simeonovska-Nikolova // Acta Theriol. — 2004. — V. 49. — № 2. — P. 157–165.

238. Smith, A.T. Chapter 3: The Pikas / A.T. Smith, N.A. Formozov, R.S. Hoffmann, Ch. Zheng, M.A. Erbajeva / In: Rabbits, Hares and Pikas. — IUCN, Gland, Switzerland, 1990. — P. 14-60.

239. Smith, A.T. The distribution and dispersal of pikas: influences of behavior and climate / A.T. Smith // Ecology. — 1974. — V. 55. — P. 1368-1376.

240. Smith, A.T. The plateau pika (*Ochotona curzoniae*) is a keystone species for biodiversity on the Tibetan plateau / A.T. Smith, J.M. Foggin // Animal Conservation. — 1999. — V. 2. — P. 235–240.

241. Sokal, R.R. Biometry: The principles and practice of statistics in biological research / R.R. Sokal, F.J. Rohlf // 2nd ed. Ed: W.H. Freeman. — San Francisco, 1981. — 859 pp.

242. Stephens, D.W. Foraging theory / D.W. Stephens, J.R. Krebs. — Princeton, NJ: Princeton Univ. Press, 1986. — 262 p.

243. Sutherland, W.J. Aggregation and the 'ideal free' distribution / W.J. Sutherland // J. Anita. Ecol. — 1983. — V. 52. — P. 821-828.

244. Sutherland, W.J. Distribution of unequal competitors / W.J. Sutherland, G.A. Parker // In: Sibly R.M., Smith R.H. (eds) Behavioural ecology—ecological consequences of adaptive behaviour. — Oxford, Blackwell Scientific, 1995. — P. 255–274.

245. Sutherland, W.J. Game theory models of functional and aggregative responses / W.J. Sutherland // *Oecologia*. — 1992. — V. 90. — P. 150-152.

246. Sutherland, W.J. Habitat assessment / W.J. Sutherland, R.H. Green // In: Sutherland, W.J., Newton, I. & Green, R.H. Bird Ecology and Conservation: a Handbook of Techniques. — Oxford, Oxford University Press, 2004. — P. 251-268.

247. Tchabovsky, A.V. The effect of vegetation cover on vigilance and foraging tactics in the fat sand rat, *Psammomys obesus* / A.V. Tchabovsky, B.R. Krasnov, I.S. Khokhlova, G.I. Shenbrot // *Journal of Ethology*. — 2001. — № 19. — P. 105-113.

248. Titze, I.R. Vocal power and pressure-flow relationships in excised tiger larynges / I.R. Titze, W.T. Fitch, E.J. Hunter, F. Alipour, D. Montequin, D.L. Armstrong, J.A. McGee, E.J. Walsh // *Journal of Experimental Biology*. — 2010. — V. 213. — Issue 22. — P. 3866-3873.

249. Travers, S.E. The influence of starvation and predators on the mating behavior of a semiaquatic insect / S.E. Travers, A. Sih // *Ecology*. — 1991. — V. 72. — P. 2123-2136.

250. Tregenza, T. Building on the ideal free distribution / T. Tregenza // *Adv. Ecol. Res.* — 1995. — V. 26. — P. 253–307.

251. Van Horne, B. Density as a misleading indicator of habitat quality / B. Van Horne // *Journal of Wildlife Management*. — 1983. — V. 47. — P. 893-901.

252. Van Staaldouin, M.A. Marmot disturbances in a Mongolian steppe vegetation / M.A. Van Staaldouin, M.A. Werger // *Journal of Arid Environments*. — 2007. — V. 692. — P. 344-351.

253. Ventura, J. Morphometric assessment of the *Monodelphis brevicaudata* group (Didelphimorphia: Didelphidae) in Venezuela / J. Ventura, R. Pérez-

Hernández, M.J. López-Fuster // J. Mammal. — 1998. — V.79. — № 1. — P. 104-117.

254. Verner, J. Wildlife 2000: modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates / J. Verner, M.L. Morrison, C.J. Ralph. — University of Wisconsin Press. — Madison, WI, 1986. — 470 ps.

255. Vieira, E.M. Niche overlap and resource partitioning between two sympatric fox species in southern Brazil / E.M. Vieira, D. Port // Journal of Zoology. — 2007. — V. 272. — Issue 1. — P. 57-63.

256. Virgós, E. Badger (*Meles meles*) sett site selection in low density Mediterranean areas / E. Virgós, J.G. Casanovas // Acta Theriologica. — 1999. — V. 44. — P. 173-182.

257. Vogel, E.R. Quantifying Primate Food Distribution and Abundance for Socioecological Studies: An Objective Consumer-centered Method // E.R. Vogel, C.H. Janson // International Journal of Primatology. — V. 32. — Issue 3. — P. 737-754.

258. Wang, D. Strategies for survival of small mammals in a cold alpine environment I. Seasonal variations in the weight and structure of brown adipose tissue in *Ochotona curzoniae* and *Microtus oeconomus* (in Chinese with English summary) / D. Wang, Z. Wang // Acta Theriol Sinica. — 1989. — V. 9. — P. 176-185.

259. Wang, D.H. Effects of temperature and photoperiod on thermogenesis in plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) and root voles (*Microtus oeconomus*) / D.H. Wang, R.Y. Sun, Z.W. Wang, J.S. Liu // J. Comp. Physiol. B. — 1999. — V. 169. — № 1. — P. 77-83.

260. Wang, G.M. Comparative food preference of *Microtus brandti* and *Ochotona dauurica* in grasslands of Inner Mongolia, China // G.M. Wang, Q.Q. Zhou, W.Q. Zhong, D.H. Wang // Mammalian Biology 66, 312-316.

261. Weir, J.T. Environmental harshness, latitude and incipient speciation / J.T. Weir // Molecular Ecology. — 2014. — V. 23. — Issue 2. — P. 251-253.

262. Werner, E.E. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish / E.E. Werner, G.F. Gilliam, D.J. Hall, G.G. Mittelbach // Ecology. — 1983. — V. 64. — P. 1540–1548.

263. Wesche, K. Habitat engineering under dry conditions: the impact of pikas (*Ochotona pallasii*) on vegetation and site conditions in southern Mongolian steppes / K. Wesche, K. Nadrowski, V. Retzer // J. Veg. Sci. — 2007. — V. 18. — P. 665–674.

264. Whicker, A.K. Ecological Consequences of Prairie Dog Disturbances / A.K. Whicker, J.K. Detling // Bioscience. — 1988. — V. 38. — P. 778-785.

265. Wiens, J.A. Pattern and process in grassland bird communities / J.A. Wiens // Ecological Monographs. — 1973. — V. 43. — P. 237-270.

266. Winter, S.L. Vegetation of prairie dog colonies and non-colonized short-grass prairie / S.L. Winter, J.F. Cully, J.S. Pontius // J. Range Manage. — 2002. — V. 55. — P. 502-508.

267. Wolff, J.O. An offspring-defense hypothesis for territoriality in female mammals / J.O. Wolff, J.A. Peterson // Ethology, Ecology and Evolution. — 1998. — V. 10. — Issue 3. — P. 227-239.

268. Yang, G.-J. Physiological characteristics of pika (*Ochotona rufescens rufescens*) as a weak heat tolerant animal / G.-J. Yang // Tropical Medicine. — 1990. — V. 32. — Issue 4. — P. 129-140.

269. Yang, X. Treatment of adjuvant arthritis in rats: Vaccination potential of a synthetic nonapeptide from the 65 kDa heat shock protein of mycobacteria / X. Yang, J. Gasser, B. Riniker, U. Feige // Journal of Autoimmunity. — 1990. — V. 3. — Issue 1. — P. 11-23.

270. Zhao, D. Impact of group size on female reproductive success of free-ranging *Rhinopithecus roxellana* in the Qinling Mountains, China / D. Zhao, B. Li, K. Watanabe // Folia Primatologica. — 2011. — V. 82. — Issue 1. — P. 1-12.

271. Zhong, W.Q. Study on the relation of winter food selection by the Daurian Pika and plant communities / W.Q. Zhong, Q.Q. Zhou, C.L. Sun // Acta Ecologica Sinica. — 1982. — V. 2. — P. 77–84.

272. Zhong, W. Effects of winter food availability on the abundance of Daurian pikas in Inner Mongolian grasslands // W. Zhong, G. Wang; Q. Zhou, X. Wan, G. Wang // *Journal of Arid Environments*. — 2008. — V. 7. — P. 1383-1387.