

На правах рукописи

Старков Алексей Иннокентьевич

ЭКОЛОГИЯ ДАУРСКОЙ ПИЩУХИ *OSCHOTOMA*
DAUURICA PALLAS, 1776 В ЮГО-ЗАПАДНОМ
ЗАБАЙКАЛЬЕ

Специальность 03.02.08 — экология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Улан-Удэ – 2014

Работа выполнена в лаборатории экологии и систематики животных
Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт
общей и экспериментальной биологии СО РАН»

Научный руководитель: кандидат биологических наук
Борисова Наталья Геннадьевна

Официальные оппоненты:

Картавцева Ирина Васильевна, доктор биологических наук,
федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Биолого-
почвенный институт ДВО РАН», главный научный сотрудник лаборатории
эволюционной зоологии и генетики

Бадмаева Евгения Николаевна, кандидат биологических наук,
Автономное образовательное учреждение дополнительного
профессионального образования Республики Бурятия
«Бурятский республиканский институт образовательной политики»,
старший преподаватель кафедры инновационного проектирования

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
профессионального образования
«Московский государственный
университет имени М. В. Ломоносова»

Защита состоится 22 мая 2014 г. в 15.00 часов на заседании
диссертационного совета Д 212.022.03 при федеральном государственном
бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального
образования «Бурятский государственный университет» по адресу:
670000, г. Улан-Удэ, ул. Смолина, 24а, конференц-зал. Факс: (3012) 210588,
e-mail: d21202203@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБОУ ВПО «Бурятский
государственный университет» и на сайте Бурятского государственного
университета www.bsu.ru

Автореферат разослан « » марта 2014 г. и размещен на официальном
сайте ВАК Министерства образования и науки Российской Федерации
<http://vak.ed.gov.ru>

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук

А.Б. Гулгенова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Степи в настоящее время – один из наиболее хозяйственно используемых и вследствие этого наиболее угрожаемых биомов в мире. Состояние степей Юго-Западного Забайкалья оценивается на сегодняшний день как относительно благополучное. Сохранение такого статуса требует грамотного управления, основанного на твердых научных знаниях структуры и процессов функционирования экосистемы. Для сохранения полноценно функционирующих экосистем очень важно сохранение так называемых «ключевых видов» (Power et al., 1996; Delibes-Mateos et al., 2011). Воздействие их на структуру и функции экосистемы непропорционально велико по отношению к их обилию (Power et al., 1996), и влияние их невыполнимо ни другими видами, ни процессами (Kotliar et al., 2000).

К числу таких видов относится даурская пищуха (*Ochotona dauurica* Pallas, 1776). Ей характерны высокий потенциал размножения, высокая кормовая и запасающая активность. Она является основным объектом питания для многих хищников, особенно зимой, выполняет в силу активной роющей деятельности своеобразную инженерную роль в функционировании степных биоценозов. Даурская пищуха в Юго-Западном Забайкалье представлена северными периферийными популяциями, очень чутко реагирующими на все изменения условий обитания. Мы рассматриваем ее как одного из ключевых и даже индикаторных видов степных экосистем региона.

Даурская пищуха, несмотря на заметную биоценологическую роль, еще слабо изучена, за исключением отдельных аспектов экологии. В особенности это касается периферийных популяций, в частности, зверьков из Забайкалья (Фетисов, 1936; Матурова и др., 1977; Швецов и др., 1984; Борисова и др., 2002; и др.). Эти обстоятельства послужили нам поводом для изучения экологии даурской пищухи в условиях Юго-Западного Забайкалья, на северной окраине видового ареала.

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

Основные задачи:

- провести морфологическое описание популяций;
- установить факторы, определяющие выбор местообитаний;
- выявить режим активности;
- исследовать конструкцию нор;
- установить рацион и особенности пищевого поведения;
- 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 социопространственной 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 ИСЭЖ 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).

Личный вклад автора заключается в постановке цели и задач исследования, в непосредственном участии в сборе полевого и экспериментального материала, его камеральной обработке, формулировке выводов и предложений.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 20 работ (на русском и английском языках), в том числе 6 статей в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов и списка публикаций. Общий объем работы составляет 212 страниц, работа иллюстрирована 28 таблицами и 54 рисунками. Список цитированной литературы включает 167 наименований.

Благодарности. Выражаю глубокую благодарность моему научному руководителю, к.б.н. Н.Г. Борисовой за ценные замечания, консультации, методическое руководство, помощь на всех этапах подготовки диссертации. Хочу также поблагодарить И.А. Володина, к.б.н. (МГУ, г. Москва), Т.В. Воробьеву (Московский зоопарк, г. Москва) — за помощь в проведении полевых работ и консультации; Т.В. Кислощаеву, А.Б. Будаева, В. Нестеренко, Е. Бурдинскую — за помощь в проведении полевых работ и обработке материала.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. РАЙОНЫ ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

1.1. Физико-географическая характеристика Юго-Западного Забайкалья

В разделе на основе литературных и собственных данных приведены физико-географические условия обитания даурской пищухи в Юго-Западном Забайкалье.

1.2. Объект исследований. Материал и методика

Объектом наших наблюдений была даурская пищуха в Юго-Западном Забайкалье (южные и центральные районы Бурятии), которая здесь находится на северной окраине видового ареала.

Общая продолжительность наших исследований составляла 24 года (1989-2013 гг.). Сбор материала проводили в разных районах региона на 9 ключевых участках: «Хурумша» (51°35' с.ш., 106°51' в.д.), «Кударасомон» (50°09' с.ш., 107°25' в.д.), «Петропавловка» (50°41' с.ш., 105°14' в.д.), «Гэгэтуй» (50°41' с.ш., 105°16' в.д.), «Саянтуй» (51°42' с.ш., 107°29'

в.д.), «Тологой» (51°43' с.ш., 107°27' в.д.), «Ключи» (51°41' с.ш., 107°9' в.д.), «Бичура» (50°41' с.ш., 107°52' в.д.) и «Селенга» (50°53' с.ш., 105°55' в.д.).

Краниологические материалы получены в течение среднего времени жизни I поколения пищух (Соколов и др., 1994). Размер выборок с каждого участка - ≥ 6 . Всего исследовано 299 черепов по 21 параметру, согласно известной методике (Бобаль, 2001). Дополнительно измерена ширина Р₃. Для выявления связи межпопуляционной изменчивости с полом проводили процедуру двухфакторного дисперсионного анализа. Распределение данных относительно осей канонических переменных путем дискриминантного анализа позволило объединить многие одновозрастные точки в 11 хронологически обособленных групп: Алтай», «Бурятия-90», «Бурятия-70», «Тува-70», Тува-60», «Забайкальский край», «Бурятия-60», «Бурятия-20», «Тува-50» и «Монголия», позднее была добавлена группа «Бурятия-90-КС». Из статистических методов использовали факторный анализ с применением метода центроидов, непараметрический тест Колмогорова—Смирнова и кластерный анализ (метод одной связи, евклидовы расстояния) по средним значениям промеров.

В изучение нор входили их раскопки, зарисовки и замеры длины, диаметра и числа ходов, углов между ходами, глубины залегания колен, глубины расположения и диаметра камер. Всего исследовано нор 24 поселений пищух.

Для изучения биоценотической роли нор зверьков наблюдали за всеми видами животных, появляющимися на колонии, некоторые из них попадали в ловушки.

Суточную активность пищух изучали в ходе непосредственных наблюдений за мечеными зверьками. В каждом месяце было проведено по 4 суток наблюдений в светлое время, одновременно фиксировали все изменения метеоусловий (в т.ч. каждый час измерялась температура воздуха на высоте 0,5 м от поверхности земли). Всего на наблюдения затрачен 1051 час.

Фуражирование кормов как элемент повседневной активности изучали в ходе наблюдений за мечеными зверьками. Рацион питания изучали путем изучения состава стожков и пучков растений, собираемых пищухами. Для каждого стожка фиксировали место его нахождения относительно разметки колонии. Суточное потребление кормов изучали в экспериментальных условиях. В поле отлавливали взрослых пищух (весом не менее 110 г и не более 130 г), помещали в клетку 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.

Исследования социопространственной структуры даурских пищух проводили на колониях, поделенных на квадраты 25x25 м² или 5x5 м². Всего было заложено более 2 тыс. квадратов. Для каждого квадрата картировали топографическую основу, описывали растительность, расположение и ориентацию отверстий нор пищух, крупных камней, тропинок и т.д. Зверьков до начала наблюдений отлавливали живоловками и метили в целях индивидуального распознавания. В общей сложности нами было помечено ушными метками и стрижками волос 183 особи разных возрастов.

Наблюдения вели методом сканирования территории и фокальным наблюдением за отдельным зверьком в часы наземной активности пищух главным образом с 5 до 9 ч и с 18 до 22 ч. При этом использовали главным образом метод временных срезов (1-2 мин). В полевой дневник поминутно заносили любую активность зверьков, особенно связанную с присутствием конспецификов, а при их встречах — тип взаимодействия (по Проскуриной и Смирину, 1987) и его продолжительность в зависимости от половозрастного статуса, а также долю контактов от бюджета времени вне норы.

Вокализации пищух исследованы на этих же колониях. На слух разные типы звуковых сигнализаций различаются достаточно отчетливо, экспертно даже можно определить самые общие вариации определенных типов сигналов по изменению тональности, длительности нот и интервалов и т.п. Вокализации были записаны на магнитофон Sony TC-D5M (частотный диапазон 5—20000 Гц) через динамический узконаправленный микрофон Realistic с диапазоном записи до 15 кГц.

Для анализа сезонной динамики частот исполнения разных типов вокализаций все сезоны разделили на несколько выборок по 0,5 месяца. Статистическое сравнение выборок провели по непараметрическому критерию Манна-Уитни (Mann-Whitney U-test). Аудиозаписи, сделанные на пяти разных колониях, использовали для исследования индивидуальной специфики звуковых сигналов. Для этого использовали дискриминантный анализ.

Для выявления корреляции пространственных и вокальных группировок использованы данные разных сезонов с учетом величины колоний и звуковой активности зверьков.

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

Ареал даурской пищухи занимает значительную часть Центральной Азии, которая охватывает степи южной Сибири, значительную часть Монголии, Северный и частично Центральный Китай. На этом пространстве выделяют 4 подвида: *O. d. dauurica* (центр и восток

Монголии, южная часть Забайкалья¹, восток Северного Китая), *O. d. murzaevi* (Хангай, Гобийский Алтай, Северная Гоби), *O. d. altaina* (Алтай, Тува, северо-запад Монголии), *O. d. bedfordi* (Китай, пров. Шаньси, Хэнань) ((Smith and Xie, 2008) рис. 1).

Различия между этими подвидами традиционно основаны на особенностях черепа и окраски, общих размеров тела. Нами была предпринята попытка оценить степень морфометрических различий в популяциях даурских пищух на периферии ареала в Юго-Западном Забайкалье. В анализ были включены сборы из 8 точек исследуемого региона, а для сравнения результатов нашей работы были анализированы сборы других авторов из Тувы (7 точек), Юго-Восточного Алтая (1 точка), Юго-Восточного Забайкалья (3 точки) и Монголии (1 точка) (рис. 1).

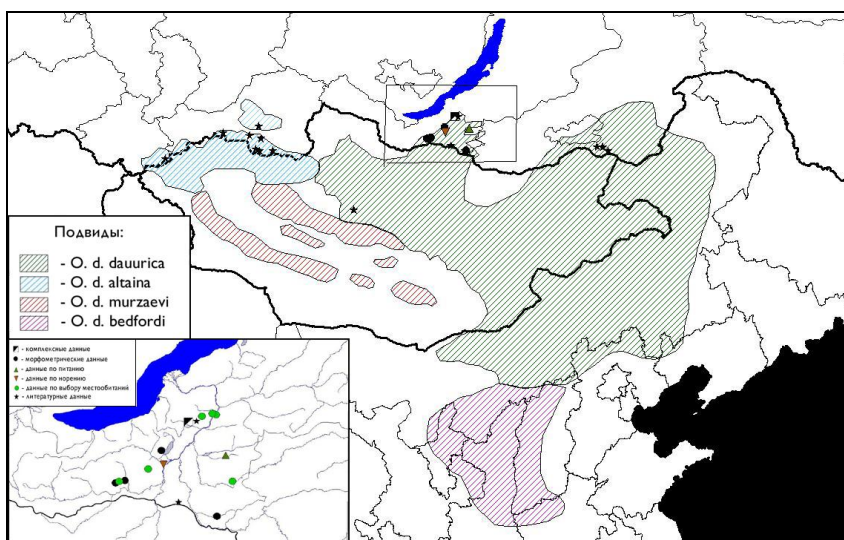


Рис. 1. Карта ареала даурской пищухи с указанием подвидов и мест полевых исследований

По результатам дисперсионного анализа выяснилось, что половые различия незначительны (критерий Уилкса $\lambda = 0,822548$; $F = 2,809$), что позволило нам не включать данные по полу в последующие анализы.

С помощью факторного анализа было отобрано 8 признаков по первой канонической переменной: общая длина черепа (О.Д.Ч.); кондиллобазальная 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.).

Судя по результатам непараметрических тестов выявлено, что признаками, позволяющими наиболее достоверно различать черепа в пространстве и во времени, являются Ш.С.Д., К.Д.Ч. и Д.Л.О. Вариации Д.Р.О. и Д.Н.К. достоверны главным образом между сборами с большой разницей в общих размерах черепов, роль О.Д.Ч. и Д.Н.Ч. в различении популяций в основном случайна. Некоторые из признаков, такие как Д.С.Б., могут сильно варьировать между пространственно близкими популяциями

Наиболее крупными черепами обладают черепа пищух из ряда внутренних точек Юго-Западного Забайкалья и с Алтая; наиболее мелкими — из Тувы и Забайкальского края; размеры черепов в остальных точках промежуточные.

По итогам кластерного анализа массив данных оказался разбит на 2-3 кластера (рис. 2), соответствующих следующим размерным группам:

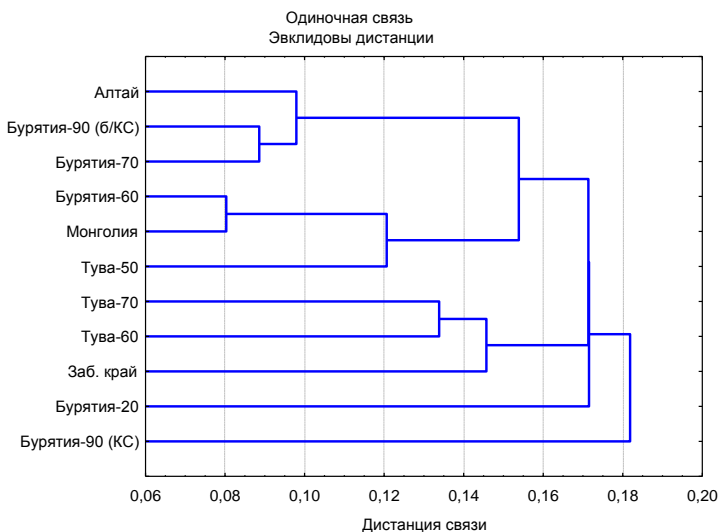


Рис. 2. Группировки региональных популяций по времени

1. Крупные. Сюда входят два подкластера:

- а. Крупные и очень крупные (сюда входят сборки из большинства бурятских точек 90-х и 70-х гг. и алтайские), дистанция связи = 0,0975.
- б. Средние или близкие к средним (сюда входят сборки из Бурятии 60-х, Тувы 50-х гг. и Монголии), дистанция связи = 0,12.

2. Мелкие (сюда входят сборки из Забайкальского края и Тувы 70-х и 60-х гг.), дистанция связи = 0,146-0,17.

Особняком выделяются наши сборки в Кудара-Сомоне и очень неполной выборки из района Кяхты 20-х гг. XX в. Таким образом, можно

говорить об интенсивно идущем процессе дивергенции краниометрических признаков, одним из результатов которого в перспективе может стать дробление ареала на изоляты. Такого рода дробление ареала вероятно как в Бурятии, так и в Туве, например между метапопуляциями, обитающими у крайних пределов распространения («Хурумша» сборов 90-х гг. — «Кокорино» сборов 70-х гг.). В этих условиях можно ожидать проявление многих процессов, свойственных популяциям с малыми размерами

Глава 3. ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ДАУРСКОЙ ПИЩУХИ

3.1. Местообитания даурской пищухи

3.1.1. Экологические требования пищух к местообитаниям

Находясь на периферии ареала, сталкиваясь с неблагоприятными условиями среды, даурская пищуха занимает определенные участки обитания. При этом даже чисто визуально в условиях Юго-Западного Забайкалья она обитает в несвойственных ей в других частях ареала очень открытых местообитаниях (Н.А. Формозов, личн. сообщ.).

Было исследовано 320 площадок с целью выявления экологических требований пищух к условиям обитания. На этих площадках проводили, как указывали выше, описание рельефа, грунта, растительности и др.

Анализ общих линейных моделей показал достоверное влияние следующих факторов:

1) в группе «рельеф» — крутизны поверхности ($F=7,161904$, $p=0,007872$);

2) в группе «почва» — мощности почвенного покрова ($F=6,331203$, $p=0,012365$), а также комплекса категориальных факторов — плотность почвенного покрова и механический состав ($F=5,740927$, $p=0,017163$);

3) в группе «естественные укрытия» — каменистости поверхности ($F=15,38799$, $p=0,000108$).

При попарных сравнениях с помощью теста Манна—Уитни было выявлено, что:

плотность нор на пологих и очень пологих склонах достоверно больше плотности нор на крутых склонах ($p=0,000027$ и $p=0,006418$ соответственно), а плотность нор на очень крутых склонах достоверно меньше плотности нор на пологих склонах ($p=0,027288$); по ранжиру ряд выглядит следующим образом: пологий - очень пологий - крутой - очень крутой - обрывистый склон;

плотность нор достоверно увеличивается с увеличением мощности почвенного покрова;

высокодостоверно ($p=0,000000$) меньше плотность нор в суглинистой почве по сравнению с супесчаной;

плотность нор убывает в ряду слабоуплотненная почва — плотная почва — очень плотная почва;

анализ влияния каменистости на плотность нор в целом показал, что оно достоверно больше на участках с менее каменистой поверхностью, чем на средне-, сильно- и очень сильнокаменистой поверхности;

депрессии рельефа достоверно не влияют на плотность нор;

в высокой густой растительности высокодостоверно больше плотность нор.

Таким образом, даурские пищухи предпочитают обустривать норы при следующих условиях: пологие (6-15°) и очень пологие склоны (2-6°), наличие густой высокой растительности, слабая крутизна, слабоуплотненная супесчаная почва со слабокаменистой поверхностью, которая при механическом воздействии на нее слабопластична. Требовательность даурской пищухи к характеру почв хорошо видна, если сравнить ее с палласовой пищухой, которая может селиться как в каменистых россыпях, так и на черноземе (Соколов и др., 1994). Роль слабоуплотненных грунтов на выбор местообитания даурской пищухи указывалась и ранее (Проскурина и др., 1985; Смирнов, 1988). По нашему мнению, именно такой гранулометрический состав почвы благоприятен для обустройства нор разной сложности. Положительная связь обилия нор с обилием высокой густой растительности как укрытия подчеркивалась и ранее многими авторами. Как показано нами (Борисова, Старков и др. 2001), растения как таковые не имеют защитной роли размещение нор не связано с присутствием отдельных видов растений или растительных сообществ в качестве убежищ, для более лучших защитных условий пищухи выбирают участки с некоторой насыщенностью поверхности камнями, отсутствие камней, как и их чрезмерное обилие, менее благоприятны для выбора местообитания.

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 (Борисова и др., 2001). Примечательной чертой местообитаний даурской пищухи в Забайкалье является высокая степень их открытости (Формозов, личн. сообщ.). 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. 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 (Борисова и др., 2001).

Численность даурской пищухи в регионе, как и на всем ареале, колеблется весьма значительно. 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.

3.2. Стрoение нор

Даурская пищуха — типичный вид-норник, устраивающий многочисленные норы, которые служат им защитой от неблагоприятных факторов среды и хищников, а также местом рождения и выкармливания потомства.

Нами обнаружены три морфологически различных типа нор: 1) норы без камер — бескамерные, 2) норы с камерами для запасов без гнезда и 3) норы гнездовые с камерами для запасов. На рис. 2 показано строение гнездовой норы.

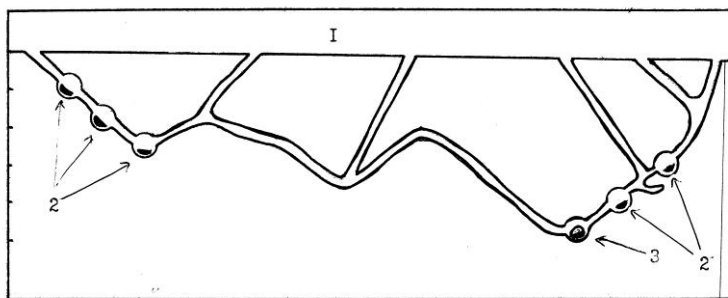


Рис. 2. Гнездовая нора

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

Норы даурской пищухи используются длиннохвостыми сусликами, даурскими и длиннохвостыми хомячками, каменками, узорчатым полозом, щитомордником, монгольской ящуркой и монгольской жабой.

3.3. Суточная активность

Даурская пищуха подобно другим видам пищух активна в определенное время суток. 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).

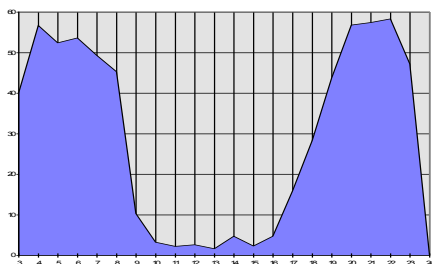


Рис. 3. Суточная активность даурских пищух в начале лета (конец мая — начало июня 1995 г.)

К концу лета по мере понижения дневных температур активность принимает все более диффузный характер без ярко выраженных пиков. Активность отрицательно коррелирует с температурой воздуха.

3.4. Питание

3.4.1. Доля фуражирования в бюджете времени

На долю пастьбы и запасаения, по нашим данным, приходится 70-75% продолжительности наземной активности зверьков (Борисова и др., 2001). Запасание начинается уже в июне, на него приходится около 5-10% фуражировочной активности. В августе и сентябре доля времени, затрачиваемого на запасаение, достигала 80-85% кормодобывающей активности.

В засушливые годы доля времени, затрачиваемого на запасаение, уже в июне была высока.

3.4.2. Суточное потребление корма

Суточное потребление корма 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. Осенью по сравнению с летом потребление остается на прежнем уровне, что характерно для зеленоядных видов в отличие от семеноядных.

3.4.3. Запасание корма и его состав

Список растений, найденных в стожках даурской пищухи, по нашим и другим наблюдениям (Фетисов, 1936; Швецов и др., 1984; Матурова и др., 1977; Борисова и др., 2001), обширен – более 70 видов. Во всех стожках по массе преобладают 1 или 2 вида, за ними следуют 2-4 малочисленных вида, замыкают список виды, представители которых присутствуют единично. На территории Юго-Западного Забайкалья преобладающими по массе растениями в запасах были полынь холодная и термопсис ланцетовидный, а по числу видов доминировали семейства злаков (Poaceae) и астровых (Asteraceae) (рис. 4).

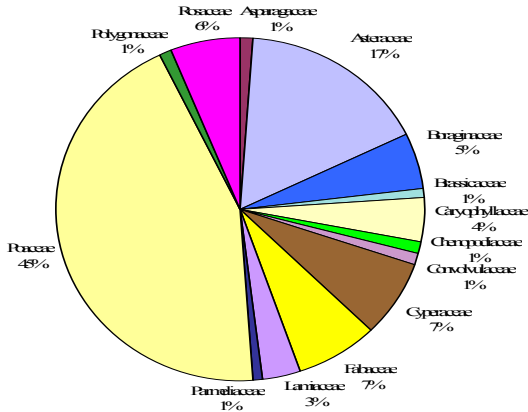


Рис. 4. Доля растений разных семейств в пучках в норах даурской пищухи (по: Борисова и др., 2001)

Глава 4. СОЦИОПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

4.1. Пространственно-этологическая структура колоний

4.1.1. Пространственная структура

Самцы занимают участки, значительно пересекающиеся с участками как самок, так и других самцов (их площадь в среднем около 3000 м²). Старшие по возрасту самцы постоянно преследуют младших самцов, а также самцов, мигрирующих с других колоний. В отсутствие самца-резидента на колонию с взрослой самкой могут с разной частотой заходить до 2-3 самцов с других колоний. Самки, наоборот, имеют участки, практически не пересекающиеся друг с другом (площадь 2500 м²). Размеры участков взрослых достигают максимума в середине лета, в августе начинают сокращаться. Молодые в первые две недели после выходов из нор активны на участке взрослой самки, взрослых самцов они

избегают; размеры их участков маленькие (около 200 м²). Впоследствии они увеличиваются в 2-3 раза, а активность молодняка смещается на его периферию. Через месяц они уходят. На колонии может оставаться одна из молодых самок, которая прогоняет сибсов и постепенно перенимает участок матери (максимума участок молодой самки достигает в начале августа — 2000–2500 м², т.е. сопоставим с участком взрослых). Заходящих на колонию самок-мигрантов она всегда изгоняет, самцов реже (с ними возможны даже дружелюбные контакты). Однако в некоторых случаях мигранты остаются на относительно незанятом участке колонии и могут даже зимовать.

В целом можно сказать, что размеры участков взрослых самцов достоверно больше участков взрослых самок ($p < 0,001$). По другим возрастным категориям различия недостоверны.

Сезонная изменчивость размеров участков самцов выявляется плохо, вероятно, из-за гораздо более широкого диапазона их перемещений, тогда как у самок в течение лета пульсация отражает степень отношения самки к детенышам (при отчуждении размеры участков возрастают). В целом прослеживается увеличение участков самок вплоть до начала августа, а потом они сокращаются, что связано с необходимостью более концентрированного запасаания стожков на зиму (Борисова и др., 2000).

Перекрытие участков. Участки взрослых разнополых зверьков, с одной стороны, и детенышей в первые недели, с другой, перекрываются почти полностью, обоюдное перекрытие участков взрослых самцов между собой и подросших самок — меньше, участки взрослых самок чаще не перекрываются, либо зверьки избегали друг друга, находясь в одних и тех же квадратах в разное время. Полувзрослые зверьки совместно используют территорию.

4.1.2. Социальная структура

На *социальные контакты* от бюджета времени, проводимого на поверхности, приходится всего 0,84 %. Социальные контакты происходят очень редко при случайных столкновениях зверьков во время повседневной активности (кормодобывание, обследование территории) и при целенаправленном поиске партнера. Их относительная частота приведена в табл. 1.

Отношения между взрослыми самцами. Агонистические: старшие самцы на территории самки всегда атаковали и преследовали младших.

Отношения между взрослыми самками. Отчужденно-нейтральные: самки практически не встречались друг с другом, взаимно избегали. Лишь проникшие на территорию взрослой самки мигрирующие половозрелые самки подвергались атакам и преследованию самками-резидентами.

Отношения между взрослыми самцами и самками. Знакомые самки и самцы с перекрывающимися участками демонстрируют

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.

Таблица 1

Доля видов контактов в % от бюджета времени вне норы

Вид контакта	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
агрессивное 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

Отношения между взрослыми зверьками и молодыми. У детенышей с матерью — дружелюбно-нейтральные отношения, переходящие в отчужденные; с взрослым самцом — отчужденные. К чужим молодым мигрирующим пищухам взрослые пищухи-хозяева, как самцы, так и самки, агрессивны, детёныши — нет.

Отношения между детёнышами. Тяготеют к отчужденному. Игровое поведение редко. Некоторые молодые самки, унаследующие территорию матери, проявляют агрессию к сибсам, изгоняют их, как и чужих самок-подростков, но дружелюбно относятся к чужим самцам-подросткам.

Таким образом, несмотря на совместное заселение территорий и на значительную степень перекрывания участков, даурская пищуха характеризуется низким развитием социального поведения, форма поведенческих взаимодействий примитивна, а сами взаимодействия

непродолжительны. Отсюда даурскую пищуху следует отнести к видам с низкой степенью социальности.

4.2. Звуковая коммуникация

4.2.1. Звуковые реакции и контексты их издавания

У даурских пищух выявлено 3 основных типа дистантных акустических вокализаций: циканье, песня и трель (Руднева и др., 2005; Руднева, Старков, 2010; Борисова и др., 2008) (рис. 2).

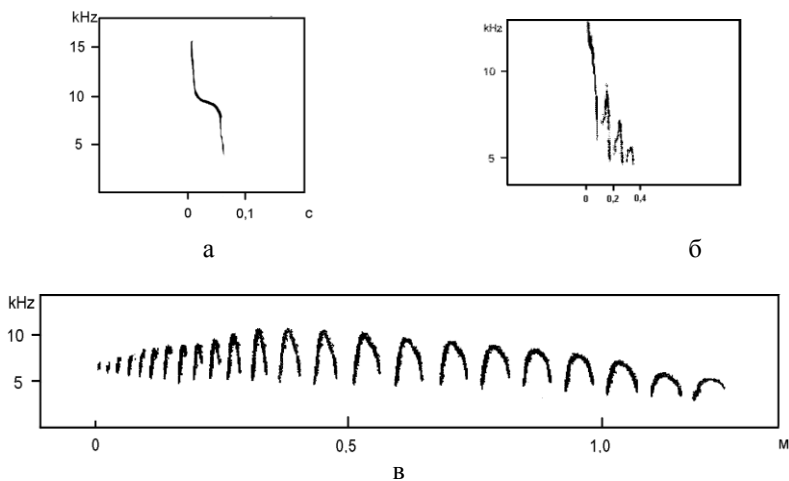


Рис. 2. Дистантные акустические вокализации даурских пищух:
а — циканье, б — трель, в — песня

Циканья и трели издают как самки, так и самцы, песни — исключительно самцы.

4.2.2. Индивидуальная специфика вокализаций

По данным дискриминантного анализа, несмотря на перекрытие разными группами точек на плоскости двух первых дискриминантных функций, их средние значения (центроиды) располагаются раздельно. Однако из 4 колоний (Склон, Ирис, Новая, Озеро), исследованных нами (Борисова и др., 2013), только колонии Ирис от Новой и Новая от Озера достоверно отличались друг от друга. Из 46 сигналов с этих колоний с помощью выявленных функций около 70% сигналов было корректно классифицировано. Когда была включена 5 колония (Кусты), по которой время сборов (май-июнь) было отлично от остальных (август), выявлено

почти полное совпадение как областей точек групп Кусты и Ирис, так и их центроидов дискриминантных функций, причем уменьшение корректности классификации было незначительным (67,39%). Это указывает на то, что с этих двух колоний вокализации издавал один и тот же самец.

4.2.3. Пространственная структура звуковой активности

Песни издаются самцами с определенных точек участка их обитания. Когда самка в эструсе, самец, следуя за ней, издает песни по пути своего следования (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. 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, причем большая часть трелей на квадрат разметки колонии была связана с самыми удаленными от центров активности других пищух частями участка самца.

Установлено, что во всех случаях трелями обменивались особи, обитающие на одном и том же участке, у которых степень перекрывания индивидуальных участков более 70%. При совместном обитании двух самок и самца мы наблюдали, что самки издают трели не друг за другом, а только в ответ на трели самца.

4.2.4. Сезонная и суточная динамика вокализаций

Сезонная динамика вокализаций. Песни достоверно чаще во все годы на протяжении большей части лета, чем осенью или перед ней. С конца июля—августа число песен постепенно снижалось. Трели появляются в среднем в начале июля. Их частота встречаемости может быть низка и относительно стабильна, либо нарастать к концу лета — началу осени.

Суточная динамика вокализаций. Песни как в брачный период (май—июнь), так и в сезон расселения/запасания (июль—сентябрь) издаются преимущественно в утренние часы по сравнению с вечерними, в конце лета бывают и вечерние пики. Циканья преобладают либо в утренние часы, либо в вечерние в связи с особенностями социальной структуры на колонии. То же, возможно, наблюдается и в июле, но достоверных данных нет. Число трелей в июле и августе достоверно было больше утром, с 6.30 до 7.30.

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 термописис 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. Социопропространственная 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 индивидуоспецифична.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В изданиях списка ВАК

1. Борисова, Н.Г. Фауна млекопитающих Республики Бурятия / Н.Г. Борисова, А.В. Абрамов, **А.И. Старков**, Г.И. Бороноева, А.А. Дагдунова // Труды Зоол. ин-та РАН. — 2001. — 288. — С.3-95. (личный вклад 30%)
2. Борисова, Н.Г. К экологии даурской пищухи в Юго-Западном Забайкалье / Н.Г. Борисова, **А.И. Старков**, Г.И. Сазонов, Л.В. Руднева // Труды / ЗИН РАН. — 2001. — Т. 288. — С. 163-179. (личный вклад 25%)
3. **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 БГУ. Сер. 2. Биология. — 2005. — В. 7. — С. 224-230. (личный вклад 40%)
4. Руднева, Л.В. Сезонная изменчивость звуковых реакций у даурской пищухи (*Ochotona daurica* Pall.) / Л.В. Руднева, **А.И. Старков**, Н.Г. Борисова, Т.Ц. Батоева // Вестник БГУ. Сер. 3. Биология. — 2005. — Вып. 7. — С. 82-92. (личный вклад 25%)
5. Борисова, Н.Г. Межпопуляционная изменчивость звуковых реакций у даурской пищухи (*Ochotona daurica*) / Н.Г. Борисова, Л.В. Руднева, **А.И. Старков** // Зоологический журнал. — 2008. — Т. 87, № 7. — С. 850-861. (личный вклад 20%)
6. Борисова, Н.Г. Индивидуоспецифичность звуковых сигналов у даурской пищухи / Н.Г. Борисова, **А.И. Старков**, Л.В. Руднева // Вестник БГУ. — Вып. 4. — 2013. — С. 94-96. (личный вклад 30%)

В сборниках и материалах конференций

7. Borisova, N.G. Vocalizations in Daurian Pika (*Ochotona daurica* Pall.) / N.G. Borisova, **A.I. Starkov** // XIIth Lagomorph Workshop, 8–11 July, 1996, Clermont-Ferrand, France : Abstr. P. 7. (личный вклад 35%)
8. Borisova, N.G. Interpopulation variability of morphological and behavioural features in daurian pika in Transbaikalia / N.G. Borisova, **A.I. Starkov**, L.V. Rudneva, A.A. Bobal // Proceedings of the XIXth International Congress of Zoology, August 23-27, Beijing, China, 2004. — С. 103. (личный вклад 25%)
9. Руднева, Л.В. Географическая изменчивость звуковых сигналов у даурской пищухи (*Ochotona daurica*) / Л.В. Руднева, Н.Г. Борисова, **А.И. Старков** // Сибирская зоологическая конф., посвящ. 60-летию ИСиЭЖ СО РАН: Мат-лы всеросс. конф. — Новосибирск, 15-22 сентября 2004. — С. 316. (личный вклад 30%)
10. **Старков, А.И.** Использование пространства у даурской пищухи (*Ochotona daurica* Pall.) / **А.И. Старков**, А.А. Дагдунова, Н.Г. Борисова // Сибирская зоологическая конференция, посвященная 60-летию Института Систематики и экологии животных СО РАН. —

Всероссийская конференция с участием зарубежных ученых 15-22 сентября 2004 г. — Новосибирск, 2004. — С. 328-329. (личный вклад 25%)

11. Кислощаева, Т.В. Влияние экологических факторов на выбор местобитания у даурской пищухи (*Ochotona daurica* Pall.) / Т.В. Кислощаева, Л.В. Руднева, **А.И. Старков** // Биоразнообразии экосистем Внутренней Азии: Тез. всеросс. конф. с международным участием, 5-10 сентября 2006 г. — Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2006. — Т. 2. — С. 136-137. (личный вклад 40%)

12. Руднева, Л.В. Анализ межпопуляционной изменчивости у даурской пищухи (*Ochotona daurica* Pall.) / Л.В. Руднева, Н.Г. Борисова, **А.И. Старков** // Трансграничье в изменяющемся мире: Мат-лы международной конф. — Забайкал. гос. гум.-пед. ун-т. — Чита, 2006. — С. 279-280. (личный вклад 20%)

13. Руднева, Л.В. Изменчивость краниометрических и акустических параметров у даурской пищухи (*Ochotona daurica* Pall.) в Юго-Западном Забайкалье / Л.В. Руднева, **А.И. Старков**, Н.Г. Борисова // Экология в современном мире: взгляд научной молодежи: Тез. всеросс. конф. молодых ученых — Улан-Удэ, 24-27 апреля 2007 г. — С. 96. (личный вклад 20%)

14. Руднева, Л.В. Межпопуляционная изменчивость дистантных звуковых сигналов у даурской пищухи (*Ochotona daurica* Pall.) / Л.В. Руднева, **А.И. Старков** // Биосфера Земли: прошлое, настоящее, будущее: Тез. конф. молодых ученых — Екатеринбург, ИЭРИЖ УрО РАН, 21-25 апреля 2008 г. — С. 252-253. (личный вклад 40%)

15. Руднева, Л.В. Социальное поведение даурской пищухи / Л.В. Руднева, **А.И. Старков** // Всероссийская конференция молодых учёных: «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы», 14-18 сентября 2010 г. — Улан-Удэ. — С. 107-108. (личный вклад 60%)

16. Руднева, Л.В. Структура поселений даурской пищухи в Юго-Западном Забайкалье / Л.В. Руднева, **А.И. Старков**, Н.Г. Борисова // Мат-лы Междунар. совещания «Териофауна России и сопредельных территорий». — Москва, 2011. — С. 408. (личный вклад 40%)

17. Руднева, Л.В. Акустическая адаптированность сигналов даурской пищухи (*Ochotona daurica*) / Л.В. Руднева, **А.И. Старков**, Н.Г. Борисова // Мат-лы II Международной научной конференции «Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии». — Т. 2. — Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2011. — С. 91-93. (личный вклад 30%)

18. Борисова, Н.Г. Социопространственная структура даурской пищухи (*Ochotona daurica* Pallas, 1776) / Н.Г. Борисова, **А.И. Старков**, Л.В. Руднева // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: материалы II междунар. науч. конф., Улан-Удэ (Россия), 20-25 июня 2011 г. — Улан-Удэ : Изд-во Бурят. науч. центра СО РАН, 2011. — Т. 2. — С. 38-40. (личный вклад 35%)

19. Борисова, Н.Г. Социальное поведение даурской пищухи в Юго-Западном Забайкалье / Н.Г. Борисова, **А.И. Старков** // Всероссийская научная конференция "Актуальные проблемы современной териологии", 18 — 22 сентября 2012 г., г. Новосибирск. — Новосибирск, 2012. — С. 143. (личный вклад 40%)

20. **Старков, А.И.** Контексты, в которых издаются вокализации у даурской пищухи / **А.И. Старков**, Л.В. Руднева // Всероссийская научная конференция "Актуальные проблемы современной териологии", 18 — 22 сентября 2012 г., г. Новосибирск. — Новосибирск, 2012. — С. 162. (личный вклад 70%)