

На правах рукописи

ВАСИЛЬЕВА НИНА АЛЕКСАНДРОВНА

**ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА РЕПРОДУКТИВНОЕ
ПОВЕДЕНИЕ И УСПЕХ РАЗМНОЖЕНИЯ У
ЖЁЛТОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS FULVUS*)**

Специальность 03.02.04 – зоология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва

2011

Работа выполнена в лаборатории популяционной экологии Учреждения Российской Академии наук Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Научный руководитель:

доктор биологических наук
Андрей Всеволодович Чабовский

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
Елена Владимировна Котенкова

кандидат биологических наук
Михаил Ефимович Гольцман

Ведущая организация:

Естественно-географический факультет
Пензенского государственного педагогического
университета имени В.Г. Белинского

Защита состоится **22 февраля 2011 года в 14.00** на заседании Совета Д 002.213.01 по защите докторских и кандидатских диссертаций при УРАН Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, тел/факс: 8 (495) 952-35-84, www.sevin.ru, e-mail: admin@sevin.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33.

Автореферат разослан **21 января 2011 г.**

Ученый секретарь совета по защите
докторских и кандидатских диссертаций
кандидат биологических наук



Е.А. Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Анализ репродуктивных связей между особями и используемых ими поведенческих стратегий необходим для понимания эволюции морфологических и поведенческих признаков, а также социальных систем. Несмотря на то, что анализу репродуктивных отношений у млекопитающих посвящены сотни работ, и сегодня противоречивые взгляды разных авторов не дают ясного представления о механизмах их становления и эволюции. Наземные беличьи – классическая модельная группа грызунов в поведенческой экологии, в том числе и в теории репродуктивных отношений. Несмотря на обилие частных исследований, описывающих многообразные системы спаривания наземных беличьих (mating system; Emlen, Oring, 1977), лишь единичные работы посвящены обобщению данных, полученных на разных видах. Как следствие, нет устоявшейся терминологии в отношении разных типов систем спаривания, а представления разных авторов не вполне согласуются друг с другом (Dobson, 1984; Waterman, 2007). Всё это, а также наличие плавных переходов между разными типами систем спаривания говорят о необходимости их количественной оценки в сочетании со сравнительным анализом большого числа видов, который затруднён из-за острого дефицита работ по евразийским видам наземных беличьих (Шилова, 2000). Среди факторов, влияющих на систему репродуктивных отношений, репродуктивное поведение и размножение особей, наиболее полно исследовано действие экологических условий, тогда как влияние индивидуальных особенностей и социального окружения на выбор репродуктивной тактики и на успех размножения особи остаётся малоизученным. Комплексных исследований, посвящённых анализу широкого спектра подобных факторов крайне мало, особенно для наземных беличьих (Hoogland, 1995).

Сравнительные исследования социальных систем наземных беличьих позволили предположить прямую связь между уровнем сложности социальной структуры и размером тела (Armitage, 1981; Michener, 1983), которая опосредована длительным ростом детёнышей и отсрочкой их расселения у более крупных видов. Поскольку становление упорядоченных репродуктивных отношений в популяции, сопровождающихся сильным репродуктивным перекосом, может быть объяснено теми же механизмами, что и формирование сложных социальных группировок, можно ожидать, что при получении количественной оценки упорядоченности репродуктивных связей она должна быть также связана с размером тела.

Жёлтый суслик – самый крупный представитель рода *Spermophilus s.l.* (масса тела взрослых самцов этого вида достигает 2 кг; Шилова, 2000; Васильева и др., 2009), что позволяет предположить, что его репродуктивные

отношения должны быть высоко упорядочены; вместе с тем, о размножении этого вида существуют лишь отрывочные сведения.

Цель и задачи исследования. Установить влияние индивидуальных особенностей и социального окружения на поведенческие тактики во время гона и годовой репродуктивный успех жёлтого суслика. В рамках поставленной цели мы решали следующие задачи:

1. Описать особенности начала годового цикла желтого суслика, задающие условия их вступления в размножение.
2. Охарактеризовать поведенческие тактики самцов и самок в начале периода размножения в зависимости от индивидуальных особенностей и социальных факторов.
3. Оценить влияние индивидуальных особенностей и социальных факторов на репродуктивный успех особей.
4. Разработать количественную оценку упорядоченности репродуктивных отношений наземных беличьих и на основе сравнительного анализа установить место жёлтого суслика среди других видов.

Научная новизна и теоретическая значимость работы. Впервые проведено комплексное исследование репродуктивных отношений жёлтого суслика в природе, детально описаны структура популяции, социальное поведение и использование пространства во время гона. Впервые показано, что успех размножения самок не зависит от их индивидуальных особенностей (предыдущего размножения, возраста, массы тела и упитанности), что нехарактерно для наземных беличьих, а определяется условиями социального окружения; в частности, родственность социальной среды способствует лучшей выживаемости потомства. Успех самцов, наоборот, в большей степени определяется индивидуальными особенностями, прежде всего физическим состоянием, и не зависит от социального окружения. На основании комплекса параметров впервые установлен тип репродуктивных отношений желтого суслика - полигиния с прямой конкуренцией. Впервые проведена количественная оценка упорядоченности репродуктивных связей у 16 видов наземных беличьих и выявлена ее положительная связь с размером тела. Показано исключительное положение жёлтого суслика среди других близких видов по характеру репродуктивных отношений, которые оказались значительно менее упорядочены, чем можно было ожидать для суслика такого крупного размера.

Научное и практическое значение работы. Результаты исследования открывают новые возможности для межвидового анализа систем спаривания как наземных беличьих, так и млекопитающих в целом. Разработанная количественная оценка систем спаривания может быть использована для дальнейших комплексных исследований в этой области. Тот факт, что жёлтый

суслик по ряду признаков оказался «уникальным» среди близких видов, может послужить отправной точкой для целого ряда работ в области экологии, физиологии, теории жизненных циклов наземных беличьих. Результаты работы могут быть использованы для разработки новых рекомендаций по контролю численности видов, наносящих ущерб сельскому хозяйству и видов-носителей особо опасных инфекций, к которым относится и жёлтый суслик. В то же время, они могут быть актуальны при разработке методик охраны, содержания и разведения редких видов наземных беличьих. Полученные результаты могут использоваться в лекционных курсах по поведенческой и популяционной экологии млекопитающих.

Апробация работы. Основные результаты исследования были представлены в виде устных и стендовых докладов на конференциях «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (Черноголовка, 2005, 2009), на российской научной конференции «Суслики Евразии» (Москва, 2005), на Международной школе-конференции молодых ученых «Биология – Наука XXI века» (Пущино, 2006), конференциях молодых сотрудников и аспирантов «Актуальные проблемы экологии и эволюции» (Москва, 2006, 2008); Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2007); на Международном совещании «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 2007); на шестой международной конференции по поведению, физиологии и генетике диких животных (Берлин, 2007), международных съездах по европейскому суслику (Фелшотарканы, Венгрия, 2006; Св. Ян под Скалой, Чехия, 2008; Орду, Турция, 2010), на 11-ой международной конференции по биологии грызунов *Rodens et Spatium* (Мышкин, 2008) и на межлабораторных коллоквиумах ИПЭЭ РАН в 2006–2010 гг.

Публикации. Всего по теме диссертации опубликовано 23 научных работы, из них 7 статей в рецензируемых отечественных и зарубежных журналах из списка ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 196 страницах печатного текста, состоит из введения, 7 глав, выводов по итогам исследования и списка цитируемой литературы, включающего 193 работы, из них 163 на английском языке. Работа содержит 32 рисунка и 7 таблиц.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **ВВЕДЕНИИ** обоснована актуальность темы, поставлены цели и задачи исследования.

ГЛАВА 1. Обзор литературы

Системы спаривания млекопитающих. Сделан обзор ключевых работ, посвящённых системам репродуктивных взаимоотношений млекопитающих. Описаны теоретические предпосылки становления разных типов систем

спаривания в популяциях в зависимости от экологических и социальных условий, в частности, распределения ресурсов и половых партнёров (Clutton-Brock, 1989), мгновенного соотношения полов (operational sex ratio; Emlen, Oring, 1977), необходимости заботы о потомстве (Emlen, Oring, 1977; Reynolds, 1996). Приведена классификация различных типов репродуктивных отношений млекопитающих, которые включают различные формы моногамии, полигинии, полиандрии и промискуитета (Панов, 1983; Clutton-Brock, 1989; Waterman, 2007). Подчёркнуты отличия описания системы спаривания на поведенческом уровне (которое является предметом данного исследования) по сравнению с анализом генетических данных, которые могут показать внебрачных потомков, например, в моногамных парах (Coltman et al., 1999). Отмечены гибкость и динамичность системы спаривания как структуры, которая складывается из репродуктивных тактик отдельных особей и, следовательно, зависит от их индивидуальных особенностей, социальных и экологических условий (Dobson, 1984; Davis, Murie, 1985; Asher et al., 2008).

Системы спаривания наземных беличьих. Приведено описание годового цикла и репродуктивной биологии наземных беличьих. Отмечены их ключевые особенности, в первую очередь, длительная спячка (и, соответственно, дефицит времени на размножение, Шилова, 2004) и краткость эструса, который происходит лишь раз в год у большинства видов (Lacey et al., 1997; Michener, 1998), что ограничивает возможности выбора репродуктивных решений и делает высокой расплату за ошибки при них. Приведён краткий обзор многообразия систем спаривания в этой группе, в котором отмечены разногласия между авторами и неоднозначность существующей типологии (Dobson, 1984; Waterman, 2007).

Факторы, влияющие на репродуктивный успех у наземных беличьих. Сделан обзор работ, посвящённых влиянию различных факторов внешней среды, индивидуальных особенностей, а также социального окружения на репродуктивный успех особей.

Объект исследования: желтый суслик. Приведено описание основных особенностей биологии исследуемого вида, к которым, в первую очередь, относятся крупный размер тела, длительная спячка по сравнению с близкими видами (до 8 месяцев, Шилова, 2000), а также очень быстрый рост и созревание молодых сусликов (самцы которых за год достигают размеров и массы взрослой особи, Васильева и др., 2009).

ГЛАВА 2. Материалы и методы исследования

Полевые исследования проводили в 2004-2008 гг., в природной популяции жёлтого суслика (с. Дьяковка, Краснокутский р-н, Саратовская область), где индивидуальное мечение особей проводится с 2001 года, поэтому возраст, родственные связи, репродуктивная история большинства зверьков были известны.

Методы сбора и объем данных

Основная часть материала была собрана во время гона (март-апрель; Таблица 1). В то же время, в работе задействованы данные, полученные в мае-августе, когда мы учитывали и отлавливали выводки, наблюдали за детёнышами. В первые 5 дней после выхода сусликов из спячки (весной) и в первые 7 дней после первого появления детёнышей из выводковой норы (летом) мы отлавливали зверьков сетчатыми живоловками или петлями, взвешивали, метили, наносили индивидуальную урзольную метку, измеряли ширину скапуловой дуги (подробное описание методики см. Васильева и др., 2009). У самцов собирали образцы экскрементов для оценки гормонального статуса. Мы разработали процедуру сканирования, согласно которой площадка была поделена на участки, и несколько человек одновременно учитывали присутствие и расположение всех сусликов на каждом из этих участков. В качестве регистрации для каждой особи учитывали точку только первой встречи за время осмотра. Координаты регистраций зверьков и всех нор определяли с помощью приборов спутниковой навигации (GPS Garmin 12) проекция Universal Transvers Mercator - UTM), следя за тем, чтобы погрешность позиционирования прибора не превышала 5 метров.

Таблица 1. Объём использованного в анализе материала.

Год	2004	2005	2006	2007	всего
Исследованная площадь, га	44,9	47,4	38,2	30,0	
общее кол-во особей, шт	76	101	118	82	202
кол-во выводков/детёнышей в них / отловленных из них детёнышей, шт	25/129/129	36/166/163	33/137/104	12/41/38	106/473/434
кол-во регистраций особей, шт	1936	1146	1130	943	5155
число отмеченных весной контактов, шт/длительность наблюдений, ч	-	625/35,1	148/47,9	159/73,1	932/156,1
кол-во экскрементов для гормонального анализа, шт	-	19	22	16	57
сроки наблюдений весной	10.03 -08.04	17.03 -11.04	24.03-11.04	25.03 -16.04	

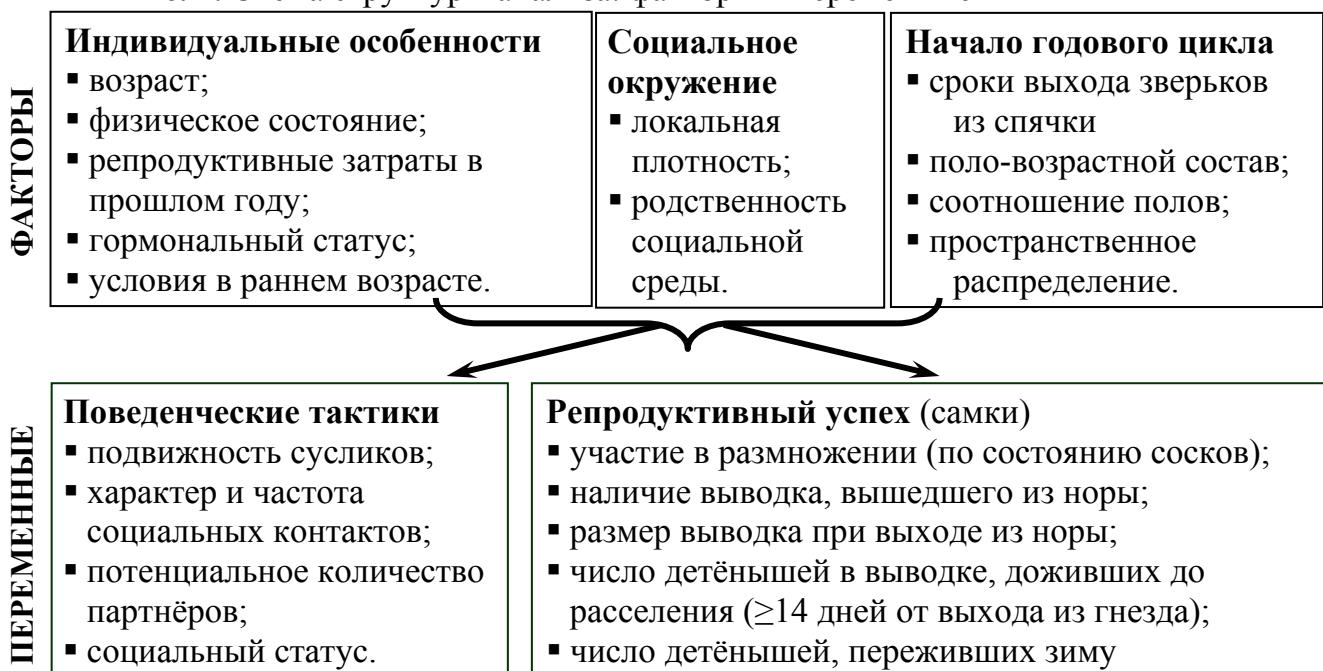
Кроме того, мы проводили наблюдения за поведением сусликов во время гона, во время которых регистрировали все социальные контакты между зверьками. Летом мы наблюдали за поведением детёнышей (360 ч наблюдений).

Первичная обработка материала и формирование выборок для анализа

Мы сформировали несколько блоков переменных для анализа (Рис. 1). Два блока из них характеризовали поведение сусликов во время гона и их репродуктивный успех. Три других блока переменных представляли собой факторы, действие которых на поведение и успех особей мы анализировали. Они включали индивидуальные особенности зверька и параметры его

социального окружения; еще одна группа характеризовала начало годового цикла сусликов.

Рис. 1. Схема структуры анализа: факторы и переменные



Возраст сусликов измеряли по числу зимовок («годовалые» = пережившие 1 зиму). У большинства особей (тех, что были помечены детенышами) возраст был точно известен, но 67 особей были отловлены весной немеченными; из них для 26 особей на основе массы их тела, наличия или отсутствия сосков у самок мы установили годовалые ли они или же взрослые, используя 95% доверительные интервалы для массы, отдельно для самцов и самок (Васильева и др., 2009). Помимо **массы** тела, для оценки физического состояния мы использовали ширину его скелетной дуги как показатель **размера** тела, и «**упитанность**» - отношение массы особи к размеру тела. **Репродуктивные затраты в предыдущем году** для самок мы оценивали через сам факт наличия выводка и размер выводка у данной самки в прошлом году.

Для мониторинга репродуктивной активности (**гормонально статуса**) самцов мы измеряли уровень иммунореактивных веществ, связывающихся с антителами к тестостерону в экскрементах сусликов (ИРВ-тестостерон). Лабораторный анализ образцов проводили на НЭБ «Черноголовка» УРАН ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. Для физиологического подтверждения адекватности этого метода мы провели валидационный тест. Он состоял во введении сусликам (2 самца) синтетического аналога АКТГ («Synacten», 1 мг/мл, Novartis Pharma GmbH, Nurnberg) для повышения секреции глюкокортикоидов, метаболиты которых могут быть структурно схожими с метаболитами тестостерона (Dehnhard et al., 2009). Концентрацию гормонов в экскрементах определяли методом гетерогенного иммуноферментного анализа с помощью планшетного спектрофотометра Multiscan EX (ThermoElectron Corporation). Через сутки после инъекции АКТГ концентрация иммунореактивных веществ, связывающихся с антителами к кортизолу, в

экскрементах у самцов возрастала в 2,5-3 раза по сравнению с базальным уровнем. В этих же образцах мы не обнаружили синхронного увеличения концентрации ИРВ-тестостерон. Таким образом, антитела к тестостерону при использовании неинвазивных подходов не улавливают изменения уровня гормонов, секреируемых после стимуляции надпочечников (Найденко и др., 2007), то есть, они достаточно специфичны к метаболитам тестостерона у желтых сусликов.

Условия в раннем возрасте (до первой зимовки) для годовалых особей оценивали по массе тела, срокам первого выхода из нор, уровню социальной активности, дистанции расселения (расстоянию между выводковой норой и веснянкой - норой, из которой суслик появлялся после зимней спячки).

Локальную плотность оценивали на момент выхода суслика из спячки через количество веснянок особей того или иного пола в кругах 100 м (для самцов) и 70 м (для самок), и через среднее расстояние до веснянок 5 ближайших особей. Для каждой самки оценивали **родственность социальной среды** (мы оперировали родством по материнской линии, King et al. 1991; Armitage, Schwartz, 2000) через сумму коэффициентов её родства с самками в круге радиусом 70 м вокруг веснянки данной самки. Коэффициенты родства рассчитывали как $r = (1/2)^n$, где n – число связей до ближайшего общего предка по материнской линии (Chepko-Sade, Olivier, 1979).

Для каждого дня исследования было рассчитано **мгновенное соотношение полов** как отношение количества рецептивных самок к числу самцов, вышедших из спячки до и в течение данного дня на модельной площадке. Рецептивной мы считали самку в течение 7 дней после её выхода из спячки, поскольку у самок большинства видов наземных беличьих эструс краток и начинается в первые дни после выхода из спячки (Michener, 1983; Millesi et al., 2000).

Пространственное распределение сусликов мы оценивали на основе распределения их веснянок (в первые недели после выхода из спячки суслики noctируют только в них) методом ближайшего соседа. **Подвижность** сусликов оценивали через площади индивидуальных участков в весенний период, которые строили на основе всех пространственных регистраций, используя метод минимального выпуклого многоугольника - MBM (Shoener, 1981). Процедуры, связанные с анализом распределений и вычислением площадей, проводили с помощью программы ArcView 3.3 (© Environmental Systems Research Institute, Inc. 1992-2000), с использованием модуля Animal Movement v. 1.2 (© P. N. Hooge and B. Eichenlaub, 1997 Alaska Science Center - Biological Science Office, U.S. Geological Survey, Anchorage, AK, USA). Чтобы исключить влияние длительности наблюдений на размер участка суслика, мы построили линию регрессии зависимости размера участка особи от длительности периода (не менее 3-х дней), в течение которого мы регистрировали данную особь, и использовали отклонения («регрессионные остатки» (residuals)) реальных

размеров участков от полученной линии регрессии в качестве новой переменной, оценивающей размер участка.

Для оценки уровня **социальной активности** суслика во время гона мы использовали: 1) общую частоту контактов (в пересчете на 100 мин наблюдений), в которых он принимал участие; 2) частоту инициированных им контактов; 3) частоту агрессивных контактов; 4) частоту контактов с самками; 5) частоту контактов с самцами. Для каждой особи мы рассчитывали средние частоты контактов по всем наблюдениям за период гона (с момента выхода из спячки первой самки). **Социальный статус** самца мы оценивали через долю побед данного самца в агрессивных контактах с другими самцами от общего числа таких контактов (Davis, Murie, 1985; Lacey, Wiegczorek, 2001). Число **потенциальных половых партнёров** у зверька мы оценивали через количество участков сусликов противоположного пола, с которыми пересекался его участок (число «пространственных партнёров»), а также через число особей противоположного пола, с которыми этот зверёк контактировал (число «социальных партнёров»).

Репродуктивный успех самок мы оценивали по пяти показателям (Рис. 1). От первого к пятому параметру снижается точность оценки и размер получаемой выборки, но, одновременно возрастает значимость параметров оценки репродуктивного успеха. Для оценки **репродуктивного успеха самца** мы использовали косвенные поведенческие показатели (поскольку спаривание у жёлтых сусликов происходит в норе, и мы изначально сфокусировались на анализе системы спаривания именно на поведенческом уровне). А именно, число «пространственных» и «социальных» партнёров, а также частоту контактов с самками; кроме того, из этих трёх переменных мы методом многомерного шкалирования получили единую переменную, которую назвали «успех спаривания» самца.

Методы статистической обработки материала

Все статистические процедуры мы выполняли в программе STATISTICA 6.0. Распределения большинства переменных в сформированных нами выборках отличались от нормального (критерии Колмогорова-Смирнова и Лиллиефорса, $p < 0.05$) или были дискретными. Поэтому мы применяли непараметрические критерии. При парных сравнениях независимых выборок мы использовали тест Манна-Уитни; для парного сравнения связанных выборок – критерий Вилкоксона. При множественных сравнениях независимых выборок мы применяли непараметрический вариант дисперсионного анализа (Kruskal-Wallis ANOVA). Для анализа корреляций между переменными мы использовали ранговый коэффициент корреляции Спирмана. Для частотного анализа использовали критерий χ^2 Пирсона и критерий χ^2 с поправкой Йейтса. Связи питательности, массы и размера тела (они удовлетворяли критериям нормального распределения) с возрастом мы анализировали с помощью дисперсионного анализа (ANOVA), с последующим

попарным сравнением возрастных групп тестом Тьюки (Tukey's test, Sokal, Rolf, 1995; Zar, 1999). Результаты теста мы называли достоверными в тех случаях, если уровень значимости был строго меньше 0.05.

ГЛАВА 3. Общая характеристика начала годового цикла в поселении ёлтого суслика

Самки выходили из спячки позже самцов (Рис. 2), при этом, их пробуждение было очень растянутым: оно продолжалось более 20 дней, в то время как большинство взрослых самцов уже были активны к началу массового выхода самок из спячки. Поскольку у самок наземных беличьих период эструса очень краток и начинается в первые дни после выхода из спячки, растянутость их пробуждения говорит об асинхронности эструса, которая могла приводить к острой конкуренции между самцами за рецептивных самок (немногочисленных в каждый конкретный момент). Действительно, в среднем мгновенное соотношение полов на площадке на протяжении гона было сдвинуто в сторону самцов (отношение самки/самцы = 0.45), и особенно сильным этот перекос был в начале и конце гона (Рис. 3), что могло создавать благоприятные условия для монополизации самок малым числом самцов. Кроме того, пространственное распределение самок во все годы отклонялось от случайного распределения в сторону агрегированного ($R=0.75 - 0.84$), что также должно было бы облегчать монополизацию кластеров самок единичными самцами.

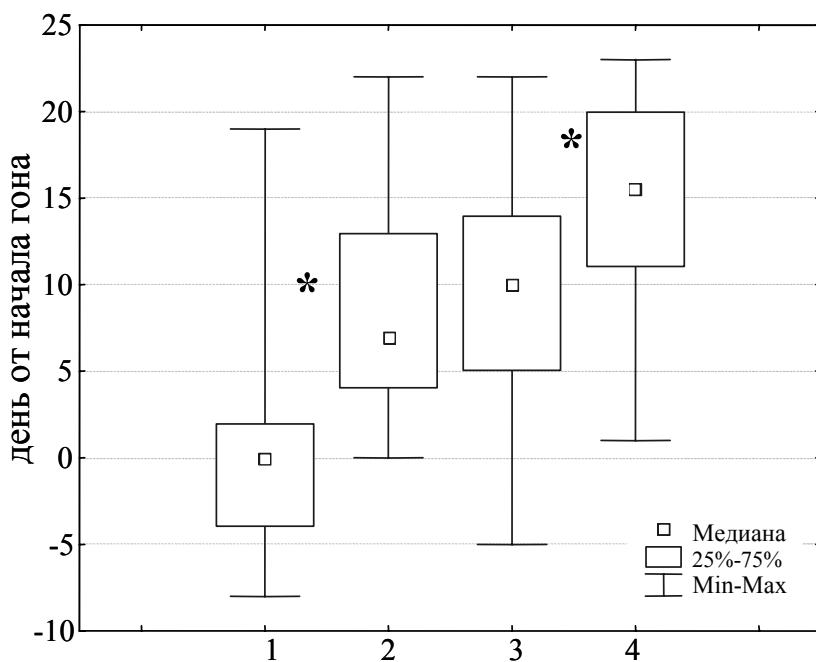


Рис. 2. Последовательность выхода из спячки разных поло-возрастных групп относительно дня начала гона.

1 – взрослые самцы;
2 – взрослые самки;
3 – годовалые самцы;
4 – годовалые самки.
Тест Крускалл-Уоллиса ($H=(3, N=311)=118.9, p<0.001$), тест Манна-Уитни, (*) - $p<0.05$.

В то же время, в середине гона мгновенное соотношение полов

выравнивалось, а в некоторые годы даже сдвигалось в сторону самок и могло создавать некоторый дефицит самцов, снижая межсамцовую конкуренцию и возможности для монополизации ими самок. Кроме того, соотношение самцов и самок в разных возрастных группах не менялось ($\chi^2=5.7, p=0.3$; Рис. 4), что в совокупности с равной максимальной продолжительностью жизни (6 лет)

говорит о невысокой смертности самцов, по сравнению с самками. Для видов же с острой межсамцовой конкуренцией, сопровождающейся драками, где самцы стремятся монополизировать самок, характерно существенное сокращение срока жизни самцов.

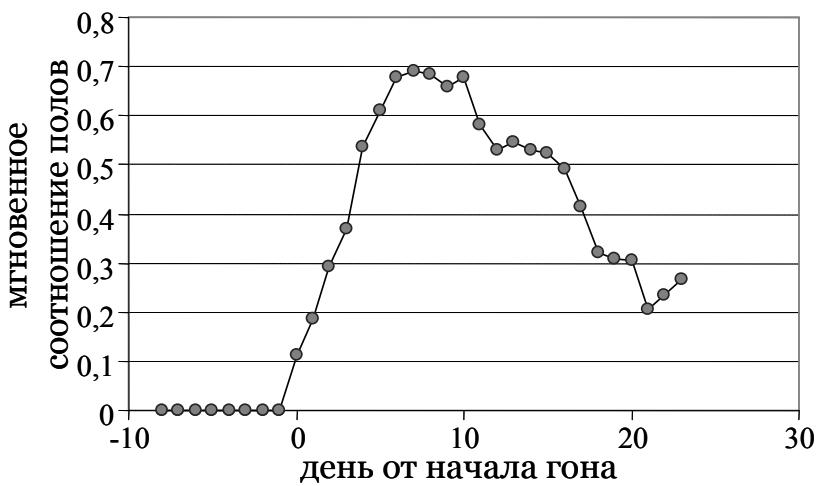


Рис. 3. Изменение мгновенного соотношения полов на поселении относительно дня начала гона (в среднем за 2004-2007 гг.).

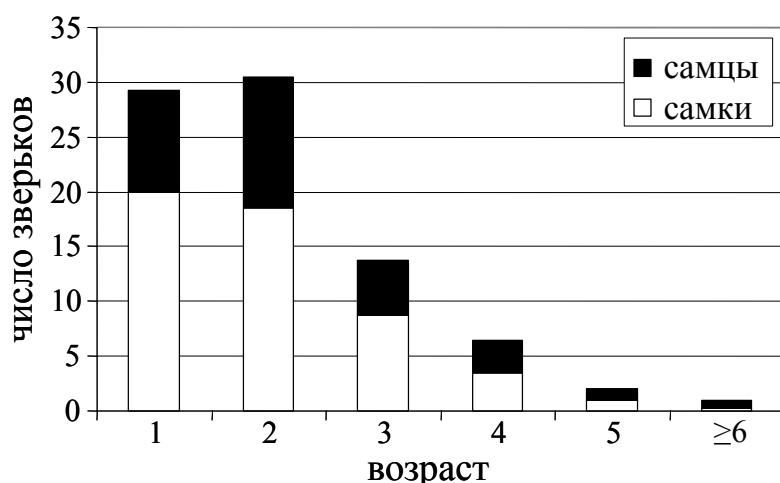


Рис. 4. Поло-возрастной состав сусликов на модельной площадке в весенний период (здесь и далее возраст указан в кол-ве зимовок).

«неохранном» (non-defense) типе полигинии, когда самцы не предпринимают серьёзных усилий для монополизации партнёров.

ГЛАВА 4. Система спаривания жёлтого суслика на модельном поселении

Участки самок были намного меньше участков самцов ($927 \pm 137 \text{ м}^2$ и $22090 \pm 2626 \text{ м}^2$, соответственно; здесь и далее указано среднее $\pm \text{SE}$; $U=1967$, $Z=-8.9$, $p<0.001$). Индивидуальные участки самцов сильно перекрывались между собой (Рис. 5). При этом, и участки большинства самок, и участки большинства самцов перекрывались не менее, чем с двумя участками сусликов противоположного пола (**«пространственными партнёрами»**) (4.0 ± 0.2 «пространственных партнёров» у самок, 6.4 ± 0.6 - у взрослых самцов). То есть, самцы широко перемещались и посещали по нескольку малоподвижных самок,

Таким образом, с одной стороны, сдвиг мгновенного соотношения полов в сторону самцов, а также тенденция к агрегированности в распределении самок были предпосылками для установления «охранной» полигинии в популяции (defense polygyny, Dobson, 1984), когда самцы охраняют самок. С другой стороны, выравнивание соотношения полов в середине гона в сочетании с невысокой смертностью самцов, напротив, могут свидетельствовать о

чи маленькие участки оказывались перекрытыми участками нескольких самцов. Кроме того, обращала на себя внимание экстремальная изменчивость в размерах участков взрослых самцов (от 7 до 152663 м²), а так же в числе их «пространственных партнёров» (от 0 до 22, Рис. 6).

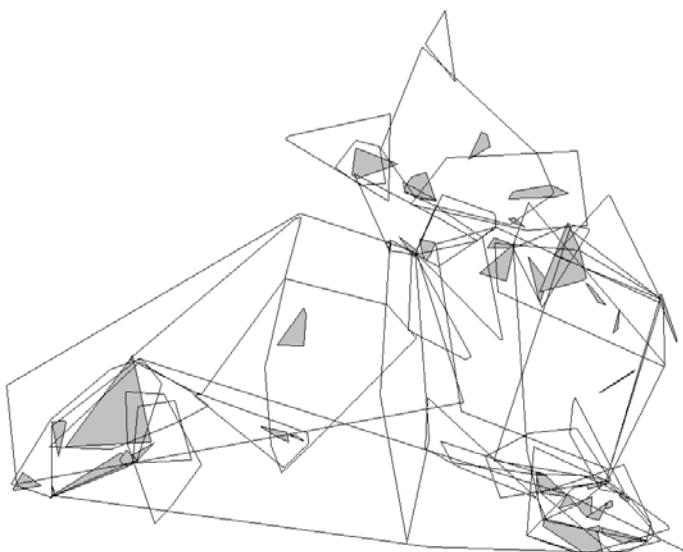


Рис. 5. Участки самцов и самок (МВМ) весной 2006 года.

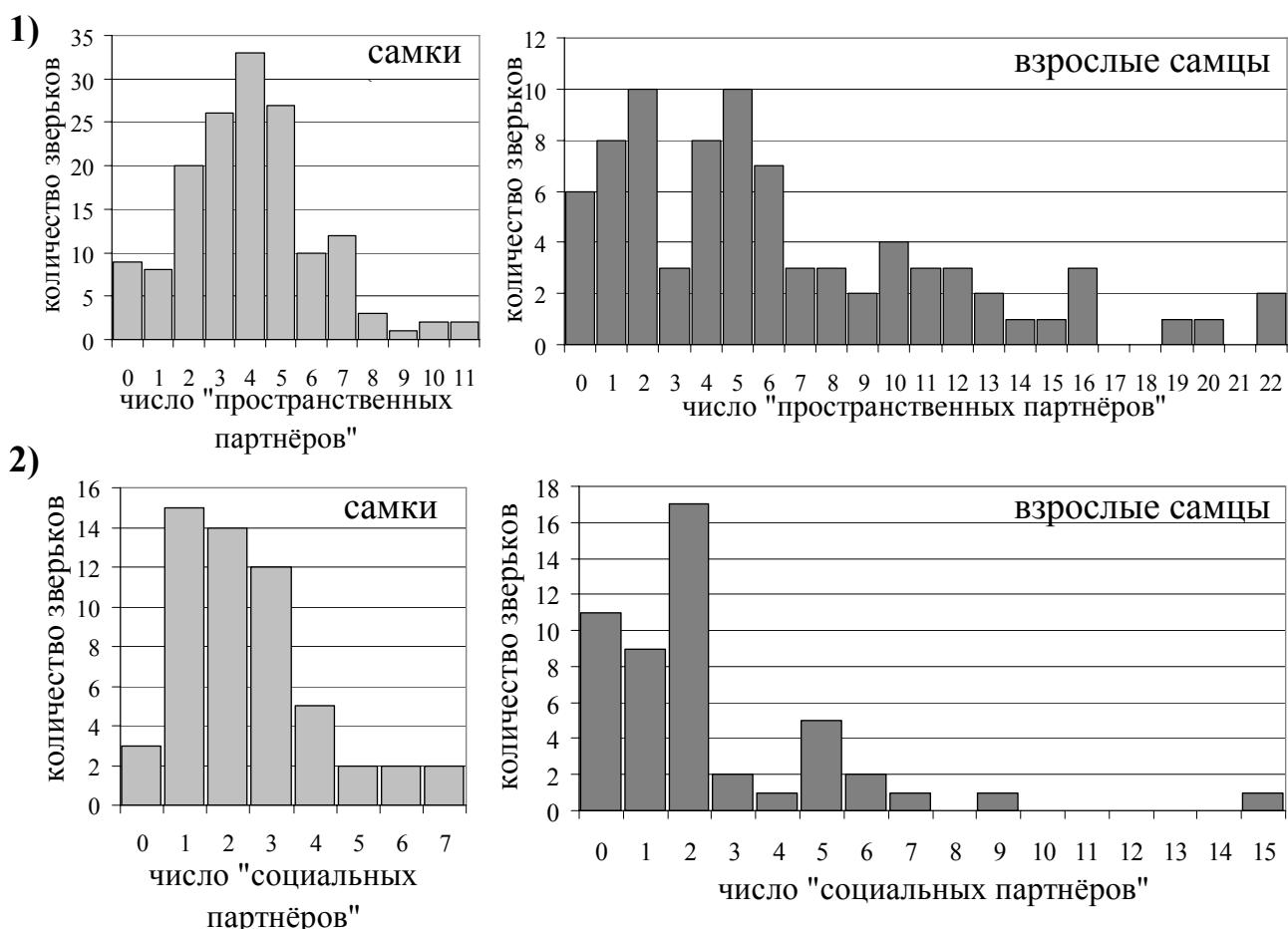


Рис. 6. Распределение количества «пространственных партнёров» (1) и «социальных партнёров» (2) у самок и взрослых самцов.

Оказалось, что и большинство взрослых самцов, и большинство самок вступало в социальные взаимодействия не менее, чем с двумя сусликами

Во время гона подавляющее большинство **контактов** между самцами составляли агрессивные взаимодействия (327 из 366 контактов), однако, драки между самцами были редки (лишь 6.8% от числа контактов): конфликты между самцами в основном решались погонями.

противоположного пола (2.5 ± 0.2 «*социальных партнёров*» у самцов, 2.3 ± 0.3 у самок, Рис. 6; различия недостоверны, $U=1360$, $Z=1.5$, $p=0.14$), при том, что самки практически никогда не инициировали контакты с самцами. То есть, разные самцы сами находили самку и контактировали с ней.

Самцы сусликов обычно не *посещают норы* самок, за исключением периода гона, и в некоторых работах проникновение самца в нору к самке используется как поведенческий показатель спаривания (Millesi et al., 1998). Мы зарегистрировали 38 заходов самцов в норы к самкам; оказалось, что, в среднем, взрослый самец посещал норы 2.25 самок (8 самцов), а к самкам в среднем заходили 1.38 самцов (16 самок), то есть, и самцы, и самки могли спариваться с несколькими партнёрами.

У взрослых самцов *разные параметры поведения* были положительно связаны (Таблица 2): у самцов, имеющих большой участок, и социальная активность была высокой (корреляция Спирмана, $p<0.05$, $N=47$), и много было «пространственных» ($r_s=0.63$, $p<0.001$), а также «социальных» партнёров ($r_s=0.46$, $p<0.001$). То есть, одни самцы были «активными» по всем параметрам, другие же – «пассивными» во всех отношениях; при этом, именно те, кто более широко перемещался, получал доступ к большему числу самок. В то же время, социальный статус самца не был связан ни с одной из этих характеристик: тот, кто чаще побеждал в конфликтах, не обязательно имел больше потенциальных партнёров, чем тот, кто в конфликтах в основном проигрывал.

Таблица 2. Корреляции между разными характеристиками поведенческих тактик взрослых самцов (над диагональю) и годовалых самцов (под диагональю). Корреляция Спирмана, NS – корреляция недостоверна; "+" - корреляция достоверная и положительная ($p<0.05$).

взрослые самцы годовалые	размер участка	число "пространственных партнёров"	число "социальных партнёров"	частота социальных контактов	социаль- ный статус
размер участка		+	+	+	NS
число "пространствен- ных партнёров"	NS		+	+	NS
число "социаль- ных партнёров"	NS	NS		+	NS
ч-та социальных контактов	NS	NS	+		NS
социальный статус	NS	NS	NS	NS	

Поведение *годовалых самцов* отличалось от поведения взрослых (поведение годовалых самок не отличалось от поведения взрослых самок ни по каким параметрам). Известно, что у многих видов наземных беличьих годовалые самцы не принимают участия в размножении (Armitage, 1981; Michener, 1983), что в особенности касается видов с более упорядоченными

репродуктивными отношениями (моногамия, гаремная полигиния). В случае жёлтого суслика ряд фактов действительно свидетельствует против участия годовалых самцов в размножении. А именно: во-первых, годовалые самцы выходили из спячки позже взрослых (в среднем, на 10 дней, $U=421$, $Z=6.5$, $p<0.001$, $N_{взрослых}=87$, $N_{годовалых}=37$; Рис. 2). Это у других наземных беличьих связано с отказом от размножения (Michener, 1984), поскольку к моменту позднего пробуждения самца многие самки уже покрыты, и при этом для подготовки репродуктивной системы к гону самцу требуется дополнительное время (Michener, 1983). Во-вторых, участки годовалых самцов в среднем были меньше участков взрослых ($4812\pm2137 \text{ м}^2$ и $27159\pm3361 \text{ м}^2$, соответственно; $U=297$, $Z=5.3$, $p<0.001$) и не отличались от участков самок ($p=0.16$); причём, «пространственных партнёров» у годовалых самцов было в среднем лишь 2.7 ± 0.7 , что меньше, чем у взрослых самцов, и меньше, чем у самок ($p<0.001$). В третьих, социальный статус годовалых самцов был ниже, чем у взрослых ($U=15.5$, $Z=2.6$, $p=0.01$, $N_{взрослых}=18$, $N_{годовалых}=6$). В то же время, ни частота какого-либо типа контактов ($p>0.1$, $N_{взросл.}=47$, $N_{годов.}=15$), ни количество «социальных партнёров» ($U=213$, $Z=0.2$, $p=0.8$) не отличались у годовалых и взрослых самцов, то есть, годовалые активно инициировали контакты с самками. Кроме того, у некоторых годовалых самцов площадь участка (до 42390 м^2) и число «пространственных партнёров» (до 13) были очень велики и превышали средние значения для взрослых. Наконец, некоторые годовалые самцы ($N=4$) посещали норы самок (а значит, могли спариваться). Разные параметры поведения годовалых самцов не были взаимосвязаны между собой, как это было у взрослых (Таблица 2). Таким образом, поведение годовалых самцов не даёт однозначного ответа на вопрос об их участии в размножении.

Итак, сильное перекрывание участков, низкий уровень драк у самцов, наличие и у самцов, и у самок нескольких потенциальных половых партнёров говорят о том, что самцы не монополизировали самок, то есть, имела место «неохранная» форма полигинии (Waterman, 2007) с промискуитетной системой отношений. То, что доминирование не определяло для самца доступ к самке жёстким образом, а так же тот факт, что число потенциальных партнёров было больше у более подвижных самцов, может говорить об использовании самцами стратегии **конкурентного поиска** рецептивных самок (Schwagmeyer, Woontner, 1985; Millesi et al., 1998). То есть, они не столько сражались за каких-то определённых самок, сколько широко перемещались в поисках всё новых и новых самок в эструсе в противоположность, например, «доминантной» полигинии (dominance polygyny), когда доступ к самке напрямую определяется статусом самца (Schwagmeyer, Woontner, 1986). В целом, всё это говорит о сходстве системы спаривания в данной популяции с **полигинией с прямой конкуренцией** (scramble competition polygyny), которая свойственна, в

частности, тринадцатиполосной белке (*Ictidomys tridecemlineatus*; Schwagmeyer, Woontner, 1986).

ГЛАВА 5. Факторы, влияющие на поведенческие тактики и репродуктивный успех сусликов

Ни одна из поведенческих характеристик самок во время гона не влияла на их дальнейший репродуктивный успех в текущем году (тест Манна-Утини, $p>0.05$; корреляция Спирмана, $p>0.1$; переменные см. Рис. 1). Кроме того, поскольку все самки во время гона были малоподвижны и почти не инициировали социальные контакты, их изменчивость по поведенческим параметрам была очень низка (в частности, самки разного возраста и массы не отличались по поведению). Поэтому для самок мы не исследовали влияние индивидуальных особенностей и социального окружения на их поведение, а анализировали влияние этих факторов непосредственно на успех размножения.

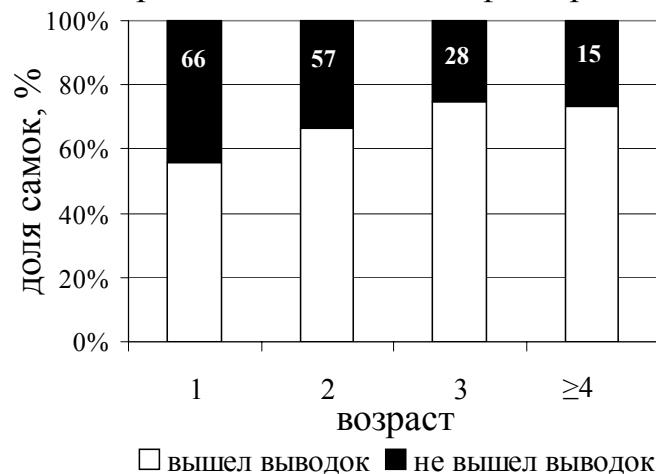


Рис. 7. Соотношение самок, у которых вышел выводок из норы, и самок, у которых выводок не вышел, среди самок разного возраста. В верхних частях столбцов показано количество особей. Различия недостоверны (критерий χ^2 Пирсона).

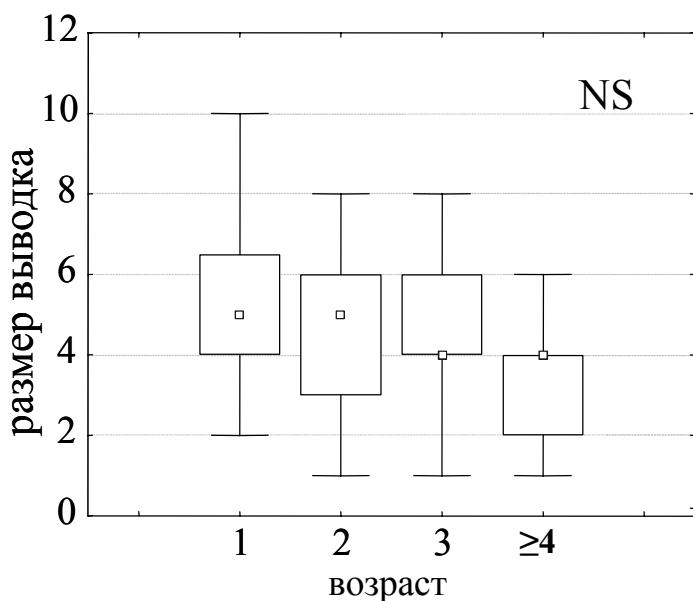
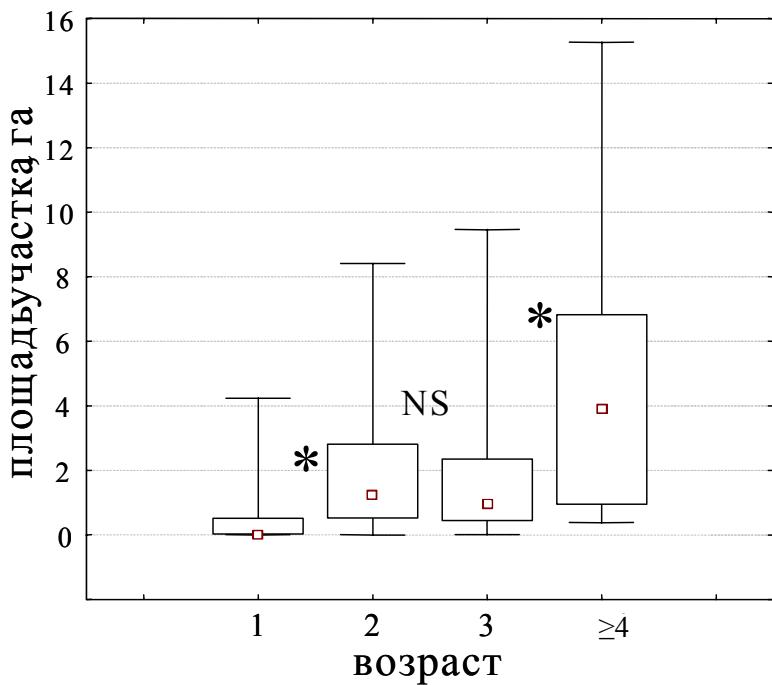
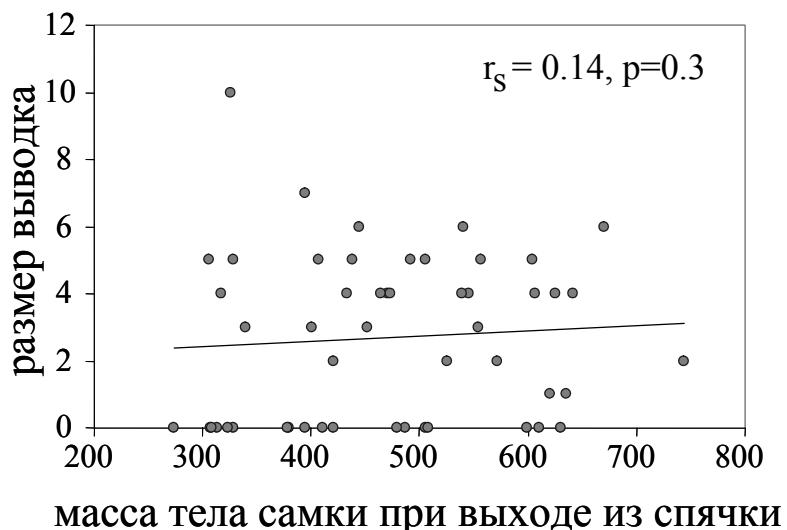


Рис. 8. Размер выводка в зависимости от возраста матери. Тест Крускалл-Уоллиса, различия недостоверны.

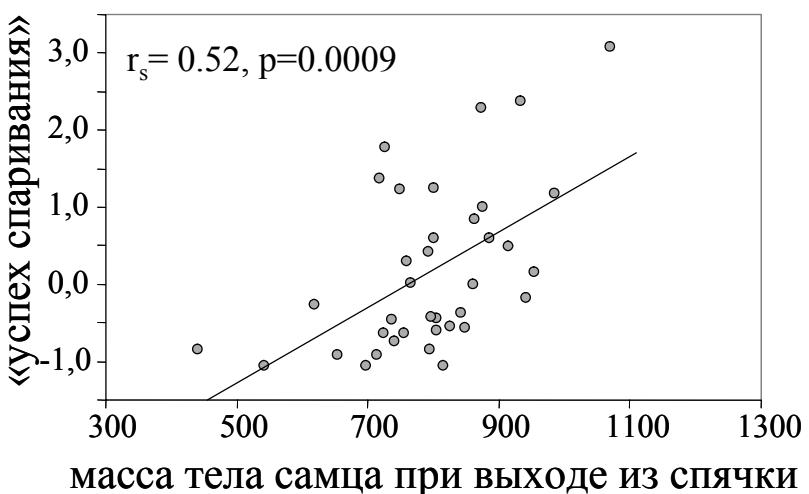
У самцов с возрастом неуклонно увеличивался размер участка (Рис. 9; $H=(2, N=80)=8.4$, $p=0.02$), уровень же социальной же активности не менялся ($p>0.1$), не менялся и «успех спаривания» (см. Глава 2) ($H=(3, N=54)=4.3$, $p=0.2$).



Тьюки, $N_{\text{самок}}=79$, $N_{\text{самцов}}=89$, $p<0.001$ для массы, упитанности и размера), поскольку у них ещё продолжался структурный рост (Васильева и др., 2009).



масса тела самки при выходе из спячки



масса тела самца при выходе из спячки

Рис. 11. Взаимосвязь «успеха спаривания» и массы тела при выходе из спячки у взрослых самцов.

Рис. 9. Площадь весеннего участка у самцов разного возраста. Тесты Крускал-Уоллиса, Манна-Уитни, NS – $p>0.05$, (*) – $p<0.05$.

Физическое состояние. Ни масса (Рис. 10), ни упитанность, ни размер тела не влияли ни на один из параметров репродуктивного успеха самки (тест Манна-Уитни, $p>0.1$; корреляция Спирмана, $p>0.05$), притом, что годовалые особи (и самцы, и самки) весной были намного меньше взрослых (тест

Рис. 10. Зависимость размера выводка от массы тела самки при её выходе из спячки. Включены самки, у которых выводки не вышли.

Чем больше были масса тела и упитанность самца, тем выше были его подвижность, социальная активность, число потенциальных партнёров и «успех спаривания» в целом (Рис. 11, корреляции Спирмана, $p<0.01$).

Размножение в предыдущем году. Оказалось, что наличие и размер выводка (Рис. 12) у самки в предыдущем году никак не сказывались ни на её физическом состоянии, ни на репродуктивном успехе в последующем году ($N_{\text{самок}}=60$, Корреляция Спирмана, тест Манна-Уитни; критерий χ^2 с поправкой Йейтса, $p>0.05$).

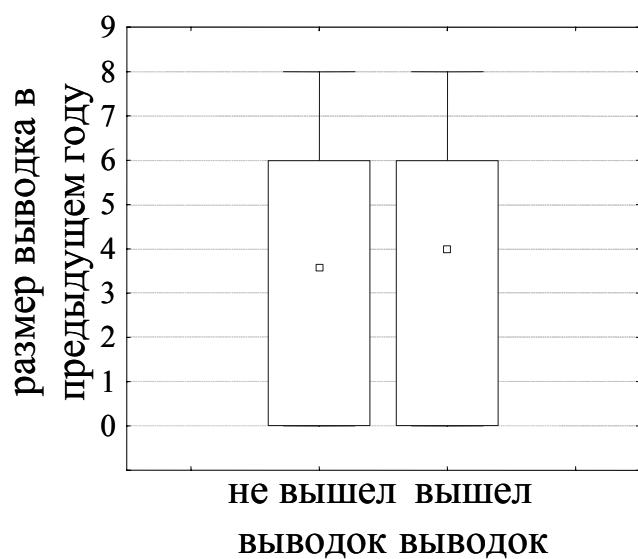


Рис. 12. Размер выводка в предыдущем году у самок, у которых в текущем году вышли и не вышли выводки из нор ($U=336$, $Z=0.1$, $p=0.9$).

пробуждения не зависели (тест Манна-Уитни, $p>0.4$; $r_s=0.15$, $p=0.1$), но в целом, чем раньше просыпалась самка, тем выше был её репродуктивный успех.

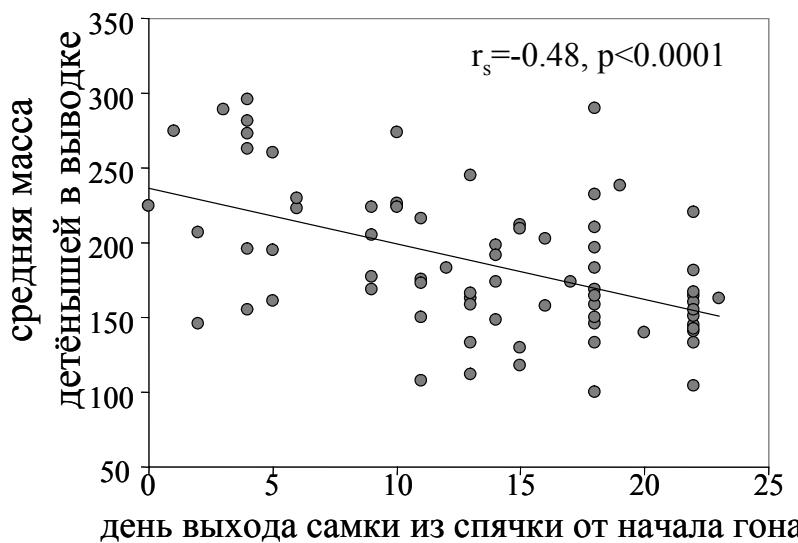


Рис. 13. Зависимость средней массы детёнышей от дня выхода их матери из спячки.

Взрослые самцы, которые выходили из спячки позже других, были в худшем физическом состоянии (корреляция Спирмана, $N=81$, $p<0.01$), были менее подвижными ($r_s=-0.60$, $p<0.0001$), имели меньше партнёров ($r_s=-0.34$, $p=0.002$) и меньший «успех спаривания» ($r_s=-0.33$, $p=0.03$) по сравнению с проснувшимися рано. Для годовалых самцов была также достоверна отрицательная связь между сроками выхода и массой тела ($r_s=-0.57$, $p=0.004$, $N=22$).

Гормональный статус самцов. Годовалые самцы в среднем имели более низкий уровень тестостерона, чем взрослые ($U=159$, $Z=2.7$, $p=0.007$, $N_{\text{взросл.}}=35$, $N_{\text{годовал.}}=17$, Рис. 14). Однако у некоторых годовалых самцов он был очень высок, что может говорить об их участии в размножении (Strauss et al., 2007a),

поскольку он отражает активность репродуктивной системы (Arnold, Dittami, 1997; Boonstra et al., 2001). Связи уровня тестостерона с поведением и «успехом спаривания» мы не обнаружили (корреляция Спирмана, $p>0.1$; что, в действительности, не исключает возможности влияния гормонального статуса на реальный репродуктивный успех самца).

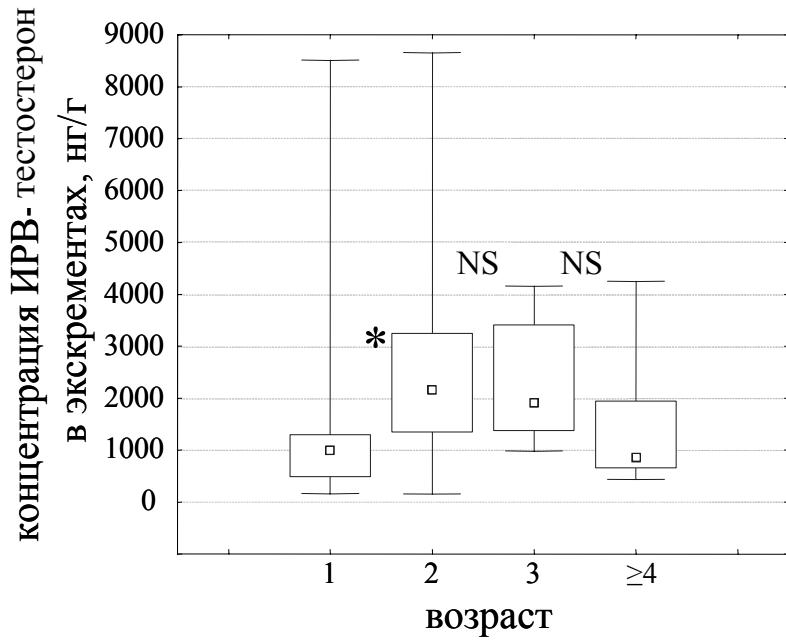
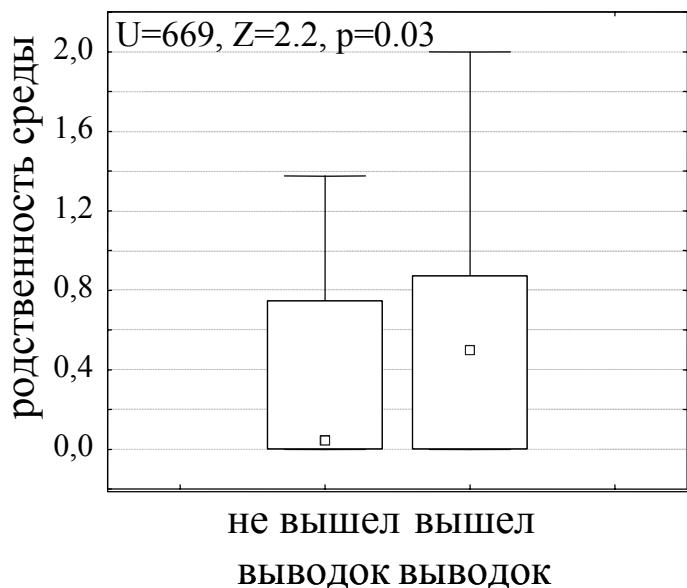


Рис. 14. Гормональный статус самцов разного возраста. Тесты Крускал-Уоллиса, Манна-Уитни, NS – $p>0.05$, (*) – $p<0.05$.

Мы не обнаружили какого-либо влияния **начальных условий жизни** на поведение и репродуктивный успех годовалых особей (корреляция Спирмана, $p>0.1$, $N_{\text{самок}}=55$, $N_{\text{самцов}}=19$),

за исключением того, что у годовалых самцов, расселившихся на большую дистанцию от выводковой норы, была больше площадь участка весной ($r_s=0.62$, $p=0.008$).



Социальное окружение. Чем больше была родственность среды вокруг веснянки самки ($N_{\text{самок}}=102$, Рис. 15), а также, чем больше соотношение полов было склонено в сторону самцов при пробуждении самки, тем больше у этой самки была вероятность размножения ($U=645$, $Z=3.3$, $p<0.001$), но не плодовитость (корреляция Спирмана, $p>0.05$).

Рис. 15. Родственность среды самок, у которых выводки вышли и не вышли из нор.

Локальная плотность особей вокруг зимовочной норы самки не влияла на её репродуктивный успех ($p>0.1$).

Для взрослых самцов оказалось, что локальная плотность самцов и самок не влияла на их «успех спаривания» (Рис. 16а). В то же время, у годовалых самцов число партнёров и «успех спаривания» были тем больше, чем выше была плотность самок вокруг их нор (Рис. 16б). То есть, годовалые самцы не были склонны сами разыскивать самок, и число их потенциальных партнёров напрямую зависело от наличия самок рядом с норой, в отличие от взрослых, которые активно искали самок.

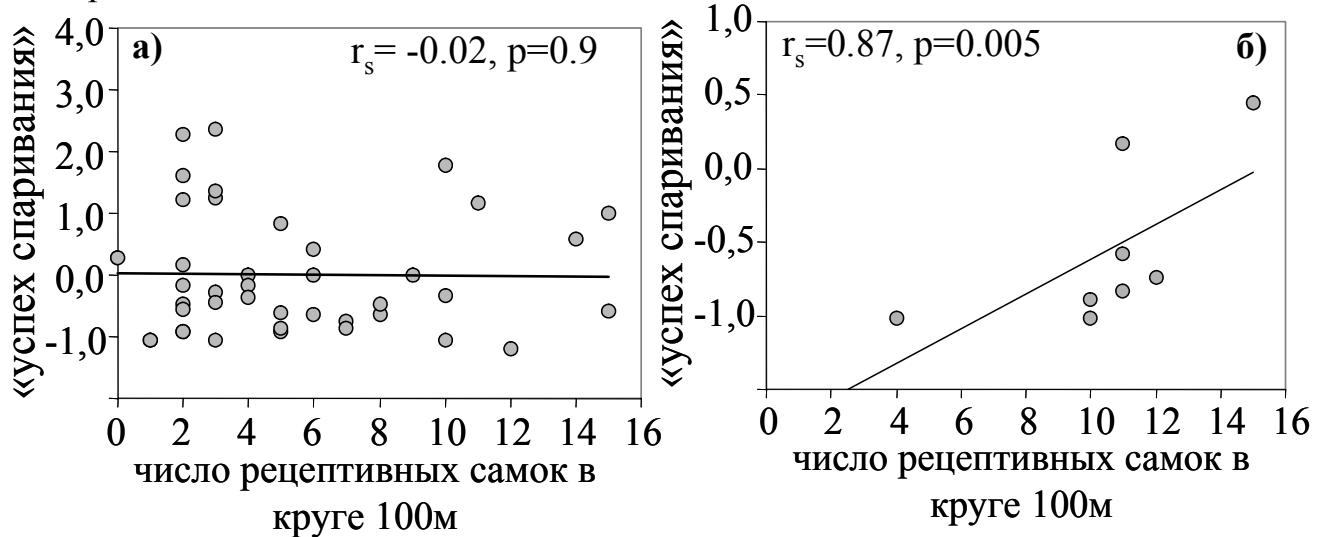


Рис. 16. «Успех спаривания» самцов в зависимости от плотности самок вокруг их нор на момент выхода из спячки. а) взрослые самцы; б) годовалые самцы.

ГЛАВА 6. Обсуждение результатов

Итак, ни возраст, ни физическое состояние, ни предыдущее размножение не сказывались на репродуктивном успехе самок в текущем году. Лишь позднее пробуждение самки негативно влияло на выживаемость её детёнышей (поскольку в таких условиях и у матери, и у детёнышей остаётся меньше времени на подготовку к спячке, Dobson et al., 1999; Millesi et al., 2000), но не приводило к отказу от размножения. Это неожиданные результаты, так как для большинства наземных беличьих размножение самки очень сильно зависит от этих параметров: например, особи в плохом состоянии или молодые отказываются от размножения, так как иначе рисуют своим выживанием (напр., Murie, Dobson, 1987; Huber et al., 1999; Бабицкий, 2008). Можно предположить, что, либо отказ от размножения слишком дорог для самки жёлтого суслика, так как велики шансы не дожить до следующего гона (от которого её отделяет зимняя спячка), либо её затраты на размножение очень низки, и/или она с лёгкостью их компенсирует (восполняет). В пользу второго предположения свидетельствует тот факт, что репродуктивные затраты в предыдущем году не сказывались на физическом состоянии самок весной следующего года. Это говорит о жёлтом суслике как о не вполне обычном виде среди наземных беличьих.

Тот факт, что родственность социальной среды положительно влияла на репродуктивный успех самок, вполне согласуется с представлениями о

социальной организации наземных беличьих, у которых присутствие родственниц, особенно матери, может увеличивать шансы на размножение через снижение конкуренции между особями, по причине толерантности между родственниками (Neuhaus et al., 2004; Silk, 2007).

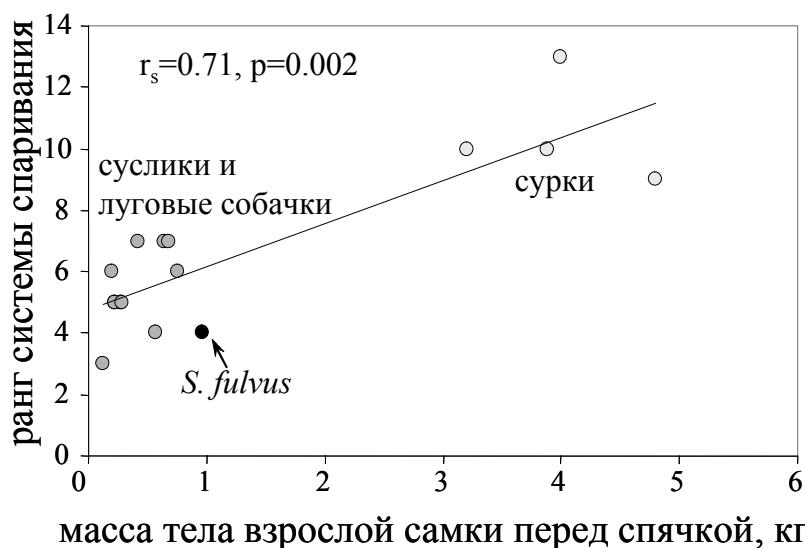
Далее, вероятность принести потомство для самки оказалась большей при большем относительном числе самцов (именно вероятность забеременеть, так как не было обнаружено подобной связи с плодовитостью). Другими словами, количество самцов в окружении самки оказывалось для неё практически «лимитирующим фактором». Это позволяет говорить об ограниченных возможностях выбора партнёра для самки (по крайней мере, в середине гона, когда рецептивных самок много). Из этого следует, что самка не всегда может легко отвергнуть самца, так как, возможно, следующий самец уже не успеет прийти до окончания её краткого эструса. Это вполне соответствует данным по другим видам наземных беличьих (Lacey et al., 1997; Michener, 1998; Millesi et al., 2000), но не характерно для млекопитающих в целом, где самцы конкурируют за самок, а самка редко сталкивается с дефицитом самцов, имея возможность их выбора (Emlen, Oring, 1977; Reynolds, 1996).

Для самца в выборе поведенческой тактики во время гона ведущими факторами оказались, во-первых, возраст (точнее, является ли самец годовалым или взрослым) а, во-вторых, его физическое состояние (масса и упитанность): «активными» самцами с высоким «успехом спаривания» были взрослые самцы в хорошем физическом состоянии, раньше других выходившие из спячки. Это вполне отвечает гипотезе «индивидуального качества самца» (*«individual quality» hypothesis*), согласно которой, чем лучше физическое состояние самца, тем больше будет его вклад в размножение (Mainguy, Cote, 2008), и согласуется с данными по другим близким видам (напр., Schwagmeyer, Brown, 1983; Raveh et al., 2010). При этом, наши результаты вполне согласуются с предположением об использовании взрослыми самцами стратегии конкурентного поиска: доступ самцов к самкам не зависел от их социального окружения, а определялся подвижностью и способностью находить самок. Высокий гормональный статус некоторых годовалых самцов может говорить в пользу их участия в размножении (Barnes et al., 1988; Boonstra et al., 2001), при том, что они не использовали стратегию конкурентного поиска и контактировали лишь с ближайшими самками (всё это требует дальнейших исследований).

В целом, все полученные результаты согласуются с предположением о том, что для исследуемой популяции жёлтого суслика была свойственна промискуитетная система репродуктивных отношений, исключающая монополизацию доступа самца к самке, близкая к полигинии с прямой конкуренцией (*scramble competition polygyny*).

ГЛАВА 7. Итоги: репродуктивные отношения в популяции жёлтого суслика в сравнении с другими видами наземных беличьих

Следуя примеру исследователей социальных систем грызунов (Armitage, 1981; Michener, 1983; Чабовский, 2006), мы впервые провели сравнительный



анализ систем спаривания
у 16 видов наземных
беличьих.

Рис. 17. Связь массы тела и ранговой характеристики спаривания (соответствует росту упорядоченности связей от промискуитета к моногамии).

При этом, отказываясь от грубой и неясной типологии, мы проранжировали виды в зависимости от степени упорядоченности межполовых отношений (по четырём параметрам, описывающим постепенный переход от промискуитетных к жёстко моногамным отношениям, Таблица 3, Рис. 17), и проанализировали связь ранга системы спаривания с массой тела. Отмечу, что возможности для подобного макроанализа на сегодняшний день ограничены, поскольку доступны данные в основном по североамериканским видам сусликов.

Оказалось, что ранг системы спаривания (то есть, упорядоченность отношений) был больше у видов с большей массой тела, что вполне согласуется с нашими ожиданиями и хорошо соответствует результатам исследований социальности, в которых уровень социальной сложности и упорядоченности социальных отношений оказался выше у более крупных видов (Armitage, 1981). Вопреки ожиданиям, у жёлтого суслика ранг оказался очень низким: значительно ниже, чем можно было бы ожидать, исходя из его крупных размеров тела. В объяснение этого противоречия можно предположить следующее. Дело в том, что высокую упорядоченность отношений у крупных видов связывают с тем, что детёнышам этих видов требуется много времени для роста и развития (некоторые виды достигают размера взрослой особи лишь на 4-й год жизни; Armitage 1981; Holekamp, 1984).

Необходимость в пролонгированной родительской заботе приводит к формированию стабильных социальных групп (гипотеза о роли растянутого родительского вклада в развитии социальности, Armitage, 1999), где появляются условия для упорядоченных репродуктивных связей. Для молодых же жёлтых сурчиков, несмотря на необычайно крупный размер, свойственный

этому виду, характерен столь же необычный быстрый рост: они в годовалом возрасте уже достигают размеров взрослых, что особенно неожиданно, учитывая длительную спячку и короткий период активности (Васильева и др., 2009). Соответственно, детёныши рано перестают нуждаться в родительской заботе и могут приступать к размножению, тем самым, снижая возможности для образования плотных социальных группировок.

Таблица 3. Виды, использованные для получения количественной оценки упорядоченности репродуктивных отношений.

вид	Характер репродуктивных отношений ¹	Тип системы спаривания ²	Подавление размножения субординантных особей ³	Размножение годовалых особей ⁴	Общий (суммарный) ранг	Масса тела, г
<i>Cynomys gunnisoni</i>	1	4	0	2	7	644
<i>C. ludovicianus</i>	2	3	0	2	7	675
<i>Ictidomys tridecemlineatus</i>	1	1	0	1	3	125
<i>Otospermophilus beecheyi</i>	1	4	0	1	6	574
<i>Spermophilus citellus</i>	2	1	0	2	5	217
<i>S. fulvus</i>	1	1	0	2	4	964
<i>Urocitellus armatus</i>	1	2	0	2	5	266
<i>U. beldingi</i>	1	2	0	2	5	217
<i>U. brunneus</i>	2	4	0	3	9	200
<i>U. columbianus</i>	1	3	0	3	7	419
<i>U. parryii</i>	1	3	0	2	6	759
<i>U. richardsonii</i>	1	3	0	1	5	289
<i>Marmota flaviventris</i>	2	4	1	3	10	3880
<i>M. monax</i>	2	5	0	2	9	4800
<i>M. marmota</i>	3	6	1	3	13	4000
<i>M. olympus</i>	2	5	0	3	10	3200

¹ - Характер репродуктивных отношений: промискуитет – 1; полигиния – 2; моногамия – 3.

² - Тип системы спаривания: конкурентный поиск – 1; "неохранная" доминантная полигиния – 2; территориальная полигиния – 3; полигиния с охраной самок (гаремная) – 4; факультативная моногамия – 5; облигатная моногамия – 6.

³ - Подавление размножения субординантных особей: нет подавления размножения – 0; есть подавление размножения – 1.

⁴ - Размножение годовалых особей: размножаются и годовалые самцы, и самки – 1; размножаются только годовалые самки, но не самцы – 2; годовалые особи не участвуют в размножении – 3.

Таким образом, полученные данные указывают на некоторые несовершенство теорий, согласно которым как уровень социальной сложности (согласно работам других авторов), так и степень упорядоченности репродуктивных отношений (согласно нашим предположениям) должны зависеть от массы тела взрослой особи. А именно, в подобных построениях следовало бы использовать не массу тела как таковую, а скорость роста детёнышей и возраст достижения ими массы взрослой особи.

ВЫВОДЫ

1. Репродуктивные отношения в исследуемой популяции желтого суслика соответствовали полигинии с прямой конкуренцией с использованием самцами стратегии конкурентного поиска рецептивных самок и промискуитетными репродуктивными связями.
2. Репродуктивный успех самок не зависел от индивидуальных характеристик (возраста, физического состояния, размера тела, размножения в предыдущем году, начальных условий жизни); но был связан со сроками пробуждения (чем раньше просыпалась самка, тем он был больше) и особенностями социального окружения: репродуктивный успех самки был тем больше, чем выше была родственность социальной среды вокруг неё и относительное обилие самцов на момент её выхода из спячки.
3. Потенциальный успех спаривания взрослых самцов не зависел от социального окружения, а также от возраста, социального статуса или уровня тестостерона; он определялся их физическим состоянием и сроком пробуждения и был тем больше, чем раньше и чем в лучшем состоянии самец выходил из спячки.
4. Годовалые самцы были менее активны, чем взрослые и, в целом, имели меньший потенциал для успешного размножения. Однако некоторые из них по поведенческим характеристикам, а также по гормональному статусу от взрослых не отличались и, возможно, размножались.
5. Репродуктивные связи более упорядочены у наземных беличьих с более крупными размерами тела. Жёлтый суслик не укладывается в эту схему: его отношения значительно менее упорядочены, чем можно было ожидать для суслика такого крупного размера, что возможно связано с необычайно быстрым ростом и развитием.

Благодарности. В первую очередь я хочу поблагодарить А.В. Чабовского за научное руководство моей работой. Я благодарна всем коллегам по экспедиции ИПЭЭ РАН в Саратовской обл.: проф. С.А. Шиловой, Л.Е. Савинецкой, И.А. Володину, Е.В. Володиной, В.А. Матросовой, О.Н. Шекаровой, В.В. Неронову, Д.Ю. Александрову, А.И. Шилову, В.С. Попову, А.А. Кочетковой, В.А. Войцик, а так же жителям с. Дьяковка и всем студентам, которые помогали собирать полевые данные. Огромное спасибо С.В. Найденко и Е.В.

Павловой за неоценимую помощь в выполнении гормональной части работы и поддержку на всех этапах исследования, а также всем сотрудникам НЭБ «Черноголовка», в особенности, М.Н. Ерофеевой. Я очень признательна К.А. Роговину и А.Ф. Бабицкому за помощь в сборе литературы. Отдельно хочу поблагодарить моего мужа Н.С. Васильева, который помогал мне на протяжении всего исследования, особенно в полевой и лабораторной его частях. Спасибо моим родным и друзьям за поддержку и терпение. Также я благодарна всем сотрудникам лаборатории популяционной экологии ИПЭЭ РАН за плодотворное обсуждение диссертации. Работа поддержана грантами РФФИ (07-04-00721а и 10-04-01304а), Фонда содействия отечественной науке, а также ФЦП "Научные и научно-педагогические кадры инновационной России" на 2009-2013 (ГК 02.740.11.0282).

Список опубликованных работ

Статьи в журналах из списка ВАК

1. Попов В.С., Чабовский А.В., Савинецкая Л.Е., Шилова С.А., Стуколова (Васильева) Н.А., 2005. Разнообразие социо-демографических ролей у жёлтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht.) в зависимости от плотности населения // Бюлл. МОИП, Отд. Биол. Т. 110. Вып. 4. С. 88-92.
2. Стуколова (Васильева) Н.А., Чабовский А.В., Попов В.С., 2006. Влияние времени выхода из спячки на физическое развитие и социальный опыт потомства у самок жёлтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht.) Бюлл. МОИП, Отд. Биол. Т. 111. Вып.5. С. 77-79.
3. Попов В.С., Стуколова (Васильева) Н.А., Чабовский А.В., 2006. Понижает ли размножение годовалых самок у желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht., 1823) их репродуктивный успех? Бюлл. МОИП, Отд. Биол. Т. 111. Вып.5. С. 75-76
4. Васильева Н.А., Чабовский А.В., 2009. Возможные взаимосвязи между социальной активностью, сроками появления на поверхности и массой тела у детёнышей жёлтого суслика (*Spermophilus fulvus*, Rodentia, Sciuridae) // Зоологический журнал. Т. 88. № 5. С. 588–595.
5. Васильева Н.А., Савинецкая Л.Е., Чабовский А.В., 2009. Крупный размер тела и короткий период наземной активности не препятствуют быстрому росту жёлтого суслика *Spermophilus fulvus* // Зоологический журнал. Т. 88. № 3. С. 339–343.
6. Matrosova V.A., Volodin I.A., Volodina E.V., Vasilieva N.A., and Kochetkova A.A., 2010. Between-year stability of individual alarm calls in the yellow ground squirrel *Spermophilus fulvus* // Journal of Mammalogy. V. 91. No. 3. P. 620-627.
7. Matrosova V.A., Volodin I.A., Volodina E.V., Vasilieva N.A., 2010. Stability of acoustic individuality in the alarm calls of wild yellow ground squirrels *Spermophilus fulvus* and contrasting calls from trapped and free-ranging callers // Naturwissenschaften. V. 97. No. 8. P. 707-715.

Основные тезисы и материалы конференций

1. Попов В.С., Савинецкая Л.Е., Стуколова (Васильева) Н.А., Чабовский А.В., 2005. Успешность размножения годовалых самок у жёлтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht.) // Суслики Евразии (роды *Spermophilus*, *Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видового разнообразия. Матер. Российской научн. конф., Москва. (С.А. Шилова, А.К. Агаджанян, ред.). М.: Т-во научных изданий КМК. С. 79-81.

2. Стуколова (Васильева) Н.А., Чабовский А.В., Попов В.С., Савинецкая Л.Е., 2005. Ранний социальный опыт, физическое состояние и соотношение полов детёнышей в выводках жёлтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht.): возможные взаимосвязи // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Матер. Научн. Конф., Черноголовка. (В.В. Рожнов, гл. ред.). Москва: КМК. С. 172-174.
3. Стуколова (Васильева) Н.А., Чабовский А.В., Попов В.С., 2006. Связь выживаемости в первую зиму с социальной активностью у детёныш жёлтого суслика (*Spermophilus fulvus*) // Биология – наука XXI века: 10-я Пущинская школа-конференция молодых учёных, посвящённая 50-летию Пущинского научного центра РАН, Пущино. Сборник тезисов. Пущино: Пущинский научный центр РАН. С. 315.
4. Стуколова (Васильева) Н.А., 2007. Возможные взаимосвязи раннего социального опыта, расселения и участия в размножении у годовалых самок жёлтого суслика (*Spermophilus fulvus*) // IV Всероссийская конференция по поведению животных. Сборник тезисов. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 424-425.
5. Васильева Н.А., Васильев Н.С., 2008. Рост жёлтого суслика *Spermophilus fulvus* // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых учёных. Материалы Конференции молодых сотрудников и аспирантов Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова. 10–11 апреля 2008 г. С. 73.
6. Васильева Н.А., Чабовский А.В., 2009. Выживаемость детёныш желтого суслика *Spermophilus fulvus* в зависимости от пространственно-временного распределения выводков // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 2-й научной конференции. Черноголовка. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 21.
7. Stukolova N., Tchabovsky A., 2006. Time and energy allocation between social activity and fattening in juvenile long-teeth ground squirrel (*Spermophilus fulvus*) // 1st European Ground Squirrel Meeting, Felsotarkany, Hungary. Book of Programme and Abstracts. P. 52.
8. Stukolova N.A., Tchabovsky A.V., 2007. Does early social experience influence dispersal in female juvenile long-teeth ground squirrel (*Spermophilus fulvus*)? // Contributions to the 6th International Zoo and Wildlife Research Conference on Behaviour, Physiology and Genetics. Berlin, Germany. Compiled by M. East, H. Hofer. P. 221.
9. Vasilieva N.A., Tchabovsky A.V., 2008. Large body size and short season of activity do not impede fast growth and maturation in long-teeth ground squirrel *Spermophilus fulvus* // 11th International Conference Rodens et Spatium on Rodent Biology. Myshkin, Russia. Abstracts. P. 35.
10. Vasilieva N.A., Savinetskaya L.E., Vasiliev N.S., Popov V.S., Tchabovsky A.V., 2008. Density of juveniles and synchronization of their first emergence influence juvenile survival in the long-teeth ground squirrel (*Spermophilus fulvus*) // 2nd European Ground Squirrel Meeting. Sv. Jan pod Skalou, Czech Republic. P. 41
11. Vasilieva N., Tchabovsky A., 2010. Space use pattern during mating season in yellow ground squirrel (*Spermophilus fulvus*). // 3rd European Ground Squirrel Meeting. Ordu University, Ordu, Turkey. Book of Abstracts. P. 45.
12. Matrosova V., Volodin I., Volodina E., Vasilieva N., 2010. Comparison the alarm call characteristics of free-ranging and livetrapped yellow ground squirrels *Spermophilus fulvus*. // 3rd European Ground Squirrel Meeting. Ordu University, Ordu, Turkey. Book of Abstracts. P. 25.