

УДК [599.323.42:591.5](470.67)

**ИЗМЕНЕНИЕ СТЕРЕОТИПА ПОВЕДЕНИЯ
И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ
ПРИ СНИЖЕНИИ ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ У ХОМЯКА РАДДЕ –
MESOCRICETUS RADDEI (CRICETIDAE, MAMMALIA)**

**М. М. Чунков¹, М. В. Ушакова², К. З. Омаров¹,
П. Фритцше³, А. В. Сузов²**

¹ Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского НЦ РАН
Россия, 367025, Махачкала, М. Гаджиева, 45
E-mail: chunkov@mail.ru; omarovkz@mail.ru

² Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: allocricetulus@gmail.com

³ Институт биологии/зоологии Университета Мартина-Лютера
Германия, D-06108, Халле, Домплац, 4
E-mail: peter.fritzsche@zoologie.uni-halle.de

Поступила в редакцию 09.06.14 г.

Изменение стереотипа поведения и использования территории при снижении плотности популяции у хомяка Радде – *Mesocricetus raddei* (Cricetidae, Mammalia). – Чунков М. М., Ушакова М. В., Омаров К. З., Фритцше П., Сузов А. В. – На примере хомяка Радде показано влияние снижения плотности популяции на характер использования территории и пространственно-этологическую структуру. При низкой плотности хомяки практически не охраняют свою территорию и не имеют индивидуальных участков, а система нор используется совместно несколькими особями. В то же время снижение территориальности привело к существенному увеличению территории, используемой хомяками, и снижению уровня агрессивности при социальных взаимодействиях.

Ключевые слова: плотность, пространственно-этологическая структура, хомяк Радде, агроландшафты.

Behavioral and area-usage changes of *Mesocricetus raddei* (Cricetidae, Mammalia) while reducing its population density. – Chunkov M. M., Ushakova M. V., Omarov K. Z., Fritzsche P., and Surov A. V. – On the example of the CisCaucasian hamster *Mesocricetus raddei* the influence of a decreased population density on the character of territory usage and the spatial-ethological structure is shown. At a low population density, hamsters scarcely defend their home ranges, a system of burrows being used by several individuals simultaneously. However, a decrease in territorialism leads to significant expansion of the used territory and a decreased aggressiveness in social interactions.

Key words: density, spatial-ethological structure, CisCaucasian hamster, agrolandscapes.

ВВЕДЕНИЕ

Одной из важнейших характеристик внутрипопуляционной организации мелких млекопитающих является пространственно-этологическая структура, которая служит функциональной основой поддержания популяционного гомеостаза (Ши-

ИЗМЕНЕНИЕ СТЕРЕОТИПА ПОВЕДЕНИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ

лов, 1977, 2002; Громов, 2000, 2008). Конкретные формы пространственно-этологической структуры популяций зависят от биологической специфики вида и предопределены многими факторами, среди которых важнейшую роль играет плотность популяций (Шилов, 1991). В этой связи значительный интерес представляет изучение экологии видов, численность которых подвержена существенным колебаниям.

Объектом данного исследования выбран типичный обитатель террасных агроландшафтов горного Дагестана – хомяк Радде (*Mesocricetus raddei avaricus* Ognev et Hertner, 1927). Приуроченность этого подвида к полям зерновых культур объясняется тем, что хомякам необходимо в сжатые сроки накопить достаточное количество жира и запастись высококалорийными кормами до залегания в спячку (Омаров, 1995; Магомедов и др., 2001). Во время спячки животные не питаются, запасы им необходимы весной, когда на полях еще нет достаточного количества калорийных кормов (Магомедов, Омаров, 1994, 1995).

Предпосылкой для проведения данного исследования явилось то, что за последние 15 – 20 лет агроландшафты Дагестана претерпели существенные изменения: в связи с кризисом сельского хозяйства общая площадь посевов сократилась в 3 раза, изменилась и структура земледелия. Площади, занятые зерновыми и бобовыми, сменились посевами картофеля и моркови, что более рентабельно для местного населения, но менее благоприятно для хомяков, которые используют для запаса преимущественно зерновые и бобовые культуры. Эти изменения не могли не отразиться на популяции хомяка Радде, ареал которого стал фрагментированным, а численность существенно сократилась (Ушакова и др., 2010; Омаров и др., 2011).

Цель данной работы – установить возможные изменения в поведении и характере использования территории хомяком Радде в условиях резкого снижения численности в 2009 – 2013 гг., сопоставив с данными, полученными в 1990-х гг. при высокой плотности популяции (Омаров, 1995, 1997).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для уточнения современного состояния подвида хомяка Радде в пределах его ареала использовали как опросные сведения, собранные в тех пунктах, где ранее хомяки были многочисленны, так и собственные исследования, проведенные в летне-весенние сезоны 2009 – 2013 гг. В результате обследования было выяснено, что более или менее пригодное для работы поселение хомяка Радде сохранилось в агроландшафтах с. Мочох Хунзахского района (42°40'30" N, 46°37'55" E, высота 1670 м н.у.м.). Агроландшафты здесь представляют собой сельскохозяйственные поля, размежеванные террасами с естественной высокой и густой разнотравной растительностью. Полевые исследования проводили с 12 по 26 июня 2009 г.; с 19 мая по 2 июня 2010 г.; с 25 июня по 10 июля 2011 г.; с 25 мая по 25 августа 2012 г. и с 15 июня по 8 сентября 2013 г. На двух выбранных площадках мечения, размером 2.8 га каждая, были найдены и зарисованы все норы хомяка Радде. Отловленных животных метили отрезанием пальцев по определенной схеме и возвращали в природу.

Для изучения пространственно-этологической структуры поселения хомяка Радде в 1991 – 1993 гг. использовали прямые визуальные наблюдения и радиотелеметрию (Мещерский и др., 1992; Магомедов, Омаров, 1995, 2000; Омаров, 2005). Под наблюдением в эти годы находились 17 зверьков обоих полов с общей продолжительностью регистрации данных для отдельных особей от 9 до 15 суток.

В 2012 – 2013 гг. для изучения пространственно-этологической структуры хомяков параллельно с визуальными наблюдениями была использована система полевой идентификации животных «FAIS» (Ушакова и др., 2012, 2014; Чунков и др., 2013; Fritzsche, 2008). Для этого на площадках мечения отлавливали с помощью живоловушек всех хомяков и метили с помощью электронных подкожных микрочипов с индивидуальным кодом. Электронные кольца (диаметром 60 мм и высотой 40 мм) для считывания данных устанавливали во входное отверстие норы. Два фотоэлектрических барьера позволяли фиксировать направление движения животного – в нору или из норы. При прохождении особей через кольцо автоматически фиксируется номер чипа, время и направление прохода. Данные, записанные регистрирующим устройством, ежедневно переносили на ноутбук. Таким образом, система позволяла одновременно и дистанционно наблюдать за перемещением, вненоровой активностью и социальными взаимодействиями всех меченых чипами особей в поселении. В том случае, если в нору заходила/выходила немеченая чипом особь, датчики регистрировали просто факт прохождения через кольцо. Следует отметить, что недостатком этой методики является то, что продолжительность вненоровой активности зверьков могла быть завышена, поскольку часть времени они могли проводить в другой (не оснащенной кольцом) норе.

Всего за 2012 – 2013 гг. методом FAIS отработано 3360 часов наблюдений при постоянной работе 5 – 7 колец. Прямые визуальные наблюдения в общей сложности составили 312 часов.

Для определения размеров участков обитания хомяков в условиях высокой плотности населения в 1990-х гг. помимо визуальных наблюдений на территории резидентов выпускали особей-чужаков. Путем поэтапного изменения расстояния от места выпуска до норы регистрировали реакцию хозяина и определяли реальные размеры индивидуальных охраняемых участков. В настоящее время в условиях низкой численности, когда хомяки практически не охраняли территорию, за площадку участка обитания особи принимали выпуклый многоугольник, в углах которого расположены норы, хотя бы однократно использованные данной особью. Площадь индивидуального участка, определенная таким образом, могла быть существенно занижена.

За период исследований 2009 – 2013 гг. проследили за суточной и сезонной активностью 21 особи (9 самцов и 12 самок).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали визуальные учеты, проведенные в 2009 – 2013 гг., норы хомяка Радде распределены неравномерно. Наиболее плотно они располагались на межвых склонах террас (14 – 17 нор на 1 га), откуда зверькам удобнее было выходить на смежные со склонами поля (3 – 5 нор на 1 га). В естественных ландшафтах но-

ИЗМЕНЕНИЕ СТЕРЕОТИПА ПОВЕДЕНИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ

ры единичны. Встречи зверьков на естественных лугах были редки и в 1990-е гг. в условиях высокой плотности популяции, не более двух-трех нор на гектар (Омаров, 1995, 1997). По ряду причин (затопляемость нор, худшие защитные условия, регулярная вспашка и др.) сельскохозяйственные поля являются менее предпочитаемыми станциями в системе террасного агроландшафта, чем межевые склоны. В 1990-х гг. плотность хомяков, рассчитанная методом абсолютных учетов, на межевых склонах могла достигать 46.8 ± 2.96 особ./га (Омаров, 1995, 1997). Высокая плотность популяции обуславливала имевшую место в эти годы индивидуализацию территории, и хомяки практически в течение всего активного периода не удалялись от собственной норы, а случаи заходов в чужие норы были очень редки и приурочены, как правило, к периоду гона (май – середина июня) (Магомедов, Омаров, 2000; Омаров, 2005).

В 2000-е гг. характер распределения нор в целом сохранился – на межевых склонах наблюдалась более высокая плотность особей по сравнению с полями или естественными лугами. Однако плотность существенно снизилась – на межевых склонах она не превышала 5.3 особ./га, а на полях – 1.1 особ./га. То есть даже в оптимальных станциях плотность популяции в поселении сократилась в 12 – 13 раз. Результаты прямых наблюдений (2009 – 2011 гг.) и исследований с использованием системы FAIS (2012 – 2013 гг.) показали, что большинство нор с мая до середины августа используется несколькими особями, и практически все норы в этот период выполняют транзитную функцию, т.е. животные не задерживаются подолгу в одной норе, используя норы других особей.

Снижение территориальности привело к существен-

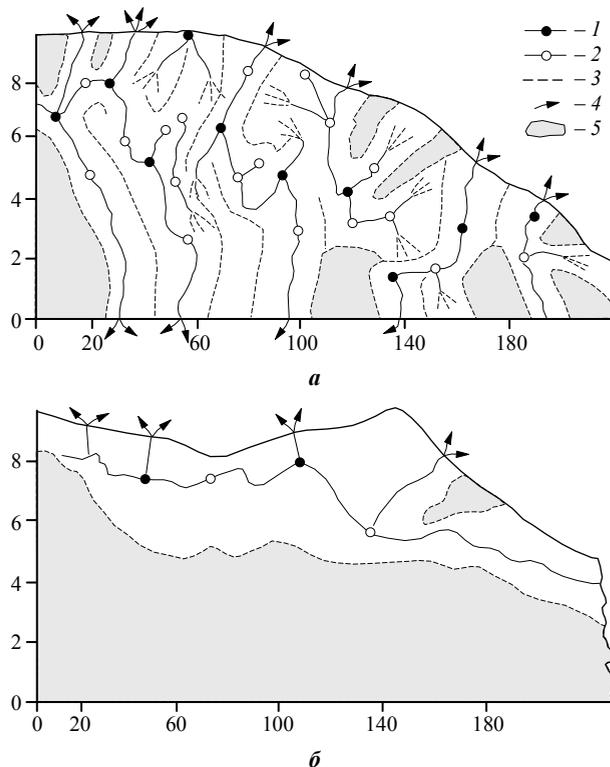
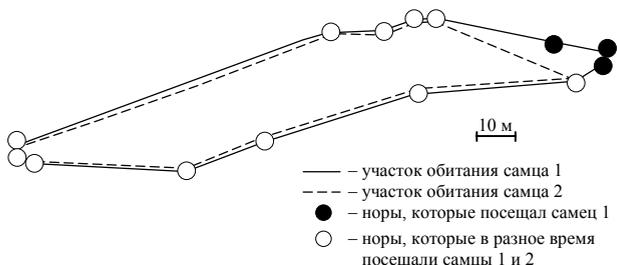
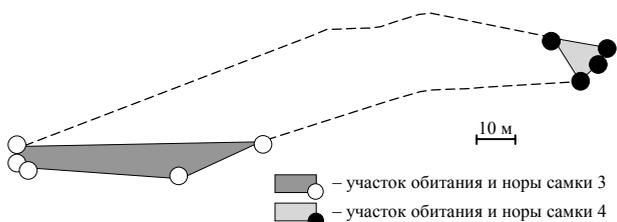


Рис. 1. Использование территории группировкой хомяка Радде на межевых склонах террас: *а* – в 1988 – 1993 гг. (высокая плотность) (Омаров, 1995); *б* – в 2009 – 2013 гг. (низкая плотность); 1 – жилая нора с тропой, 2 – временная нора (временка) с тропой, 3 – границы охраняемых участков, 4 – место выхода тропы со склона на сельскохозяйственное поле, 5 – неиспользуемые участки; по осям абсцисс и ординат – метры

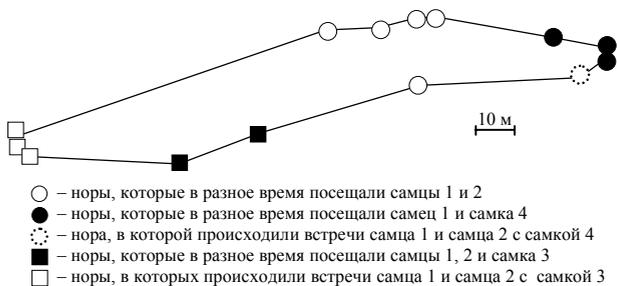
ному увеличению площади участков обитания хомяков по сравнению с 1990-ми гг. (рис. 1). Наблюдения в 2012 – 2013 гг. за 8 особями с использованием системы FAIS показали, что у самцов площадь участков обитания за три летних месяца составляла 2200 – 3000 м², а у самок – 400 – 500 м² (рис. 2, а, б). С мая по август самцы совершают значительные перемещения по территории и могут отдаляться от гнездовой норы на 100 – 200 м, при этом индивидуальные участки самцов почти полностью перекрываются (рис. 2, а). Самки более привязаны к своей норе и не были отмечены далее 80 м от нее. При этом индивидуальные участки самок полностью изолированы друг от друга (рис 2, б). Интересно, что в 1990-е гг. в условиях хорошей обеспеченности кормами и высокой плотности населения хомяки отдалялись от нор не более,



а



б



в

Рис. 2. Участки обитания и норы самцов (а) и самок (б) хомяка Радде и совместное их использование (в) на площадке мечения

чем на 15 – 20 м (Омаров, 1995, 1999). В 1990-е гг. взрослые особи охраняли территорию как вокруг норы, так и непосредственно примыкающую к системе троп и местам кормежки. Площади индивидуальных участков составляли 167 ± 6.85 м². Причем, на сельскохозяйственных полях, куда выселялся популяционный резерв (в основном сеголетки и 3-летние особи), плотность осенью была еще выше, а размер индивидуального участка сокращался до 40 – 45 м². На зерновых полях хомяки даже при минимальных размерах индивидуальных участков были обеспечены высококалорийными кормами. При этом границы участков практически не перекрывались (Магомедов, Омаров, 2000; Омаров, Магомедов, 2006).

Такое изменение пространственно-этологической структуры, возможно, объясняется необходимостью

ИЗМЕНЕНИЕ СТЕРЕОТИПА ПОВЕДЕНИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ

поддержания коммуникативных контактов в условиях значительного разрежения популяции, а также поиском и запасанием диких (из-за недостатка культурных) злаков. Наблюдения, проведенные в конце августа перед залеганием хомяков в спячку, показали, что в это время каждая особь связана только с одной гнездовой норой, в которую и делает запасы корма.

Миграционную активность хомяков оценить довольно сложно, но ее факт неоспорим. Так, летом часть меченых взрослых особей исчезала с участков наблюдения, а в августе появлялись новые немеченые взрослые особи, которые заселяли их норы. В летний период наблюдали и совместное «коммунальное» использование нор (рис. 2, в). Как видно из диаграммы (рис. 3), каждую нору, оборудованную электронным кольцом, за сутки могут посещать до трех особей. Более того, нами впервые получены данные и об одновременном использовании нор двумя особями (рис. 4). Чаще всего это были разнополые особи, причем длительность пребывания в одной норе варьировала от 1 до 38 мин. Следует отметить, что основные социальные взаимодействия между взрослыми особями происходят в течение двух недель до рождения детенышей (см. рис. 4). Таким образом, совместное пребывание в одной норе регистрировали и в течение нескольких дней, в том числе и в то время, когда самка была уже беременна. Пребывание двух самцов в одной норе также зафиксировано, но было кратковременным. Начиная с июля (период выкармливания потомства), совместное пребывание взрослых особей в одной норе не отмечалось (см. рис. 4).

Первые наблюдения за поведением хомяков в разреженной популяции в 2009 г., по мнению зоологов, работавших с хомяками в 1990-х гг. (М.-Р. Д. Магомедов, К. З. Омаров), показали, что хомяки стали значительно ме-

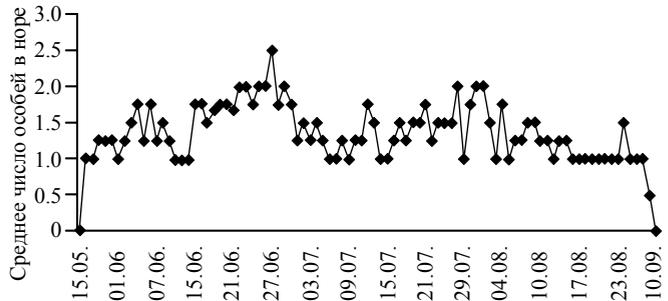


Рис. 3. Среднесуточная посещаемость нор в летний период

рировало от 1 до 38 мин. Следует отметить, что основные социальные взаимодействия между взрослыми особями происходят в течение двух недель до рождения детенышей (см. рис. 4). Таким образом, совместное пребывание в одной норе регистрировали и в течение нескольких дней, в том числе и в то время, когда самка была уже беременна. Пребывание двух самцов в одной норе также зафиксировано, но было кратковременным. Начиная с июля (период выкармливания потомства), совместное пребывание взрослых особей в одной норе не отмечалось (см. рис. 4).

Первые наблюдения за поведением хомяков в разреженной популяции в 2009 г., по мнению зоологов, работавших с хомяками в 1990-х гг. (М.-Р. Д. Магомедов, К. З. Омаров), показали, что хомяки стали значительно ме-

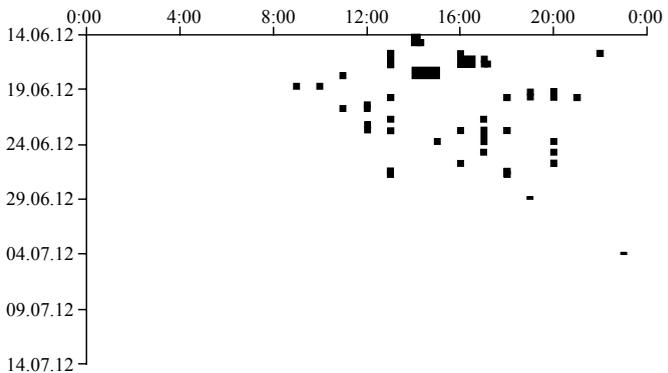


Рис. 4. Суточная и сезонная динамика совместного пребывания самцов и самок в одной норе, рассчитанная по данным, снятым системой FAIS. На диаграмме черными квадратами отмечен факт совместного пребывания животных (2012 г.)

нее агрессивными и более осторожными. Если наблюдатель находился на расстоянии менее 20 м от норы, зверьки могли по несколько суток не выходить из нее.

Данные 2012 – 2013 гг., полученные с электронных колец, свидетельствуют о том, что зверьки в настоящее время совместно используют одни и те же норы, причем запасы делают сразу в несколько нор. Такое поведение, с одной стороны, может рассматриваться как снижающее приспособленность отдельной особи. Однако оно повышает вероятность выживания других особей (особенно молодых), которые, заселившись на новую территорию, получают готовые запасы корма. Таким образом, для популяции в целом это – благоприятный фактор.

Снижение агрессивности к особям своего вида, связанное со снижением плотности поселения, свойственно не только млекопитающим. Ранее такой феномен был отмечен, например, у колониальных птиц (Ушакова, 2008).

Таким образом, изменение структуры земледелия в горном Дагестане, приведшее к резкому сокращению численности хомяка Радде, вероятно, послужило причиной изменения поведенческого стереотипа в поселениях хомяков и отразилось на характере использования территории. В настоящее время хомяки практически не охраняют индивидуальные участки, а система нор и подземных коммуникаций используется совместно несколькими особями-соседями и выполняет транзитную функцию при дальних перемещениях.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Громов В. С. Этологические механизмы популяционного гомеостаза у песчанок (*Mammalia, Rodentia*) / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 2000. 392 с.

Громов В. С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 581 с.

Магомедов М.-Р. Д., Омаров К. З. Интенсивность питания и энергетические потребности хомяка Радде в различные периоды жизнедеятельности // Экология. 1994. № 4. С. 39 – 45.

Магомедов М.-Р. Д., Омаров К. З. Особенности питания и состояния природной популяции хомяка Радде (*Mesocricetus raddei avaricus*) в агроландшафтах горного Дагестана // Зоол. журн. 1995. Т. 74, № 3. С. 123 – 133.

Магомедов М.-Р. Д., Омаров К. З. Трофические и территориально зависимые механизмы регуляции плотности населения хомяка Радде *Mesocricetus raddei* (Rodentia, Cricetidae). 1. Использование пространства в летний период // Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 12. С. 1457 – 1464.

Магомедов М.-Р. Д., Омаров К. З., Гасанова С. М. Трофические и территориально зависимые механизмы регуляции плотности населения хомяка Радде *Mesocricetus raddei* (Rodentia, Cricetidae). 2. Регуляция зимней смертности // Зоол. журн. 2001. Т. 80, № 1. С. 90 – 96.

Мещерский И. Г., Омаров К. З., Феоктистова Н. Ю. Концентрация мочи и особенности питания хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) // Зоол. журн. 1992. Т. 71, № 11. С. 102 – 107.

Омаров К. З. Особенности экологии хомяка Радде в агроландшафтах горного Дагестана в связи со спецификой кормовой базы : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 23 с.

Омаров К. З. Плотность населения и механизмы устойчивости популяции хомяка Радде в условиях антропогенной динамики горных экосистем Дагестана // Экология млекопитающих горных территорий (популяционные аспекты) : материалы Всерос. совещ. Нальчик : Изд. центр «Эль-Фа», 1997. С. 162 – 163.

ИЗМЕНЕНИЕ СТЕРЕОТИПА ПОВЕДЕНИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ

Омаров К. З. Особенности использования территории хомяком Радде (*Mesocricetus raddei*) в агроландшафтах внутреннегорного Дагестана // Материалы VI съезда Териол. о-ва РАН / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 1999. С. 183.

Омаров К. З. Специфика формирования пространственно-этологической структуры предкавказского хомяка (*Mesocricetus raddei*) в условиях террасного земледелия на Восточном Кавказе // Поведение и поведенческая экология млекопитающих : материалы Междунар. науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2005. С. 156 – 158.

Омаров К. З., Магомедов М.-П. Д. Принципы функционирования популяций и сообществ гемиагрофилов в условиях горного земледелия на Восточном Кавказе. Популяции // Вестн. Дагестанского науч. центра РАН. 2006. № 26. С. 30 – 35.

Ушакова М. В., Суоров А. В., Ушакова М. В., Чунков М. М., Рюриков Г. Б. Состояние популяций и характер использования территории хомяками рода *Mesocricetus* в условиях сокращения посевов зерновых в горном Дагестане // Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа : материалы Междунар. науч. конф. Ереван : АСОГИК, 2011. С. 220 – 223.

Ушакова М. В. Наблюдения за активностью тупика-носорога (*Cerorhinca monocerata*) на Южных Курилах в период размножения // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 6. С. 710 – 721.

Ушакова М. В., Омаров К. З., Суоров А. В., Фритцие П., Чунков М. М.-П. Влияние характера землепользования на состояние популяций хомяка Радде (*Mesocricetus raddei* avaricus Ognev et Neptner, 1927) в Дагестане // Вестн. Дагестанского науч. центра. 2010. № 38. С. 31 – 38.

Ушакова М. В., Суоров А. В., Чунков М. М., Омаров К. З., Фритцие П. Феномен низкой вненоровой активности хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) в условиях сокращения численности // V Всерос. конф. по поведению животных : сб. тез. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2012. С. 186.

Ушакова М. В., Чунков М. М., Омаров К. З., Суоров А. В., Минаев А. Н., Фритцие П. Методы и подходы к изучению активности и пространственной средних хомяков на примере хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) // Поведение и поведенческая экология млекопитающих : материалы III науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2014. С. 129.

Чунков М. М., Ушакова М. В., Омаров К. З., Суоров А. В., Минаев А. Н., Фритцие П. Методы и подходы к изучению активности и пространственной структуры хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) // Вестн. Дагестанского науч. центра РАН. 2013. № 51. С. 73 – 79.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М. : Изд-во МГУ, 1977. 262 с.

Шилов И. А. Механизмы формирования и поддержания пространственно-этологической структуры популяций // Структура популяций у млекопитающих. М. : Наука, 1991. С. 65 – 85.

Шилов И. А. Популяционный гомеостаз // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 9. С. 1029 – 1047.

Fritzsche P. Wild golden hamsters in Turkish fields – distribution and activity // Abhandlungen der Sächsischen Akademie der Wissenschaften zu Leipzig. Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. 2008. Bd. 64, heft 5. Cricetinae : Internationales Ehrensymposium im Gedenken an Rolf Gattermann / hrsg. von E. Peschke, G. Moritz. S. 38 – 43.