

УДК 599.323;591.522

РАСШИРЕНИЕ АРЕАЛА И ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ НА ВОЛНЕ РАССЕЛЕНИЯ: ПРИМЕР ПОЛУДЕННОЙ ПЕСЧАНКИ (*MERIONES MERIDIANUS* PALLAS 1773, MURIDAE, RODENTIA) В КАЛМЫКИИ

© 2023 г. А. В. Чабовский^а *, Е. Н. Суркова^а, Л. Е. Савинецкая^а, А. А. Кулик^б

^аИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

^бЭлистинская противочумная станция, Элиста, 358000 Россия

*e-mail: tiusha2@mail.ru

Поступила в редакцию 02.12.2022 г.

После доработки 26.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Механизмы расселения видов и колонизации (освоения новых территорий), лежащие в основе процесса движения ареалов, всегда были в центре интересов фундаментальной экологии. Изменение ареалов обычно происходит медленно, однако деятельность человека, активно влияющая на глобальные процессы (трансформация ландшафтов, потепление климата и биологические инвазии), ускорила движение ареалов настолько, что позволяет изучать его в реальном времени. В Калмыкии трансформация ландшафта с пустынного на степной (и обратно) открыла возможность для изучения движения ареала фонового пустынного вида грызунов – полуденной песчанки (*Meriones meridianus*). Мы исследовали динамику численности и изменение границ распространения песчанок на юге Калмыкии, их физическое состояние и зараженность блохами на волне расселения, а также демографические особенности популяции колонистов, отличающие их от резидентов материнской популяции. Мы обнаружили, что за последние годы в результате нового цикла опустынивания полуденные песчанки быстро продвигаются на запад, формируя новые колонии. Колонисты отличались от резидентов более низким в среднем для популяции весом тела, который был связан не с худшим физическим состоянием, а с возрастной структурой: фертильность самок-колонистов была в несколько раз выше, и, соответственно, популяция колонистов была значительно моложе. Кроме того, колонисты были практически свободны от блох, в отличие от обитателей материнской популяции. Результаты свидетельствуют о том, что популяция колонистов на волне расселения не испытывает негативных последствий низкой численности, а относительная молодость и высокая интенсивность размножения по сравнению с материнской популяцией объясняют ее быстрый рост и распространение.

Ключевые слова: грызуны, ареал, колонизация, демография, половозрастная структура, репродукция

DOI: 10.31857/S0044513423040049, **EDN:** UWBLAN

Ареалы видов никогда не были постоянными, однако в нынешние времена их изменения происходят намного быстрее из-за деятельности человека: трансформации ландшафтов, изменения климата и биологических инвазий (Sage, 2020). Расширение ареалов неразрывно связано со способностью видов к освоению новых территорий (колонизации) (Kokko, López-Sepulcre, 2006; Rajora, 2019). Изучение механизмов колонизации и ее экологических, а также эволюционных последствий имеет важное значение для понимания процессов динамики ареалов и мета-популяций в условиях быстро изменяющихся ландшафтов (Hanski, Gaggiotti, 2004). Такие исследования очень востребованы, хотя на практике их не хватает (Rajora, 2019). Способность к освоению новых

территорий оказывается чрезвычайно важной для видов, позволяя им гибко реагировать на изменения условий обитаний (Cote et al., 2010). Помимо фундаментальной значимости, исследования колонизации важны для управления популяциями уязвимых видов, с одной стороны, с другой – популяциями инвазивных видов, а также видов, имеющих экономическое или медицинское значение (в частности, хозяев природно-очаговых инфекций). Примеры изменения ареалов и инвазий в нашем динамичном мире дают возможность исследовать процесс колонизации в “реальном времени”. Однако этими возможностями редко удастся воспользоваться: нужно оказаться в нужном месте в нужное время (Rajora, 2019).

По этой причине механизмы динамики ареалов и колонизации новых территорий до сих пор слабо изучены по сравнению с динамикой локальных популяций (Kokko, López-Sepulcre, 2006; Rajora, 2019). Способность видов сдвигать или расширять свои ареалы в ответ на изменение условий зависит от склонности и способности особей к перемещению из одного места в другое, иначе говоря, от способности к расселению (Holt, 2003). Без понимания того, почему одни особи расселяются, а другие — нет, нельзя надежно предсказать изменение ареалов видов.

Расселение, т.е. перемещение особи из места рождения к месту размножения (или из места размножения к месту следующего размножения), — одна из самых фундаментальных черт жизненного цикла. Расселение влияет на динамику и эволюцию пространственно-структурированных популяций, поток генов, распространение видов и их способность находить благоприятные условия и осваивать новые ниши (Clobert et al., 2009; Bowler, Benton, 2005). Лишь для небольшого числа видов показано, что склонность к расселению определяется комбинацией индивидуальных свойств: физических, физиологических и поведенческих, которые формируют “синдром расселения” (“dispersal syndrome” — Sih et al., 2004; Bowler, Benton, 2005; Ronce, 2007; Debeffe et al., 2014). За последние 20 лет, особенно в последние годы, накопились данные о том, что расселяющиеся особи часто отличаются от резидентов по фенотипу, и что популяции колонистов — это не случайная выборка из материнской популяции. В свою очередь, фенотипические особенности колонистов-обитателей новых территорий, отличающие их от резидентов-обитателей старых (материнских) поселений, могут специфически влиять на динамику их популяций (Clobert et al., 2009).

Начало исследования синдрома расселения было положено еще в 1971 г., когда Майерс и Кребс (Myers, Krebs, 1971), исходя из идеи, что популяции животных представляют собой совокупность разнокачественных особей, опубликовали большое экспериментальное исследование различий между расселяющимися и оседлыми полевками. Однако до последнего времени не только “синдром расселения”, но даже и отдельные признаки переселенцев были выявлены лишь в нескольких исследованиях природных популяций (Debeffe et al., 2014).

Один из таких признаков — хорошее физическое состояние и здоровье. Избегание высокого пресса хищников и паразитов считают одной из причин расселения из ядра популяции в новые области (Chuang, Peterson, 2016). Соответствен-

но, можно ожидать, что колонисты будут в меньшей степени заражены паразитами, чем обитатели материнских популяций. Меньшая зараженность колонистов паразитами согласуется с представлениями о том, что расселяющиеся особи отличаются лучшим здоровьем и физическими кондициями, в частности большими размером и массой тела (Garrett, Franklin, 1988; Cote et al., 2010; Chuang, Peterson, 2016).

По сравнению с другими особенностями колонистов, демографические аспекты колонизации изучены лучше. По имеющимся данным молодые особи более склонны к расселению, а у млекопитающих в большей степени расселяются самцы, тогда как самки более филопатричны. Соответственно, филопатрия самок может вызвать смещение в соотношении полов в популяциях колонистов в пользу самцов (Bowler, Benton, 2005; Clobert et al., 2012; Li, Kokko, 2019). Однако другие исследования показывают, что самцам более свойственно расселение на короткие дистанции (внутри поселений), что обеспечивает избегание инбридинга, тогда как самки, более зависимые от конкуренции за ресурсы, в большей степени, чем самцы, склонны перемещаться на дальние расстояния: между поселениями или в незанятые местообитания, осваивая новые территории (Gaufre et al., 2009). В результате соотношение полов в зоне колонизации может быть смещено в пользу того или иного пола, что может негативно влиять на интенсивность размножения за счет демографического эффекта Олли — дефицита партнеров противоположного пола (Courchamp et al., 1999; Li, Kokko, 2019). Однако, поскольку на волне расселения вида плотность населения должна быть ниже, чем в ядре популяции, то можно ожидать и противоположного эффекта: в популяции колонистов интенсивность размножения будет выше, так как негативное влияние плотности на репродукцию будет ослаблено (Chuang, Peterson, 2016). Таким образом, демографический состав колонистов и интенсивность их размножения должны отличаться от аналогичных показателей материнской популяции — источника расселения (Ronce, 2007). Однако до сих пор таких исследований в природных популяциях очень мало, что связано с недостатком прямых наблюдений за процессом колонизации в реальном времени (Rajora, 2019).

Редкую возможность для наблюдений за колонизацией дают процессы, происходящие сейчас в пастбищных экосистемах Калмыкии. Динамика сообщества грызунов и их популяций в Калмыкии в последние десятилетия представляет собой пример быстрого изменения численности и пульсации ареалов видов в ответ на трансформацию

ландшафта, вызванную изменением пастбищной нагрузки и климата (Неронов и др., 1997; Шилова и др., 2000; Tchabovsky et al., 2016; Суркова и др., 2022). Цикл опустынивания в 1960–1980 гг. прошлого века сменился быстрым остепнением пастбищ в 1990–2000-е гг., а затем новым циклом опустынивания, который начался в конце 2010-х гг. и продолжается до сих пор (Суркова и др., 2022).

Грызуны реагировали на трансформацию ландшафта с пустынного на степной и снова на пустынный изменениями в распространении и численности в соответствии со своими экологическими предпочтениями (Шилова и др., 2000; Surkova et al., 2019). В частности, в ответ на распространение степи популяция пустынной псаммофильной полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) на юго-востоке Калмыкии после длительного латентного периода резко сократилась, и граница ее ареала к середине 2010-х гг. сдвинулась на восток (Tchabovsky et al., 2016, 2019; Суркова и др., 2022). Начавшийся в 2010-е гг. новый цикл опустынивания способствует расширению пустынных местообитаний и продвижению ареала полуденных песчанок в обратном направлении, на запад. Таким образом, появилась редкая возможность наблюдать за восстановлением популяции, расширением ее ареала и процессом колонизации новых местообитаний, а также демографическими процессами на волне расселения в реальном времени.

Изменения границ ареалов могут быть вызваны как внутренними причинами (например, автоколебаниями численности), так и внешними: циклическими или направленными изменениями условий естественной или антропогенной природы. Соответственно, различается и характер динамики ареала: флуктуации или долговременные направленные тренды в изменении границ. Известны многие примеры исторических изменений ареалов мелких млекопитающих (желтая и степная пеструшки, малый суслик, большая песчанка, обыкновенная слепушонка, малая пищуха и краснохвостая песчанка) аридных экосистем, вызванных внутренними и внешними причинами (Формозов, 1936; Дупал, 2005; Окулова и др., 2014). Полуденная песчанка в Калмыкии — это пример пульсации ареала, обусловленной долговременными изменениями условий как антропогенной (пастбищная нагрузка), так и естественной природы — циклами увлажнения климата Прикаспийской низменности (Суркова и др., 2022).

В этой работе мы исследовали (1) современную динамику численности и ареала полуденной песчанки на его западной границе, (2) физиче-

ское состояние колонистов и зараженность их блохами в зоне расширения ареала, а также (3) демографические особенности популяции колонистов, отличающие их от обитателей материнской популяции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Модельный вид

Полуденная песчанка (*Meriones meridianus* Pallas 1773) — псаммофильный семеноядный вид, который населяет пески различной степени закрепленности, избегая закрытых высокотравных местообитаний (Ралль, 1939; Неронов и др., 1997; Shenbrot et al., 1999). Ареал полуденной песчанки простирается через северо-восточное Предкавказье, северный Прикаспий, центральный и восточный Казахстан, северо-западный Китай и юго-западную Монголию (Nanova, 2014; Nanova et al., 2020). В Калмыкии, на западной границе видового ареала, динамика ее численности и распространения следуют за циклами опустынивания—остепнения, определяемыми колебаниями пастбищной нагрузки и климата (Варшавский и др., 1991; Шилова и др., 2000; Tchabovsky et al., 2016; Суркова и др., 2022).

Район исследований

Работа проведена в Калмыкии, в ее юго-восточной части (Черные земли). Здесь мы организовали сеть точек (ключевых участков), где ежегодно проводим учеты песчанок. Вся область мониторинга разделена на две зоны: “западную” (крайняя часть ареала в Калмыкии) и “восточную” (расположена к востоку ближе к центру ареала). Западная зона включает основной полигон с большим покрытием точек (21 точка на территории площадью $10 \times 10 \text{ км} = 100 \text{ км}^2$), где мы ведем непрерывные наблюдения с 1994 г., и “буферную часть” (8 точек, $10 \times 40 \text{ км} = 400 \text{ км}^2$) — область, которая протянулась на 40 км к востоку от основного полигона. Восточная зона простирается еще на 100 км дальше на восток к центру ареала (15 точек). Точки организованы в два трансекта в направлении расширения ареала: “северо-восток—запад” (от $46^\circ 17' 29''$ с.ш., $46^\circ 41' 54''$ в.д. до $45^\circ 29' 42''$ с.ш., $45^\circ 14' 25''$ в.д. — 150 км) и “восток—запад” (от $45^\circ 25' 23''$ с.ш., $46^\circ 27' 59''$ в.д. до $45^\circ 25' 22''$ с.ш., $45^\circ 15' 36''$ в.д. — 100 км).

Начиная с 70-х гг. (“пустынный период” в динамике пастбищ Калмыкии) и вплоть до 2010-х гг., полуденные песчанки обитали во всех трех зонах. На западе (на основном полигоне) мы регистрировали ее практически во всех точках, а ее плот-

ность достигала 30–40 особей/га (Шилова и др., 2000). В середине 2010-х, в результате остепнения ее численность здесь резко снизилась, жилыми остались единичные поселения, а в 2017 она полностью исчезла из западной зоны (Tchabovsky et al., 2016, 2019): единственное здесь и ближайшее к основному полигону жилое поселение находилось в 50 км к востоку, на восточной границе буферной части западной зоны. Восточная зона оставалась заселенной все эти годы.

Население восточной зоны мы считаем материнскими популяциями резидентов (популяции-источники, source populations), а население западной зоны (основной полигон и буферную часть) — волной расселения и экспансии популяции колонистов. К популяции колонистов относили зверьков из новых поселений, которые возникли в текущий сезон (весна—осень).

Процедура учетов

Учеты проводили в середине сентября—начале октября, в конце репродуктивного сезона, который длится с марта по октябрь. Процедура учетов включала три основных метода:

1) Для анализа динамики численности и распределения песчанок на основном полигоне западной зоны проводили учеты, отлавливая зверьков на шести стационарных линиях ловушек (50–100 ловушек через 5 м), расположенных в разных местообитаниях:

- посадки кандыма по бугристым закрепленным пескам;
- вейниковые сообщества по бугристым пескам;
- злаково-попынная полупустыня на супесчаных почвах;
- полынный по краю такыра;
- песчаннопопынно-разнотравные сообщества в массиве закрепленных песков;
- заросли тамариска по грядовым пескам.

Структура растительности и микрорельеф в местах расположения линий менялись в течение периода наблюдений вслед за изменениями ландшафта. Здесь мы не приводим описания этих изменений, поскольку это выходит за рамки работы. Общие тренды в динамике растительности можно найти в другой нашей работе (Суркова и др., 2022).

Учеты проводили непрерывно с 1994 по 2022 г. Подробности методики стационарных учетов описаны в других работах (Tchabovsky et al., 2016, 2019). До 2017 г. отловы проводили давилками Геро (приманка — хлеб, смоченный в нерафинированном подсолнечном масле), далее и по насто-

ящее время мы используем живоловки конструкции Н.А. Щипанова (Щипанов, 1987) с приманкой из семян подсолнечника, чтобы не вмешиваться в процесс колонизации местообитаний. Предварительно мы показали высокую сопоставимость учетов ловушками Геро и живоловками. При помощи общего дискриминантного анализа мы сравнили уловистость в давилки и живоловки, расположенные в одних и тех же местообитаниях, в зависимости от пола, возраста и массы тела песчанок. Анализ не выявил различий в уловистости в целом (лямбда Уилкса = 0.9, $p = 0.08$), а также отдельно для всех факторов и их взаимодействий ($p > 0.1$ во всех случаях). Доля правильных численностей составила всего 62%.

2) Для анализа распространения песчанок и продвижения их ареала, начиная с 2017 г. обследовали все ключевые участки в западной зоне (зона расселения популяции колонистов — 29 точек) и восточной зоне (материнская популяция резидентов — 15 точек). На каждом участке мы подсчитывали количество отверстий нор песчанок в полосе шириной 5 м на каждые 100 м маршрута общей длиной 500 м, регистрируя таким образом пространственное распределение занятых и незанятых местообитаний на всей области мониторинга.

3) Для сравнительного анализа индивидуальных и популяционных показателей в западной и восточной зонах, начиная с 2017 г., песчанок отлавливали в местах их обнаружения, расставляя ловушки у отверстий нор. Отловы на стационарных линиях ловушек (пункт 1) за 2017–2022 гг. использовали как источник дополнительных данных.

Исследуемые показатели и анализ

У каждой песчанки при отлове определяли массу тела, наличие блох при визуальном осмотре, пол, возраст, репродуктивный статус (размер семенников у самцов, состояния влагалища и сосков у самок). Зверьков метили индивидуально путем отрезания фаланги пальца — образец для будущего генетического анализа. Индивидуальное мечение позволяло исключать из выборки повторные отловы. На основе полученных данных оценивали (1) размер тела и физическое состояние (по массе тела), (2) зараженность блохами (для 2021 и 2022 гг. — ранее эти данные не собирали), (3) возрастную и (4) половую структуру популяции, а также (5) интенсивность размножения.

В качестве показателя численности песчанок на каждом ключевом участке использовали количество пойманных зверьков в пересчете на 100 ловушек за сутки (уловистость). Для описания мно-

голетней динамики численности в западной зоне (1994–2022) данные по 6 стационарным участкам за каждый год усредняли и логарифмировали. Динамику распределения песчанок описывали по количеству занятых местообитаний за каждый год наблюдений. Для того чтобы оценить равномерность распределения по местообитаниям, использовали коэффициент вариации численности между разными местообитаниями. Для описания движения ареала использовали динамику по годам доли местообитаний, занятых песчанками в западной и восточной зонах.

Для описания возрастной структуры условно выделили три весовые категории песчанок, соответствующие трем возрастам: взрослые (>35 г), полувзрослые (25–35 г) и молодые (<25 г). Масса тела песчанок — хороший показатель их биологического и физиологического возраста (Омаров и др., 2015; Tchabovsky et al., 2019). Молодые зверьки в этой работе — это детеныши последней, осенней, генерации до нательного расселения, они представляют местное население, тогда как взрослые и полувзрослые могут быть как резидентами, так и иммигрантами. Интенсивность размножения оценивали по двум показателям: (1) доле молодых песчанок в популяции и (2) фертильности самок — количестве молодых, приходящихся на одну взрослую самку.

Для статистического анализа данные нормализовали: доли разных возрастных групп в составе населения — при помощи арксинус-трансформации ($\arcsin(\sqrt{x})$), а показатель фертильности (количество молодых на взрослую самку) — путем извлечения квадратного корня. Статистический анализ данных был выполнен в программе Statistica 8.0 (StatSoft, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Популяционная динамика

Популяция полуденных песчанок на основном полигоне в западной зоне демонстрировала нестационарную динамику, в которой можно выделить четыре устойчивых режима с резкими переходами между ними: высокой численности (1994–2002), низкой численности (2003–2016), коллапса (2017–2020) и восстановления (2021–2022) (рис. 1А). В период высокой численности песчанки были распространены практически повсеместно, а их распределение по местообитаниям было достаточно равномерным, на что указывает низкий коэффициент вариации (рис. 1Б). В период низкой численности количество занятых местообитаний сократилось, а распределение песчанок стало значительно более неравномер-

ным — коэффициент вариации численности между разными местообитаниями резко вырос. В 2017 г. песчанки исчезли с территории основного полигона западной зоны, а появились снова лишь в 2021 г. и уже к 2022 г. быстро распространились по большинству местообитаний.

Расширение ареала

Заселение основного полигона песчанками в 2021 г., очевидно, связано с расширением ареала в западном направлении, которое началось в 2018 г. (рис. 2). Уже к 2022 г. большинство местообитаний во всей западной зоне было занято. В восточной зоне песчанки были распространены повсеместно на протяжении всего периода наблюдений.

Демографические параметры

Средняя масса тела в популяции колонистов на западе была значительно ниже, чем в материнской популяции на востоке (тест Стьюдента: $t = -3.9$, $p = 0.03$, рис. 3А). Однако по массе тела внутри возрастных категорий (взрослых и полувзрослых) с учетом пола зверька (эффект пола незначим: ANOVA: $F_{1,91} = 2.7$, $p = 0.1$) колонисты и резиденты не различались ($F_{1,91} = 0.29$, $p = 0.7$; эффект года, включенный как случайный фактор, был незначим $F_{3,91} = 0.8$, $p = 0.5$, рис. 3Б). На востоке, в материнской колонии, зараженность песчанок блохами в 2021 и 2022 гг. составляла 32% ($N = 19$) и 19% ($N = 42$), тогда как среди колонистов зараженных блохами зверьков практически не было: 0% ($N = 26$) и 1% ($N = 102$) (различия достоверны: $\chi^2 = 9.5$, $p = 0.02$ и 16.6, $p < 0.0001$ для 2021 и 2022 гг. соответственно). Популяция колонистов была значительно моложе: средняя по годам доля взрослых на недавно освоенных территориях на западе была значимо ниже (ANOVA: $F_{1,6} = 7.9$, $p = 0.03$), а молодых — значимо выше ($F_{1,6} = 6.8$, $p = 0.04$), чем в материнской популяции на востоке (рис. 3С). Доли полувзрослых зверьков не различались. Фертильность самок (среднее количество молодых на взрослую самку осенью) была значительно выше в популяции колонистов, чем в материнской популяции (ANOVA: $F_{1,6} = 7.9$, $p = 0.03$, рис. 3Д).

ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика популяции, расширение ареала и колонизация

Популяция полуденных песчанок на западной границе ареала в Калмыкии демонстрировала нестационарную динамику с резкими сменами ре-

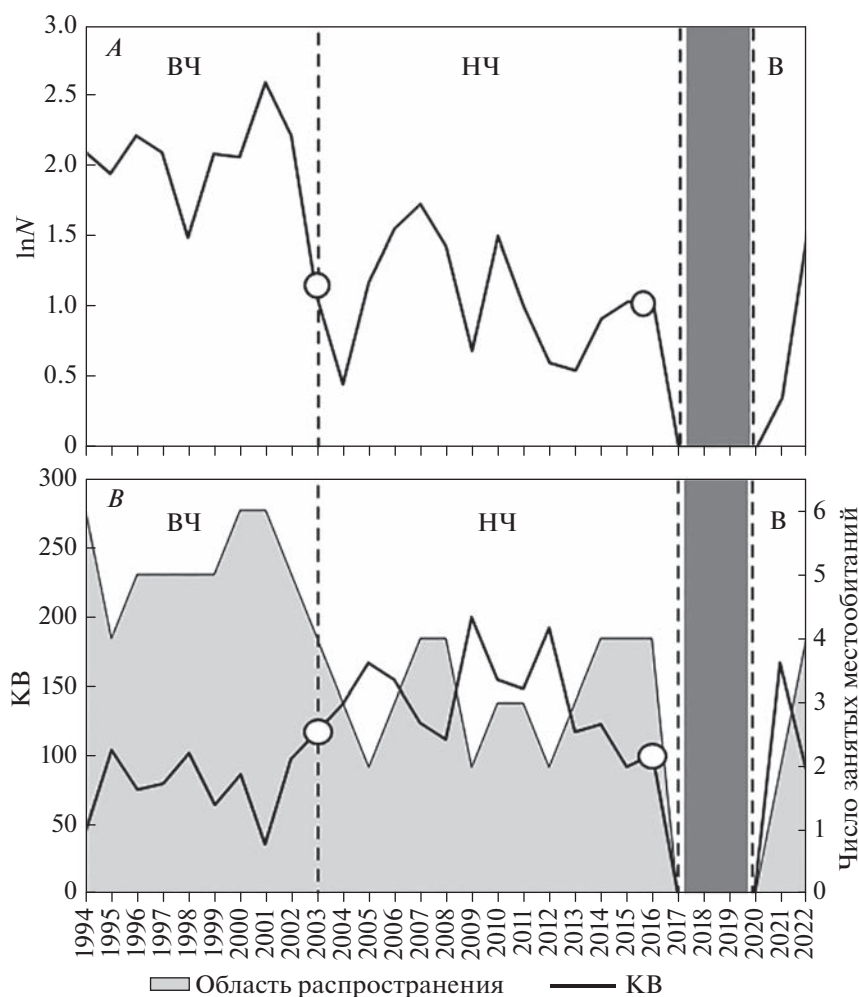


Рис. 1. Многолетняя динамика численности (А) (лог-трансформированный показатель уловистости на 100 ловушек — $\ln N$) и распределения (В) популяции полуденных песчанок на основном полигоне в западной зоне (на юго-западе Черных земель). ВЧ — режим высокой численности, НЧ — низкой численности, В — восстановления. Темно-серой полосой выделен период (2017–2020), когда популяция находилась в режиме коллапса (численность равнялась нулю). KV — коэффициент вариации численности между разными местообитаниями.

жимов (рис. 1). Такую переходную (state-and-transition) пороговую динамику объясняют экологической упругостью (ecological resilience), свойственной многим биологическим системам (Holling, 1973). При постепенном воздействии внешнего фактора на систему (в нашем случае — при увеличении или снижении поголовья скота), она до поры до времени сохраняет устойчивое состояние, успешно “сопротивляясь” воздействию. Однако по достижении критического порога действия внешнего фактора система не выдерживает и скачкообразно переходит в новый устойчивый режим (Sudding, Hobbs, 2009). Сочетание разного уровня выпаса и разной частоты засух на пастбищах Черных земель порождает скачкообразные малопредсказуемые переходы в динамике попу-

ляций грызунов, и полуденной песчанки в частности (Tchabovsky et al., 2016, 2019).

Низкая численность, неравномерное распределение песчанок и сокращение доли занятых местообитаний в западной популяции в 2003–2016 гг. — результат отложенной по времени реакции песчанок на остепнение пастбищ в 1990–2000-е гг. — предсказывали надвигающийся коллапс популяции (Tchabovsky et al., 2016), который и произошел в 2017 г. (рис. 1). На протяжении следующих нескольких лет западная часть ареала песчанок на Черных землях оставалась незаселенной, несмотря на начавшиеся процессы опустынивания и появление пригодных пустынных местообитаний (Суркова и др., 2022). Мы объясняем задержку в реколонизации ранее покинутых

территорий на западе слабой связанностью фрагментированных местообитаний и низкой численностью: низкая, ниже критического порога, плотность на волне расселения может ограничивать рост популяции и ее распространение за счет эффекта Олли (Chuang, Peterson, 2016). Мы предполагаем, что, когда связанность местообитаний и численность превысили критический уровень (примерно к 2020 г.), популяция перешла в режим быстрого роста и стала расширяться на запад, где начала формироваться и распространяться все дальше популяция колонистов (рис. 2).

Особенности колонистов

Колонисты в среднем весили меньше, чем резиденты материнской популяции на востоке (рис. 3а). Меньшая масса тела может быть связана как с худшим физическим состоянием, так и с меньшим возрастом особей. Сравнение массы тела песчанок внутри половозрастных категорий не обнаружило различий (рис. 3б), следовательно, физические кондиции колонистов были не хуже и не лучше, чем у резидентов. Таким образом, наши данные не подтверждают представления о том, что расселяющиеся особи, и колонисты в их числе, обладают лучшим физическим состоянием или крупнее не расселяющихся сородичей (Garret, Franklin, 1988; Cote et al., 2010; Chuang, Peterson, 2016). Не были получены такие подтверждения и в ряде других работ (Clobert et al., 2009; Chuang, Peterson, 2016).

Меньший средний вес тела песчанок в популяции колонистов на западе по сравнению с этим показателем у обитателей материнской популяции на востоке (рис. 3а), очевидно, связан не с худшим их физическим состоянием, а с более молодым составом населения: среди колонистов доля взрослых песчанок была значительно ниже, а молодых песчанок выше, чем на востоке (рис. 3с). Эти данные соответствуют и более высокой фертильности самок-колонистов: количество молодых осенней генерации, приходящихся на одну самку на западе, было почти в пять раз выше, чем на востоке (в среднем по годам 1.52 против 0.33 для нетрансформированных данных, соответственно). Таким образом, на волне расселения полуденной песчанки мы не наблюдаем негативного эффекта низкой численности — эффекта Олли, — который мог бы сдерживать рост популяции и ее распространение.

Более высокая продуктивность колонистов может быть обусловлена как более интенсивным размножением, так и лучшей выживаемостью молодых. Оба эффекта теоретически вытекают из

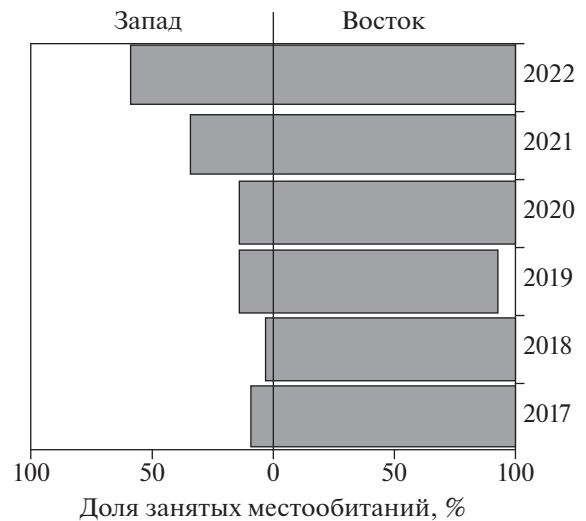


Рис. 2. Изменение доли занятых местообитаний (%) по годам в западной и восточной зонах по результатам учетов нор.

концепции плотно-зависимой регуляции численности, в т.ч. в применении к исследованиям процессов колонизации и расселения. Низкая плотность популяции на волне расселения может не только сдерживать (эффект Олли), но и стимулировать размножение, а также повышать выживаемость за счет ослабленной конкуренции (Chuang, Peterson, 2016). Кроме того, лучшей выживаемости молодых в зоне колонизации может способствовать меньший пресс хищников и паразитов, что считают одной из причин эмиграции животных из материнских популяций (Chuang, Peterson, 2016). Вне зависимости от причин, относительная молодость популяции полуденных песчанок-колонистов и высокая интенсивность размножения по сравнению с материнской популяцией объясняют ее быстрый рост и распространение (рис. 2).

В соответствии с ожиданиями песчанки-колонисты, осваивающие очевидно “чистые” от паразитов местообитания на западе, практически не были заражены блохами, в отличие от резидентов материнской популяции. Можно предположить, что колонисты освобождаются от блох “по дороге”, в процессе расселения. Блохи песчанок размножаются в гнездах своих хозяев: самки, напившись крови, перемещаются в подстилку гнезд, где уже откладывают яйца (так называемые “гнездовые блохи” — Иофф, 1941; Krasnov, 2008). Личинки остаются в гнезде, и вылупившиеся блохи покидают его только тогда, когда в нем появляется хозяин. Этот механизм может объяснить низкую зараженность колонистов блохами. Кроме

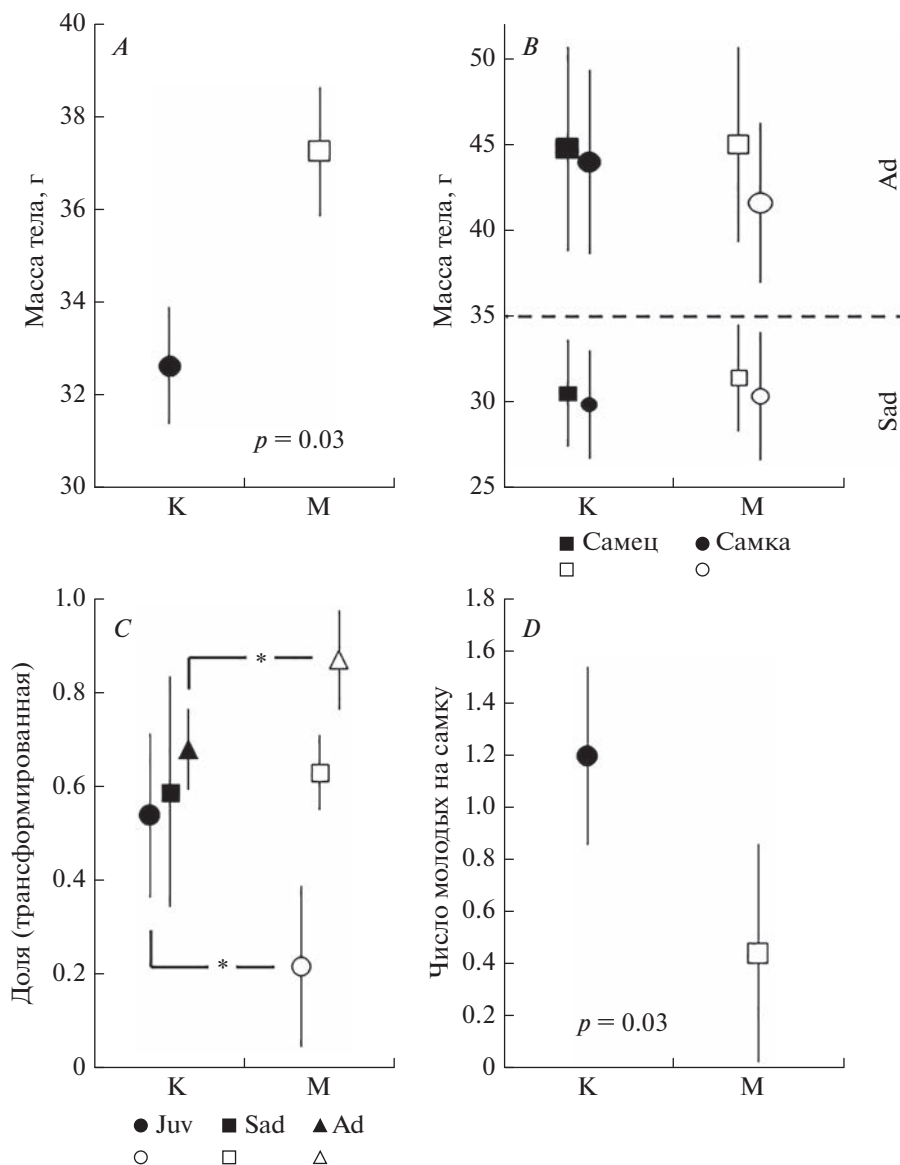


Рис. 3. Сравнительные показатели (среднее $\pm$ стандартное отклонение) полуденных песчанок в популяции колони-стов в западной зоне (К) и в материнской популяции в восточной зоне (М): А — средняя масса тела песчанок, В — масса тела взрослых и полувзрослых самцов и самок, С — доли молодых (Juv), полувзрослых (Sad) и взрослых (Ad) песчанок в населении (арксинус-трансформированные данные: $\arcsin(\sqrt{x})$), D — количество молодых на одну взрослую самку (трансформированные данные: корень (x)).

того, можно предположить, что расселяющиеся колонисты обладают более высоким неспецифическим иммунитетом, т.е. исходно не были заражены блохами. Вне зависимости от непосредственной причины, меньшая зараженность блохами колонистов, очевидно, повышает их приспособленность. Наконец, низкая зараженность песчанок блохами на волне расселения и во вновь сформировавшихся колониях препятствует распространению и развитию эпизоотий чумы: для того чтобы на реколонизированных территориях восстановилась паразитарная система “микроб—

блоха—хозяин”, должно пройти время. Все в целом должно снижать паразитарный и инфекционный пресс на колонистов, облегчая тем самым формирование, развитие и дальнейшее распространение колоний. Однако по мере “взросления” колоний можно ожидать увеличения плотности, усиления конкуренции, пресса хищников и паразитов, а также интенсификации инфекционных процессов и эпизоотий. Это должно стабилизировать популяцию и сдерживать ее дальнейший рост и распространение.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны Д.В. Пожарискому, Я.А. Чабовской, Н.Л. Овчинниковой, А.В. Богатчук, Д.Б. Васильеву, В.С. Швед и другим нашим коллегам за помощь в сборе данных. Большую помощь в организации и проведении исследований оказали руководство и сотрудники государственного природного заказника “Степной” Астраханской обл. Мы благодарны рецензенту за ценные замечания к рукописи.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 22-14-00223, <https://rscf.ru/project/22-14-00223/>).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Варшавский С.Н., Попов Н.В., Варшавский Б.С., Шилов М.Н., Тихомиров Э.Л., Бугаков А.А., 1991. Изменение видового состава грызунов в Северо-Западном Прикаспии под влиянием антропогенных факторов // Зоологический журнал. Т. 70. № 5. С. 92–100.
- Дупал Т.А., 2005. Возможные причины вымирания желтой пеструшки на большей части плейстоценового ареала // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 110. № 4. С. 63–69.
- Иофф И.Г., 1941. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. Пятигорск: Пятигорское издательство. 116 с.
- Неронов В.В., Чабовский А.В., Александров Д.Ю., Касаткин М.В., 1997. Пространственное распределение грызунов в условиях антропогенной динамики растительности на юге Калмыкии // Экология. № 5. С. 369–376.
- Окулова Н.М., Хляп Л.А., Бидашко Ф.Г., Варшавский А.А., Гражданов А.К., Неронов В.В., 2014. Население грызунов Западно-Казахстанской области Республики Казахстан. Сообщение 2. Зоогеографическая характеристика // Аридные экосистемы. Т. 20. № 3. С. 70–78.
- Омаров К.З., Омаров Р.Р., Магомедов М.Ш., 2015. Состояние популяции и особенности питания полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) в Северо-Западном Прикаспии // Вестник Дагестанского научного центра РАН. № 58. С. 15–18.
- Ралль Ю.М., 1939. Введение в экологию полуденных песчанок // Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. Т. 18. № 3–4. С. 41–56.
- Суркова Е.Н., Кулик А.А., Кузнецова Е.В., Базыкина С.Г., Савинецкая Л.Е., Чабовский А.В., 2022. Черные земли Калмыкии: пустыня возвращается? // Природа. № 8. С. 13–20.
- Формозов А.Н., 1936. К вопросу о вымирании некоторых степных грызунов в позднечетвертичное и историческое время // Зоологический журнал. Т. 17. С. 260–270.
- Шилова С.А., Чабовский А.В., Исаев С.И., Неронов В.В., 2000. Динамика сообщества и популяций грызунов полупустынь Калмыкии в условиях снижения нагрузки на пастбища и увлажнения климата // Известия РАН. Серия биологическая. № 3. С. 332–344.
- Щупанов Н.А., 1987. Универсальная живоловка для мелких млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 66. № 5. С. 759–761.
- Bowler D.E., Benton T.G., 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics // Biological Reviews. V. 80. № 2. P. 205–225.
- Chuang A., Peterson C.R., 2016. Expanding population edges: theories, traits, and trade-offs // Global Change Biology. V. 22. № 2. P. 494–512.
- Clobert J., Massot M., Le Galliard J.F., 2012. Multi-determinism in natal dispersal: the common lizard as a model system // Dispersal Ecology and Evolution. Baguette M., Benton T.G. (Eds). Oxford: Oxford University Press. P. 29–40.
- Clobert J., Le Galliard J.F., Cote J., Meylan S., Massot M., 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations // Ecology Letters. V. 12. № 3. P. 197–209.
- Cote J., Clobert J., Brodin T., Fogarty S., Sih A., 2010. Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 365. № 1560. P. 4065–4076.
- Courchamp F., Clutton-Brock T., Grenfell B., 1999. Inverse density dependence and the Allee effect // Trends in Ecology and Evolution. V. 14. № 10. P. 405–410.
- Debeffe L., Morellet N., Bonnot N., Gaillard J.M., Cargnelutti B., Verheyden-Tixier H., Vanpé C., Coulon A., Clobert J., Bon R., Hewison A.J.M., 2014. The link between behavioural type and natal dispersal propensity reveals a dispersal syndrome in a large herbivore // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 281. № 1790. P. 20140873.
- Garrett M.G., Franklin W.L., 1988. Behavioral ecology of dispersal in the black-tailed prairie dog // Journal of Mammalogy. V. 69. № 2. P. 236–250.
- Gauffre B., Petit E., Brodier S., Bretagnolle V., Cosson J.F., 2009. Sex-biased dispersal patterns depend on the spatial scale in a social rodent // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 276. № 1672. P. 3487–3494.
- Hanski I.A., Gaggiotti O.E., 2004. Metapopulation biology: past, present, and future // Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations. Hanski I.A., Gaggiotti O.E. (Eds). San Diego: Academic Press. P. 3–22.
- Holling C.S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. // Annual Review of Ecology and Systematics. V. 4. № 1. P. 1–23.
- Holt R.D., 2003. On the evolutionary ecology of species' ranges // Evolutionary Ecology Research. V. 5. № 2. P. 159–178.
- Krasnov B.R., 2008. Functional and Evolutionary Ecology of Fleas: A Model for Ecological Parasitology. Cambridge: Cambridge University Press. 610 p.
- Kokko H., López-Sepulcre A., 2006. From individual dispersal to species ranges: perspectives for a changing world // Science. V. 313. № 5788. P. 789–791.
- Li X.Y., Kokko H., 2019. Sex-biased dispersal: a review of the theory // Biological Reviews. V. 94. № 2. P. 721–736.

- Myers J.H., Krebs C.J., 1971. Genetic, behavioral, and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *Microtus ochrogaster* // Ecological Monographs. V. 41. № 1. P. 53–78.
- Nanova O., 2014. Geographical variation in the cranial measurements of the midday jird *Meriones meridianus* (Rodentia: Muridae) and its taxonomic implications // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. V. 52. № 1. P. 75–80.
- Nanova O.G., Lebedev V.S., Matrosova V.A., Adiya Y., Undrakhbayar E., Surov A.V., Shenbrot G.I., 2020. Phylogeography, phylogeny, and taxonomical revision of the Midday jird (*Meriones meridianus*) species complex from Dzungaria // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. V. 58. № 4. P. 1335–1358.
- Rajora O.P. (ed.), 2019. Population Genomics: Concepts, Approaches and Applications. Cham: Springer. 839 p.
- Ronce O., 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. P. 231–253.
- Sage R.F., 2020. Global change biology: A primer // Global Change Biology. V. 26. № 1. P. 3–30.
- Shenbrot G.I., Krasnov B.R., Rogovin K.A., 1999. Spatial Ecology of Desert Rodent Communities. Berlin: Springer. 292 p.
- Sih A., Bell A., Johnson J.C., 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview // Trends in Ecology and Evolution. V. 19. № 7. P. 372–378.
- StatSoft Inc., 2007. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. <http://www.statsoft.com>
- Suding K.N., Hobbs R.J., 2009. Threshold models in restoration and conservation: a developing framework // Trends in Ecology and Evolution. V. 24. № 5. P. 271–279.
- Surkova E., Popov S., Tchabovsky A., 2019. Rodent burrow network dynamics under human-induced landscape transformation from desert to steppe in Kalmykian rangelands // Integrative Zoology. V. 14. № 4. P. 410–420.
- Tchabovsky A., Savinetskaya L., Surkova E., 2019. Breeding versus survival: proximate causes of abrupt population decline under environmental change in a desert rodent, the midday gerbil (*Meriones meridianus*) // Integrative Zoology. V. 14. № 4. P. 366–375.
- Tchabovsky A.V., Savinetskaya L.E., Surkova E.N., Ovchinnikova N.L., Kshnyasev I.A., 2016. Delayed threshold response of a rodent population to human-induced landscape change // Oecologia. V. 182. № 4. P. 1075–1082.

RANGE EXPANSION AND POPULATION PATTERNS ON THE WAVE OF COLONIZATION: THE MIDDAY GERBIL (*MERIONES MERIDIANUS* PALLAS 1773, MURIDAE, RODENTIA) IN KALMYKIA TAKEN AS A MODEL

A. V. Tchabovsky¹*, E. N. Surkova¹, L. E. Savinetskaya¹, A. A. Kulik²

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

²Elista Plague-Control Station, Elista, 358000 Russia

*e-mail: tiusha2@mail.ru

The mechanisms of species dispersal and colonization that drive the process of range expansion have always been in the focus of fundamental ecology. Normally, species ranges change slowly, but human activities through global processes (landscape transformations, climate warming, and biological invasions) have speeded up changes in species distributions, thus providing opportunities to observe and study range shifts in real time. In Kalmykia, southern European Russia, human-induced landscape transformations from desert to steppe and vice versa, allowed us to study the colonization process as a result of range expansion in the desert-dwelling rodent, Midday gerbil (*Meriones meridianus*). We studied the population dynamics, demographic characteristics of gerbils, their physical conditions, and infestation with fleas on the wave of colonization compared to the source population. We found that, during recent years, the species range has been rapidly expanding to the west, where gerbils have formed new colonies. The colonists differed significantly from the residents of the source population in a lower average body weight, this being associated not with the poorer physical condition, but with age structure: the fertility rate of female colonists was much higher, and the population of colonists was much younger, compared to the source population. In addition, colonists were much less infested with fleas. Our findings indicate that the population of colonists on the wave of colonization does not experience the negative effects of low numbers, whereas the age structure and high reproductive rate of the younger population accounts for its rapid growth and expansion.

This research was supported by the Russian Science Foundation (project number 22-14-00223, <https://rscf.ru/project/22-14-00223/>).

Keywords: rodent, species range, colonization, demographics, sex-age structure, reproduction