

14. Page V. W. Leaf anatomy of *Streptochoaeta* and the relation of this genus to the bamboos // Bull. Torr. Bot. Club. 1947. Vol. 74. N. 3. P. 232–239.
15. Possingham J. V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta. 1969. Vol. 86. N. 2. P. 186–194.
16. Renvoize S.A. A survey of leaf-blade anatomy in grasses. V. The bamboos allies // Kew Bull. 1985. Vol. 40. N. 3. P. 509–535.
17. Soderstrom T. R., Ellis R. P. The position of bamboo genera and allies in system of grass classification // Grass Systematics and Evolution Smithsonian Institution Press. Washington, 1987. P. 225–238.
18. Soderstrom T. R., Ellis R. P., Judziewicz E. J. The *Phareae* and *Streptogyneae* (*Poaceae*) of Sri Lanka: a morphological-anatomical study. Smithsonian Cont. Bot. 1987. N. 65. 27 p.
19. Vieira R. C., Gomes D. M. S., Sarahyba L. S., Arruda R. C. O. Leaf anatomy of three herbaceous bamboo species // Braz. J. Biol. 2002. Vol.62, № 4b. P. 907–922.

УДК 599
ББК 28.693.36

*В. Е. Кирилюк,
Е. Ю. Звычайная*

Поведение матери и детеныша монгольского дзерена (*Procapra gutturosa*)

Статья посвящена исследованию социального, материнского и детского поведения и активности дзерена (*Procapra gutturosa* Pall., 1977) в различных по численности группировках. Исследования показывают, что роды происходят, как правило, в период между 10 июня и 15 июля, но их сроки изменяются от года к году. Самки уединяются за один-три дня до родов и еще от двух дней до двух-трех недель живут вне связи с другими особями стада, выкармливая детенышей. Показан стремительный рост развития детенышей дзерена, а также описаны черты социальной дифференциации у разных полов.

Ключевые слова: копытные, дзерен, поведение, активность, взаимоотношение матери и детеныша.

*V. E. Kirilyuk,
E. Yu. Zvichainaya*

Mother-Child Behavior of Mongolian Gazelle (*Procapra gutturosa*)

Maternal and infant behavior and activity of Mongolian gazelle (*Procapra gutturosa*) in various in number groupings have been discussed in the article. Females seclude themselves for 1–3 days before confinement, and for another two-three weeks live isolated from the rest of the herd protecting and feeding the baby gazelle. Decrease of gregariousness caused by these factors is of higher amplitude and shorter duration in large groupings, and of lower amplitude but longer duration in small groupings. Isolation period for young lasts for 2–3 days, then fast socialization of a young begins. From the age of 7–8 days the young have a rest nearby the females and other members of the group, and in large groups they move together with the herd over long distances. From the age of 4 months and half, and sometimes at the age of a year, they stop to follow the females, opposite sexes display signs of social differentiation.

Key words: ungulates, Mongolian gazelle, behavior, activity, mother-child relationship.

Период родов – один из важнейших этапов в жизни животных. Знание особенностей поведения самок в период отела, а также развития социального поведения у детенышей высокостадных копытных, к каким относится монгольский дзерен (*Procapra gutturosa* Pallas, 1777), имеет большое теоретическое и практическое значение.

Материалы и методы. Исследования проведены как на периферии ареала дзерена в местообитании не крупной группировки, ведущей оседлый образ жизни, так и в центральной части ареала, где размещаются многочисленные мигрирующие группировки. На периферии ареала – в охранной зоне Даурского заповедника – наблюдали группу дзеренов, входящую в состав североулдинской группировки – одной из самых северных в ареале [3]. Численность группировки за годы наблюдений колебалась от 400 до 1600 голов, плотность размещения самок в районах отела составляла в среднем 2–4 ос./км², увеличиваясь на отдельных участках до 5–10 самок/км². Наиболее продолжительные наблюдения здесь провели в 2002 г. – с 25 июня по 3 августа. Отрывочные исследования материнского поведения и активности самки и детеныша проводили в 2001 и 2003 гг., а социальный состав и сроки отела отслежены с 1994 по 2007 гг.

В центральной части ареала, характеризующейся оптимальными условиями обитания и высокой плотностью населения, наблюдения проводили в крупных «родильных домах» яхийнурской (2000–2001 гг.) и матадской группировок (1999 г.), занимающих соответственно территории к северу и югу от р. Керулен в Монголии и насчитывающих более ста–двухсот тысяч особей каждая. Средняя плотность размещения самок в период отела в центральной части «родильных домов» этих группировок достигала 100–300 ос./км².

Визуальные наблюдения за поведением и активностью самок и детенышей проводили в светлое время суток с возвышенностей с помощью телескопа (15–60*). Расстояние до животных составляло 0,4–1,5 км, чаще – 0,5–1 км. Дзерены в этих условиях не реагировали на присутствие человека, поэтому их поведение было естественным. Значительное удаление во многих случаях позволяло выделить лишь основные типы активности: «лежит», «стоит», «идет», «пасется», «бежит». Когда животные были относительно близко – выделяли дополнительные типы активности: комфортное поведение (чистки, почесы), урикации, ориентировочную реакцию самок во время пастьбы, игру у детенышей; а также регулярно регистрировали расстояние между матерью и детенышем. Применяли два метода регистрации данных. Для отдельных животных и самок с детенышами использовали метод сплошного протоколирования, для групп – метод временного сканирования (каждые одну, три или десять минут регистрировали количество животных с тем или иным типом активности). Общая продолжительность наблюдений составила более 400 ч. Данные обрабатывались с помощью программ Microsoft Excel и Statistica 6.0.

Время родов детенышей первоначально определяли по поведению самок и их внешним признакам – беременность у дзерена легко идентифицируется по размерам и форме живота. В последующие дни при определении возраста детенышей ориентировались на их матерей, которые несколько дней оставались вблизи места родов. По истечении одной–полутора недель возраст детенышей принимали как средний среди сородичей в зоне наблюдения. С двух–трех до семи–восьми дней ошибка в определении возраста увеличивалась от одних до двух–трех суток, а в последующие две–три недели наблюдений, из-за усреднения, составляла около четырех–пяти дней. Несмотря на значительную погрешность, исследования позволили воссоздать общую картину развития детеныша на воле в первый месяц после рождения.

В различных по размерам группировках в разные годы фиксировали изменения стадности, доли беременных и яловых самок в течение периода отела. Кроме этого, отслеживали перемещения двух взрослых самок и 14 детенышей, помеченных в возрасте от нескольких часов до двух суток. Для радиотелеметрических наблюдений использовали аппаратуру фирмы Advanced Telemetry System.

Результаты и их обсуждение.

Сроки родов. По наблюдениям 1998–2010 гг., почти все самки (более 99 %) рожали в период между 10 июня и 15 июля, и очень немногие позже. Внутри этого периода сроки родов незначительно меняются от года к году и отличаются в разных группировках. Продолжительность периода отела в данный сезон и в данной группировке, за редким

исключением, не превышает трех недель. Пик родов, во время которого телятся 80 % самок, занимает еще меньше времени. В окрестностях Даурского заповедника в 1994–2007 гг. наиболее интенсивный период отела приходился на 20 июня – 6 июля, в последние годы с некоторым смещением на более ранние сроки. В 1998 г. в матадской группировке (Шаллер, неопубл. данные) и в 1999–2000 гг. в матадской и яхийнурской группировках 80 % самок рожали в течение 7–12 дней. Например, в матадской группировке с 22-го по 28-е июня 1999 г. родило примерно 79 % самок. Пик родов в яхийнурской группировке в 2000 г. растянулся с 25 июня по 6 июля (рис. 1).

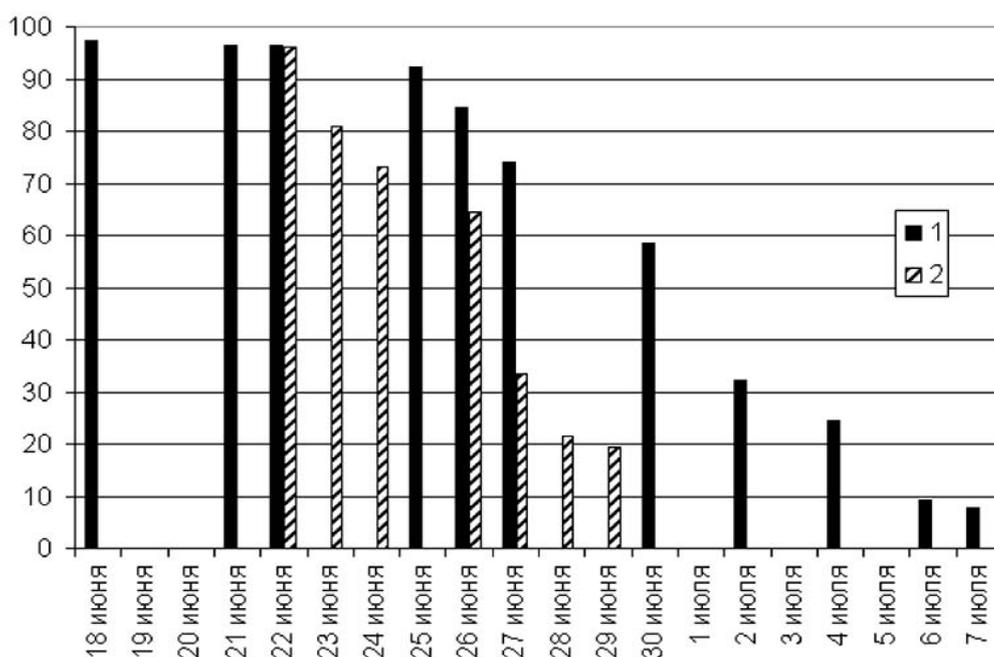


Рис. 1. Изменение доли (%) стельных самок в 2000 г. в яхийнурской (1) и в 1999 г. в матадской (2) группировках дзерена (*Procapra gutturosa*)

Поведение и активность участвующих в размножении самок. К началу родов самки отделяются от стада и держатся сначала небольшими группами, а затем по одной. В крупных группировках отделение самок происходит стремительней и заметней, чем в малочисленных периферийных, о чем свидетельствуют данные о динамике стадности. Например, в яхийнурской группировке в 1999 г. средняя величина стада с 1557 ос. ($n = 39$) 11–13 июня снизилась до 109 ос. ($n = 143$) 14–16 июня и до 4,8 ос. ($n = 199$) 27–28 июня – в пик отела. В 2001–2006 гг. в Даурском заповеднике, где размещаются две периферийные группировки, средний показатель стадности составил в мае – 8 ос., в июне – 6,2 ос., в июле – 6,2 ос., в августе – 23,6 ос. ($113 < n > 337$), а непосредственно в период отела снижался до 3,5–4,5 ос.

Даже в центре крупных «родильных домов» при видимой скученности большого числа самок каждая из них по мере приближения родов уединяется и ведет обособленный образ жизни. Одна из двух помеченных самок из яхийнурской группировки жила в одиночку, если не считать детеныша, в течение двух, а вторая в течение пяти дней. До и после этого самки находились в составе групп. Но и та из меченых самок, которая на второй день после родов начала присоединяться к соседним самкам, делала это лишь периодически, обычно на время пастбы, не упуская из вида место лежки детеныша. Процесс уединения самок для родов и выращивания детенышей в первые дни их жизни прослеживается в возрастающей доле одиночных самок в составе и малых и крупных группировок (табл.)

Изменение доли одиночных взрослых самок в период интенсивного отела в хийннурской группировке в 2000 г.

Дата	26 июня	27 июня	30 июня	2 июля	4 июля	6 июля	7 июля
Одиночных самок, %	4,9	2,2	11,2	14,9	16,8	26,4	18,3
Всего самок, ос.	593	367	481	417	358	280	142

В Даурском заповеднике самки начинали уединяться обычно не менее чем за 2–3 дня до родов, а после родов не присоединялись к другим взрослым еще по меньшей мере 6–8 дней. Однако в малочисленных и, реже, в многочисленных группировках всегда есть небольшая часть самок, которые после родов живут с детенышем, не присоединяясь к сородичам две–четыре недели и более.

Для отела самки обычно выбирают пониженные, но сухие участки с более высокой травой, хотя в крупных скоплениях в пределах зоны с высокой плотностью особей размещаются во всех типах летних стаций обитания и рельефа, предпочитая участки с более мозаичной растительностью и избегая крутых склонов и других неудобных мест.

Самки дзерена не очищают и не утаптывают площадку для родов. Из отмеченных нами восьми случаев отела в трех из них самки рожали лежа, в пяти – стоя. Почти сразу же после появления на свет новорожденного самка его облизывает, но послед обычно не съедает, что привлекает в «родильные дома» мелких наземных хищников, воронов и чаек.

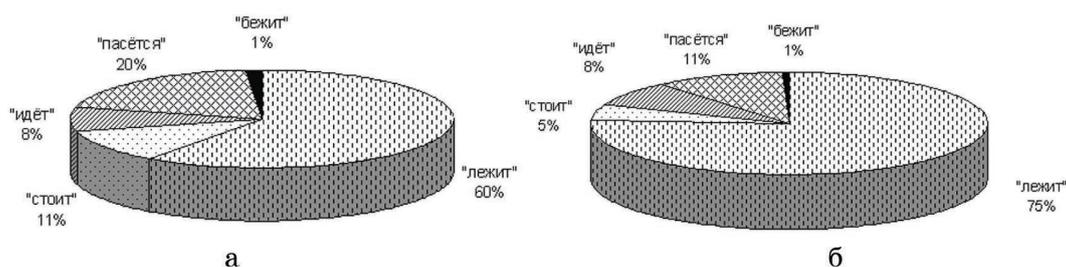


Рис. 2. Активность лактирующей самки в присутствии (а) и в отсутствии (б) детеныша

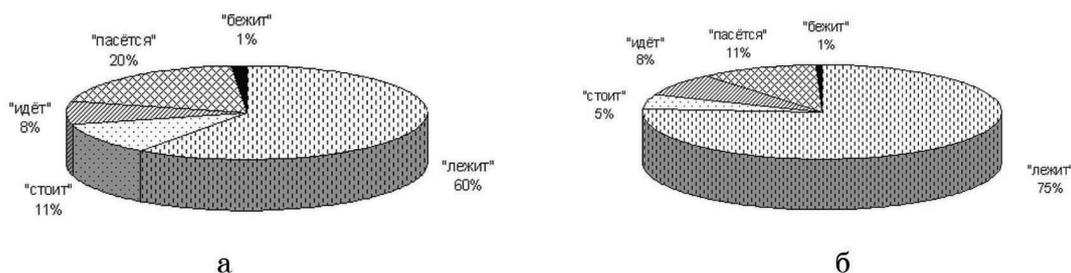


Рис. 3. Бюджет дневного времени лактирующих самок (а) и самок без детенышей (б)

Активность родившей самки во многом обусловлена такими новыми типами поведения, как кормление, воспитание и защита детеныша, и значительно отличается от активности яловых или стельных самок и самцов. Например, самка, имевшая двухдневного детеныша, затрачивала 70 % дневного времени на отдых (лежала), 25 % времени была активна одна и 5 % – вместе с детенышем. Для иллюстрации изменений, происходящих в активности самки при общении с детенышем и без него, приведены две диаграммы (рис. 2). Следует обратить внимание на тот факт, что возрастание удельной доли активности «стоит» при появлении детеныша подразумевает в большинстве случаев ориентировочную реакцию самки: напряженную позу, высоко поднятую голову, «наостренные» уши, внимательный взгляд и т. д. У лактирующих самок по сравнению с другими в среднем увеличено время

пастьбы и время, затраченное на активность «стоит», т.е. на «общую ориентировочную реакцию». Эти различия достоверны. Для их иллюстрации приведены данные за 53 ч наблюдения, из них 38 ч – за 6 кормящими самками и 15 ч – за 4 самками без детенышей (рис. 3). В обоих случаях все периоды светлого времени суток представлены в равной степени.

Суммарная активность лактирующих самок заметно выше, чем у самок без детенышей (яловых или еще не родивших) и в особенности самцов (рис. 4). Для сравнения использованы данные, полученные при наблюдении за 8 кормящими самками, 5 самками без детенышей и двумя самцами; на каждую особь затрачено от 3 до 14 ч наблюдений.

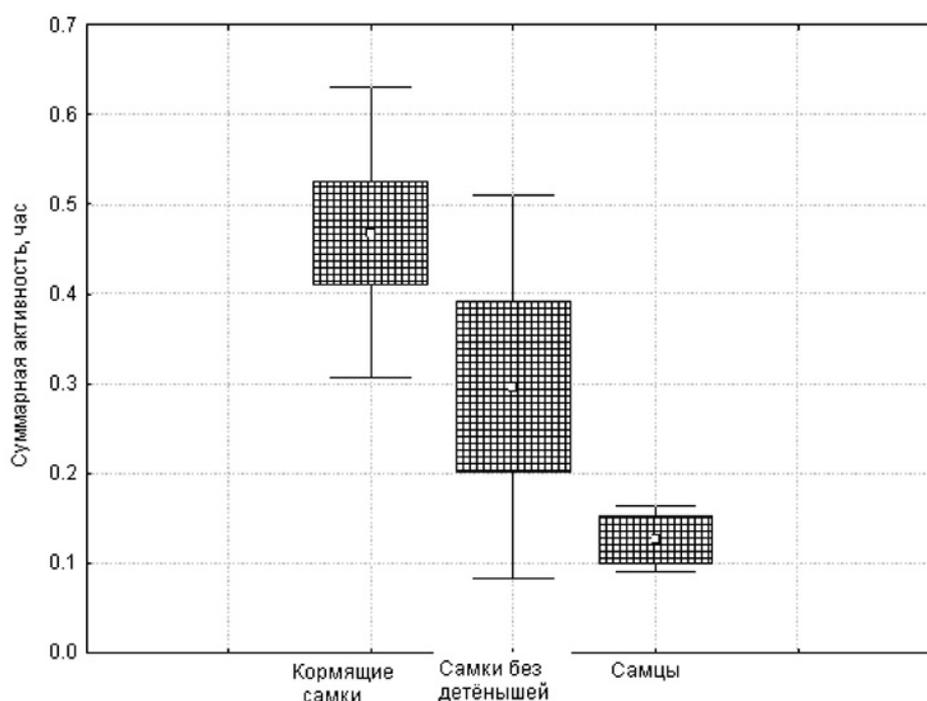


Рис. 4. Общая активность животных

Во время отдыха детеныша самка находится на некотором удалении от него, в первые дни это расстояние составляет 40–400 м, чаще 50–200 м. Иногда самки оставляют детеныша на время посещения водопоя, который может находиться в нескольких километрах. При приближении опасности, например человека, самка часто заблаговременно убегает и издалека наблюдает за движением объекта опасности. Как только опасность минует, она возвращается к месту затаивания детеныша. Если же угроза детенышу исходит от орла или таких наземных хищников, как лисица, корсак, барсук, самка их атакует и вынуждает ретироваться. Низколетающего степного орла самка, догоняя, пытается ударить передними ногами.

Нередко, чтобы найти и накормить затаившегося детеныша, самке приходится его искать. Разыскивая дзереенку или приближаясь к известному месту его затаивания, самка проявляет повышенную осторожность: неспеша ходит, часто останавливаясь и оглядываясь по сторонам, перебегает с места на место, временами опускает голову и принохивается. На приближение к детенышу или его поиски в нормальной ситуации уходит обычно от 2–20 мин и до многих часов, если детеныша вдруг на месте не оказалось. Опираясь на визуальные наблюдения, можно сделать предположение, что самка при поиске детеныша в первую очередь обследует участок, на котором его оставила, реагирует на голос и в меньшей степени пытается обнаружить детеныша по запаху или увидеть. Однако такое впечатление может быть обманчивым – если обоняние, можно предположить, играет роль лишь при непосредственном приближении, ввиду слабого запаха, издаваемого новорожденным, то значение зрительного поиска выше, чем это кажется со стороны. Авторы неоднократно

сутствии тревожных стимулов общее перемещение матери с детенышем за время встречи невелико и составляет не более 100–200 м. Все время общения с детенышем самка постоянно оглядывает окрестности и, если замечает опасность, убегает вместе с малышом за ближайшую складку местности. При этом в ряде случаев детеныш, пробежав несколько десятков или сотен метров, на ходу падает в траву и затаивается. Очевидно, самка подает ему какой-то сигнал на затаивание, поскольку без самки он ведет себя иначе. Вспугнутый или застигнутый врасплох, например человеком или автомашиной, дзерененок сначала убегает на некоторое расстояние, потом постепенно переходит на шаг, может развернуться и побежать обратно, вновь увидеть опасность и вновь убежать. В конце-концов он спокойно ходит на виду у объекта опасности, выбирает место лежки и ложится.

Первые три недели детеныш всегда выступает инициатором сосания и в большинстве случаев завершает его. В начале 4-й недели иногда и самка начинает инициировать кормление, но завершает его она уже в большинстве случаев. Данные за весь период наблюдения разделены на два шестнадцатидневных интервала, в каждом из которых равное количество значений. В первый период детеныш завершает большинство кормлений с достоверностью $p = 0,0003$. Во второй период различия между самкой и детенышем не достоверны $p = 0,8908$ (по методу хи-квадрат).

На 3...4-й день детеныш начинает обучение пастьбе и проявляет новый вид активности – он ходит вслед за матерью, опуская голову к земле и приносясь, иногда обнюхивает и морду самки. На 5...6-й день дзерененок начинает пастись.

Когда детеныш устает, он отходит от самки, находит подходящее место и ложится. Самка ждет, пока детеныш уляжется, после чего еще некоторое время смотрит в его сторону, потом удаляется. Первые 6–7 дней после родов не было зафиксировано ни одного случая расположения лежки матери вблизи от лежки детеныша.

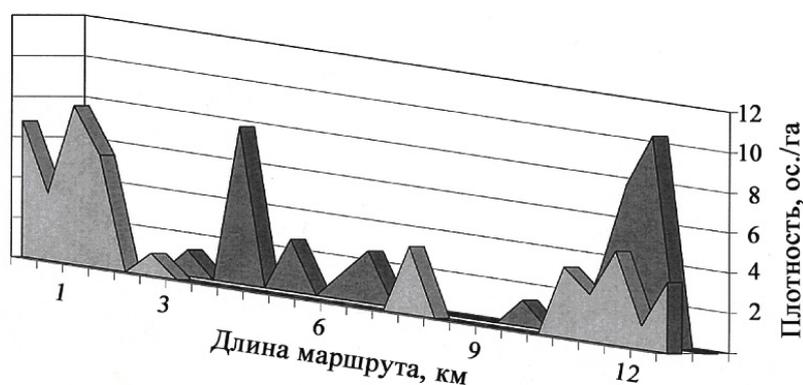


Рис. 7. Плотность распределения затаившихся детенышей дзерена на двух учетных маршрутах (яхийннурская и матадская группировки, 2000 г.)

Формирование социального поведения и переход к самостоятельной жизни. Первые 2–3 дня детеныш общается только с матерью. Позже во время «прогулок» он встречается со своими сверстниками и другими самками, что сопровождается образованием групп животных. В местах массовых родов после общения подросшие детеныши часто ложатся в стороне от взрослых, но недалеко друг от друга, а в некоторых случаях по двое. Со временем семьи сбиваются в более крупные группы, что хорошо прослеживается не только визуально – при их встрече, но и по результатам учета детенышей на трансекте (рис. 7). Затаившиеся малыши распределены неравномерно – территории с низкой плотностью сменяются участками, где плотность детенышей очень высокая – до 10 и более ос./1 га. В таких мини-скоплениях детеныши стимулируют друг друга своим видом и играми, поэтому

их активность частично синхронизируется. Происходит социализация поведения, «детские сады» молодняка, при этом нередко служат инициаторами образования маточных групп самок с детенышами. В остальных случаях самки по своей инициативе приводят детенышей в группы и стада.

Начиная с 7...8-дневного возраста детеныш часто отдыхает рядом с матерью или в группе животных, в которой находится мать, и постоянно следует за этой группой, хотя, как отмечалось выше, еще около 12 дней ему будет требоваться больше времени на отдых, чем взрослым. Примерно с недельного возраста в крупных «родильных домах» центральных группировок детеныши начинают перемещаться вместе со стадами взрослых, которые после небольшой задержки возобновляют кочевки, обусловленные сменой пастбищ. При этом стада преодолевают ежедневно несколько километров (первоначально до 4–5 км, затем – до 10 км и более). Как показывают радиотелеметрические наблюдения, в периферийных группировках разнонаправленная подвижность самок с детенышами и средний размер стада увеличиваются медленно – в течение двух–трех месяцев. Лишь после этого стадо, в которое они соберутся, может покинуть район отела.

Самки кормят детенышей от двух до пяти месяцев. Так, к началу сентября отмечены самки, у которых молоко уже не выделялось, а последних лактирующих самок встречали в конце ноября. В начале ноября – в возрасте четырех с лишним месяцев часть детенышей отделяется от самок, что прослеживается по формированию молодежной части стада и появлению групп, имеющих непропорционально большое количество сеголетков. Большинство же детенышей держится вместе с матерями до декабря – начала гона. Часть молодых после гона вновь присоединяется к самкам и живет, следуя повсеместно за ними, до весны. В начале весны в ходе весенней миграции формируются самцово-молодежные стада, в которых преобладают самцы, включая сеголеток. В редких случаях в июне–июле рядом с недавно родившей самкой находилась годовалая особь. Преимущественно это тоже были самки, но несколько раз встречены самцы. С большой долей вероятности можно предположить, что с самкой держались дети предыдущего года рождения.

Обсуждение. Период отела – важнейший этап в жизни животных. У высокостадного копытного, к которым относится монгольский дзерен, в это время происходят характерные для многих других стадных антилоп изменения в поведении и активности. Образ жизни, связанный с высокой подвижностью и скученностью животных, наложил отпечаток на развитие поведения и социализации у детенышей и привел к появлению у них некоторых важнейших адаптаций.

Рассмотрим наиболее важные результаты, характеризующие поведение дзеренов в период отела и развитие детенышей, с акцентом на взаимоотношении матери и детеныша.

Роды у дзерена проходят во второй половине июня – первой половине июля, сроки их по годам и в группировках несколько разнятся. Подавляющее большинство самок рожают в течение одной–двух недель. К началу отела стада распадаются, что связано с переходом стельных самок, у которых приближаются сроки родов, к одиночному образу жизни. В малочисленных группировках для отела самки распределяются более разреженно и живут с детенышами до объединения в маточные группы существенно дольше, чем в крупных «родильных домах». Очевидно, при малой численности для выживания потомства перво-степенное значение имеет скрытность, а в больших скоплениях – высокая концентрация детенышей.

После родов самка проявляет повышенную осторожность, особенно в присутствии детеныша, а в целом намного более активна, чем самки без детенышей и тем более самцы. Облизав и покормив новорожденного, самка покидает его. Первые четыре дня она навещает детеныша 3–5 раз за светлое время суток, а остальное время находится на удалении 40–400 м, внимательно осматривая окрестности. В случае появления опасности, заблаговременно скрывается, что препятствует демаскировке новорожденного, или, если угроза исходит от орла или некрупного наземного хищника, атакует объект угрозы.

Приближается самка к детенышу очень осторожно, а в случае отсутствия его на месте, предпринимает длительный поиск, который, как правило, имеет благоприятный исход. При каждой встрече детеныш кормится 2–4 раза. Продолжительность одного общения самки с детенышем с первых по восьмые сутки постепенно возрастает. В отсутствии самки детеныш почти все время лежит. По истечении двух-трех суток жизни детеныши встречаются с другими особями, играют и могут затаиваться рядом со сверстниками, формируя «детские сады». С 7...8-дневного возраста отдыхают детеныши уже вблизи матерей и других членов группы. Формирование маточных групп может происходить как по инициативе самок, так и по инициативе детенышей, игры и общение среди которых ведет к постепенному объединению семей и появлению «детских садов». С этого же момента молодняк в крупных скоплениях вовлекается в значительные ежедневные перемещения. Синхронизация периодов активности самки и детеныша наступает примерно к 20-дневному возрасту последнего. Начиная пробовать растительную пищу с 5...6-дневного возраста, дзеренята остаются зависимыми от материнского молока в течение 2–5 месяцев. Социально связаны с матерями молодые дзерены еще дольше – от 4,5 месяцев до года.

Таким образом, с учетом имеющихся представлений о периодизации развития поведения новорожденных копытных [1; 2] развитие дзерена можно разделить на следующие важнейшие периоды:

- период новорожденности – от рождения до первого кормления и вылизывания детеныша матерью, продолжительность 1 ч;
- период изоляции (промежуточный) – до 2...3-х, в малочисленных группировках – до 7...8-дневного возраста;
- период затаивания – до 7...8-дневного возраста;
- период следования (социализации) – от 7...8-дневного возраста до 4,5...12 месяцев;
- ювенильный – до наступления половозрелости.

Для высокосоциального копытного, к которым относится монгольский дзерен, характерна минимизация периодов изоляции и затаивания. Это – одно из проявлений стремительного постнатального развития. Детеныши очень быстро развиваются и быстро переходят к ритму активности, сходному с ритмом активности взрослых. Этому способствует рождение самками, как правило, одного крупного детеныша. Названные адаптации помогают группировкам вида при высокой численности особей сократить время пребывания на одном месте, что предотвращает коренное нарушение растительного покрова, то есть кормовой базы. В связи с этим особого внимания заслуживает анализ всех иных адаптаций дзерена в сравнении с другими высокостадными копытными, помогающими добиться высокой выживаемости при низком уровне воспроизводства.

Список литературы

1. Баскин Л. М. Поведение копытных животных. М.: Наука, 1976. 295 с.
2. Espmark Y. Mother-Young Relations and Development of Behaviour in RoeDeer (*Capreolus capreolis*) // Vultrevy swedish wildlife. 1969. Vol. 6. № 6.
3. Кирилюк В. Е. Первые итоги и перспективы восстановления монгольского дзерена (*Procapra gutturosa*) в России. Чита: Экспресс-издательство, 2007. 36 с.