

**ПЛОТНОСТЬ АГРЕГАЦИЙ САЙГАКОВ (*SAIGA TATARICA*)
В СТЕПНОМ ЛАНДШАФТЕ**

**DENSITY OF SAIGA ANTELOPE (*SAIGA TATARICA*) AGGREGATIONS
IN THE STEPPE LANDSCAPE**

Каренина К.А., Серединская М.В., Гилёв А.Н., Березина Е.А.
Karenina K.A., Serebinskaya M.V., Giljov A.N., Berezina E.A.

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия
Saint-Petersburg State University, St Petersburg, Russia

E-mail: k.karenina@spbu.ru

Аннотация. Пространственная близость между особями одного вида может зависеть от многих факторов, к примеру, риска хищничества, особенностей распределения ресурсов в пространстве и внутривидовых взаимоотношений. У некоторых видов пространственные отношения особей образуют многоуровневую структуру. Это подразумевает наличие минимум двух уровней интеграции особей в пространстве: «основной единицы» – объединения отдельных особей и «верхнего уровня», представляющего собой объединение нескольких основных единиц. Многоуровневые сообщества описаны для представителей нескольких таксонов млекопитающих, хотя в целом малоизученны. Неизвестно, характерна ли многоуровневая структура сообществ для парнокопытных. Целью данного исследования являлась оценка дистанций между особями в агрегациях сайгаков (*Saiga tatarica*) и определение наличия многоуровневости их пространственной структуры. В результате анализа материалов аэросъёмки были определены дистанции между особями в агрегациях сайгака в степном ландшафте. Было обнаружено, что дистанций между особями на отдалении от водопоя и вблизи крупного водопоя значительно различались – на отдалении от водопоя плотность особей была выше. При более детальном анализе данных по агрегациям животных у водопоя, было обнаружено, что дистанции между особями, стоящими в воде, были больше, чем между животными, находящимися непосредственно на береговой линии и на берегу вблизи водопоя. Анализ распределения дистанций между особями показал наличие только одного выраженного пика, что не подтверждает наличия многоуровневой пространственной структуры в исследованных агрегациях сайгака.

Ключевые слова: агрегации, плотность, сайгак.

Abstract. The spatial proximity between individuals of the same species can depend on many factors, for example, the risk of predation, the distribution of resources in space and intraspecific relationships. In some species, the spatial relationships of individuals form a multi-level structure. This implies the presence of at least two levels of integration of individuals in space: a “basic unit” - an association of individuals and an “upper level”, which is an association of several basic units. Multilevel communities have been described for representatives of several mammalian taxa, although generally poorly studied. It is unknown whether a multi-level community structure is characteristic of artiodactyls. The purpose of this study was to assess the distances between individuals in saigas (*Saiga tatarica*) aggregations and determine the presence of a multi-level spatial structure. As a result of the analysis of aerial photography materials, the distances between individuals in saiga aggregations in the steppe landscape were determined. It was found that the distances between individuals away from a watering hole and near it differed significantly – at a distance from a watering hole, the density of individuals was higher. With a more detailed analysis of data on animal aggregations near a watering hole, it was found that the distances between individuals standing in the water were greater than between animals located directly on the shoreline and on the shore. Analysis of the distribution of distances between individuals showed the presence of only one pronounced peak, which does not confirm the presence of a multi-level spatial structure in the studied saiga aggregations.

Key words: aggregations, density, saiga antelope.

Введение. Пространственная близость между особями одного вида может зависеть от многих факторов, например, таких как риск хищничества, особенности распределения ресурсов в пространстве, тип конкурентных взаимоотношений внутри вида и тип активности животных [1]. Внешние угрозы, например хищники, способствуют снижению дистанции между особями, так как это снижает индивидуальные риски. В то же время, высокая плотность особей повышает конкуренцию за пищевые ресурсы, поэтому их ограниченность приводит к увеличению дистанции между особями [2].

Социальная система – это организация особей одного вида с определенной структурой. Если в такую систему будет вложено несколько уровней интеграции особей, мы увидим то, что называется многоуровневым сообществом [3]. Такое сообщество должно включать как минимум два уровня, один из которых называется «основная единица» и представляет собой тесную пространственную связь нескольких индивидов стабильную во времени и пространстве, а второй «верхний уровень» включает в себя структуру, состоящую из нескольких взаимодействующих между собой основных единиц. Остальные уровни могут присутствовать факультативно. Количество и сплоченность уровней в сообществе может варьировать. Основные единицы обычно имеют достаточно четкие границы, но особи из разных единиц могут иметь социальные связи друг с другом. Особи в многоуровневых сообществах обычно связаны какими-то общими ресурсами или совместным использованием пространства [3].

Многоуровневые сообщества встречаются в разных таксонах млекопитающих, хотя в целом достаточно редки. Впервые они были описаны в 1968 году [4] у гамадрилов (*Papio hamadryas*). Позднее многоуровневые структуры были обнаружены у других приматов, например, ангольских колобусов (*Colobus angolensis*) [5]. Многие виды, у которых были обнаружены многоуровневые сообщества относятся к китообразным, например кашалоты (*Physeter microcephalus* [6]) и афалины (*Tursiops truncatus* [7]). Среди наземных млекопитающих многоуровневые сообщества были обнаружены у саванных (*Loxodonta africana*) и азиатских слонов (*Elephas maximus*). Авторы исследования, которое сравнивало структуру сообществ азиатских, саванных и лесных слонов [8], предполагают, что чем меньше риски хищничества и антропогенного беспокойства, а также чем дисперснее распределены в пространстве ключевые для выживания ресурсы, тем слабее прослеживается наличие многоуровневой структуры в группах слонов.

Достаточно четкая двухуровневая структура сообществ существует в группах непарнокопытных, например равнинных зебр (*Equus burchelli*) [9] и монгольских куланов (*Equus hemionus luteus*) [10]. Тенденция к групповому уровню жизни прослеживается у различных видов парнокопытных, однако в основном сообщества этих животных характеризуются динамикой слияния-разделения [11]. На сегодняшний день, наличие многоуровневой структуры предполагается у жирафов (*Giraffa camelopardalis*), но только у самок, которые связаны общим использованием пространства. Этот вопрос требует дальнейших исследований, поскольку основные единицы в таких сообществах не имели постоянного состава [12]. Таким образом, до сих пор не ясно, существуют ли многоуровневые сообщества у парнокопытных.

Целью данного исследования являлась оценка дистанций между особями в агрегациях сайгаков (*Saiga tatarica*) и определение наличия многоуровневости их пространственной структуры. Для этого вида характерно образование крупных скоплений особей, а ряд характеристик условий его обитания способствуют образованию многоуровневой структуры. Во-первых, сайгак преимущественно обитает в открытых ландшафтах, а некоторые исследования показывают, что социальные животные, обитающие в открытых пространствах, в большей степени проявляют тенденцию к образованию многоуровневых сообществ, чем, например, представители тех же или близких видов в лесных биотопах [8]. Во-вторых, сайгак в исследованной нами популяции испытывает значительный пресс хищничества и подвержен антропогенному беспокойству [13], что также может способствовать образованию многоуровневых сообществ [6]. В-третьих, некоторые значимые для сайгака объекты, например водопой, редки и рассредоточены по большой территории, что создает условия для того, чтобы сайгаки с разных частей ареала группировались вблизи от них.

Материалы и методы. Для данной работы использовали материалы аэросъемки с помощью БПЛА на территории государственного природного заказника «Степной» Астраханской области. Использовали как фотографии, так и видеозаписи агрегаций сайгаков в степном ландшафте. В ходе работы с видеоматериалами из отдельных стоп-кадров создавали ортофотопланы при помощи программного обеспечения AgiSoft Metashape, которое последовательно сшивает кадры с разными участками пространства на видео в единое изображение. Стоп-кадры видеозаписей, на которых одна агрегация сайгаков была снята перемещающимся БПЛА, сшивались вручную в программе Adobe Photoshop с последующим выравниванием перспективы. На полученных изображениях в случайном порядке (с помощью рандомизатора в Excel) располагали боксы размером 5×5 метров, после чего в каждом боксе измеряли дистанции между всеми особями. За единицу измерения близости была принята типичная длина взрослого сайгака (1 м). По полученным данным рассчитывали медианные

значения, а также составляли гистограммы частот межиндивидуальных расстояний для определения наличия многоуровневой пространственной структуры [14].

В ходе анализа отдельно исследовали дистанции между особями в агрегациях, находящихся в степи на отдалении от водоёма, и в агрегациях, находящихся у крупного водоёма. Во втором случае учитывали также расположение особей относительно водоёма. При этом было использовано разделение на три категории: «на берегу», «на береговой линии» и «в воде».

Результаты. Значения медиан дистанций между особями в агрегациях составили: для агрегаций, находящихся в степи на отдалении от водоёма – 1,46 м, а для агрегаций у крупного водоёма – 2,33 м. Сравнение дистанций между особями в степи на отдалении от водоёма и между особями у крупного водоёма показало значимые различия (тест Манна-Уитни, $U=136$, $p=0,001$).

Анализ данных по агрегациям сайгака у крупного водоёма, показал, что плотность распределения особей зависит от расположения животных относительно водоёма. Тест Краскелла-Уоллиса показал значимые различия ($p<0,001$) между тремя исследованными категориями («на берегу», «на береговой линии», «в воде»). Значения медиан составили: на берегу – 2,068 м, на береговой линии – 2,178 м, в воде – 2,565 м. Парные сравнения, проведенные при помощи пост-теста Двасса-Стила-Кричлоу-Флигнера, показали значимые различия между третьей и первой категорией ($p=0,002$), а также между первой и второй ($p=0,001$), то есть, дистанции между животными, стоящими в воде, значимо отличались от дистанций между животными, находящимися непосредственно на береговой линии и на берегу рядом с водоёмом. В совокупности со значениями медиан полученные результаты указывают на то, что плотность распределения особей увеличивается от животных, стоящих в воде, к животным, находящимся на берегу. На гистограммах частот распределения дистанций между особями наблюдался только один выраженный пик вне зависимости от расположения относительно водоёма.

Обсуждение. В результате проведённой работы были определены дистанции между особями в агрегациях сайгака в степном ландшафте. Помимо определения значений дистанций между особями, было обнаружено, что на плотность агрегаций сайгака влияет местонахождение животных. Дистанций между особями в степи на отдалении от водоёма и у крупного водоёма значимо различались – на отдалении от водоёма плотность особей была выше. При более детальном анализе данных по агрегациям животных у водоёма, было обнаружено, что дистанции между особями, стоящими в воде, были больше, чем между животными, находящимися непосредственно на береговой линии и на берегу вблизи водоёма. Полученные результаты указывают на необходимость учитывать расположение животных относительно значимых элементов ландшафта при исследовании плотности особей в агрегациях. В особенности это может быть важным в относительно однородном степном ландшафте. Можно также предположить, что тип ландшафта тоже будет оказывать влияние на дистанции между особями.

Анализ распределения дистанций между особями показал наличие только одного выраженного пика как в степи на отдалении от водоёма, так и у животных, находящихся на водоёме. Многоуровневая структура сообщества подразумевает наличие минимум двух уровней интеграции особей в пространстве: «основной единицы» – объединения отдельных особей и «верхнего уровня», представляющего собой объединение нескольких основных единиц [3]. На графике распределения дистанций между особями в агрегации этим двум уровням соответствуют два пика [14]. Полученный в настоящей работе результат не подтверждает наличия многоуровневой пространственной структуры в исследованных агрегациях сайгака. Возможно, в отличие от других линий млекопитающих, например приматов [4, 5] и китообразных [6, 7], для парнокопытных не характерна многоуровневая структура сообществ. Однако для однозначного ответа на этот вопрос необходимы дальнейшие более детальные исследования на других видах парнокопытных.

Благодарности. Авторы благодарны за помощь всем сотрудникам заказчика «Степной» Астраханской области, в особенности Калмыкову Владимиру Георгиевичу, а также Луцёкиной Анне Анатольевне. Материалы аэросъёмки были предоставлены Шмунком Валерием Олеговичем. Работа была выполнена за счет гранта РФФ (грант № 23-24-00049).

Список литературы

1. Muroyama Y. Variations in within-group inter-individual distances between birth- and non-birth seasons in wild female patas monkeys // Primates. 2017. Vol. 58. P. 115-119.

2. Janson C.H., Goldsmith M.L. Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks // *Behavioural Ecology*. 1995. Vol. 6. P. 326-336.
3. Grueter C.C., Qi X., Zinner D., Bergman T., Li M., Xiang Z., Zhu P., Migliano A.B., Miller A., Krützen M., Fischer J., Rubenstein D.I., Vidya T.N.C., Li B., Cantor M., Swedell L. Multilevel organisation of animal sociality // *Trends in Ecology & Evolution*. 2020. Vol. 35. P. 834-847.
4. Kummer H. From laboratory to desert and back: a social system of hamadryas baboons // *Animal Behaviour*. 1984. Vol. 32. P. 965-971.
5. Stead S.M., Teichroeb J.A. A multi-level society comprised of one-male and multi-male core units in an African colobine (*Colobus angolensis ruwenzorii*) // *PLoS ONE*. 2019. Vol. 14. P. e0217666.
6. Whitehead H., Antunes R., Gero S., Wong S.N.P., Engelhaupt D., Rendell L. Multilevel societies of female sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in the Atlantic and Pacific: Why are they so different? // *International Journal of Primatology*. 2012. Vol. 33. P. 1142-1164.
7. Connor R.C., Smolker R.A., Richards A.F. Two levels of alliance formation among male bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.). // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1992. Vol. 89. P. 987-990.
8. Nandini S., Keerthipriya P., Vidya T.N.C. Group size differences may mask underlying similarities in social structure: A comparison of female elephant societies // *Behavioral Ecology*. 2018. Vol. 29. P. 145-159.
9. Rubenstein D.I., Hack M. Natural and sexual selection and the evolution of multi-level societies: Insights from zebras with comparisons to primates. B C. P. van Schaik, P.M. Kappeler (Eds.), *Sexual Selection in Primates: New and Comparative Perspectives*. Cambridge University Press, 2004. P. 266-279.
10. Feh C., Munkhtuya B., Enkhbold S., Sukhbaatar T. Ecology and social structure of the Gobi Khulan *Equus hemionus* subsp. in the Gobi B National Park, Mongolia // *Biological Conservation*. 2001. Vol. 101. P. 51-61.
11. Aycrigg J.L., Porter W.F. Sociospatial dynamics of white-tailed deer in the central adirondack mountains, New York // *Journal of Mammalogy*. 1997. Vol. 78. P. 468-482.
12. VanderWaal K.L., Wang H., McCowan B., Fushing H., Isbell L.A. Multilevel social organization and space use in reticulated giraffe (*Giraffa camelopardalis*) // *Behavioral Ecology*. 2014. Vol. 25. P. 17-26.
13. Неронов В.М., Арылова Н.Ю., Дубинин М.Ю., Каримова Т.Ю., Луцкекина А.А. Современное состояние и перспективы сохранения сайгака в Северо-Западном Прикаспии // *Аридные экосистемы*. 2013. Т. 19. № 2. С. 5-14.
14. Hirata S. Studying feral horse behavior from the sky // *Artificial Life and Robotics*. 2022. Vol. 27. P. 196-203.