

УДК 591.552:599.323.4

**ТЕРРИТОРИАЛЬНАЯ СТРУКТУРА И СОЦИАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
У ДВУХ ПОДВИДОВ ПОЛУДЕННОЙ ПЕСЧАНКИ
(*MERIONES MERIDIANUS NOGAIORUM*, *M. M. PSAMMOPHILUS*)
(MURIDAE, MAMMALIA)
В УСЛОВИЯХ ПОЛУВОЛЬНОГО СОДЕРЖАНИЯ**

В. С. Громов

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: vsgromov@mail.ru*

Поступила в редакцию 19.01.2018 г., принята 26.02.2018 г.

*Громов В. С. Территориальная структура и социальная организация у двух подвидов полуденной песчанки (*Meriones meridianus nogaiorum*, *M. m. psammophilus*) (Muridae, Mammalia) в условиях полувольного содержания // Поволжский экологический журнал. 2018. № 2. С. 197 – 206. DOI: 10.18500/1684-7318-2018-2-197-206*

Изучена территориальная структура и социальная организация искусственных группировок двух подвидов полуденной песчанки (*Meriones meridianus nogaiorum* и *M. m. psammophilus*) при содержании в условиях обширных вольер. Существенных различий в системе использования пространства у сравниваемых подвидов не обнаружено. Структура социальных взаимодействий была одинаковой у самок, но различной у самцов двух подвидов: для самцов *M. m. nogaiorum* типична иерархия доминирования, для самцов *M. m. psammophilus* – деспотическое доминирование. В условиях вольер иерархия доминирования обнаружена у самок *M. m. psammophilus*. Типичной особенностью поведения особей этого подвида является избегание контактов с конспецификами своего пола. Выявленные различия дают дополнительные основания для выделения тувинско-монгольских популяций полуденной песчанки в самостоятельный вид.

Ключевые слова: полуденная песчанка, подвиды, территориальная структура, социальная организация.

DOI: 10.18500/1684-7318-2018-2-197-206

ВВЕДЕНИЕ

Ареал полуденной песчанки (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) охватывает обширную зону степей, пустынь и предгорий Евразии от Северо-Западного Прикаспия до Южной Монголии и Северного Китая (Неронов и др., 2009; Zou et al., 2008). Разнообразие физико-географических условий в пределах этой зоны способствовало образованию 14 подвидов полуденной песчанки, два из которых (*M. m. nogaiorum* Heptner, 1927 и *M. m. psammophilus* Milne – Edwards, 1871) распространены соответственно на западе и востоке ареала. Морфометрические, кариологические и цито-генетические исследования указывают на генетическое единство популяций в западных и северных частях ареала от Калмыкии в России до Синьц-

зяня в Китае, относящихся к филогруппе *meridianus*, тогда как тувинско-монгольские популяции (подвид *M. m. psammophilus*) заслуживают, по мнению ряда исследователей, видового статуса (Неронов и др., 2009; Nanova, 2014). Можно полагать, что, помимо генетических различий, между особями, относящимися к филогруппам *meridianus* (в том числе *M. m. nogaiorum*) и *psammophilus*, могут существовать различия и в социальном поведении. Для проверки этого предположения проведена серия наблюдений за искусственно сформированными группами песчанок в условиях полувольного содержания в открытых вольерах.

Основная задача исследования заключалась в изучении особенностей использования пространства взрослыми особями и характера их взаимодействий в сезон размножения, которые, как известно, предопределяют социальную организацию вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В исследовании использованы взрослые особи, отловленные в Калмыкии (*M. m. nogaiorum*) и Туве (*M. m. psammophilus*), а также их потомство, полученное в результате разведения на Научно-экспериментальной базе «Черноголовка» Института проблем экологии и эволюции им. А. Северцова РАН. Наблюдения за искусственно сформированными группами проводили в двух вольерах, представляющих собой открытые сооружения площадью 400 м², каждая с деревянным, обитым оцинкованной жстью ограждением высотой 1.5 м, соединенным с мелкоячеистой нержавеющей сеткой, вкопанной по периметру вольер на глубину 1 м. С помощью нумерованных флажков площадь вольер была разбита на 64 квадрата размером 2.5×2.5 м. Песчаная почва внутри вольеры позволяла песчанкам устраивать естественные убежища и норы. Зверьки получали в достатке зерновую смесь (овес с семенами подсолнечника) и овощи (свекла, морковь), которые регулярно закладывали в кормушки: четыре из них были размещены по периметру вольеры, а одна – в центре. Кроме того, корм периодически раскладывали по всей площади вольеры, чтобы исключить возможную концентрацию зверьков вблизи кормушек.

В связи с ночным образом жизни песчанок наблюдения проводили в темное время суток при умеренном электрическом освещении с помощью бинокля. Для визуальной идентификации на шерсть зверьков наносили темные метки специальным красителем (урзол черный Д). Всего под наблюдением находились 6 групп песчанок – по 3 группы каждого подвида: в состав групп *M. m. nogaiorum* входили от 3 до 6 самцов и по 3 самки (всего 21 особь), а в составе групп *M. m. psammophilus* – 3 – 4 самца и 3 – 4 самки (всего 20 особей).

Каждую группу запускали в вольеру в начале июня, а регулярные наблюдения начинали после двухнедельного периода адаптации. Наблюдения проводили в периоды наибольшей активности зверьков на поверхности (в течение 1.5 – 2 ч) при благоприятных погодных условиях (в отсутствие дождя и сильного ветра). Общий период наблюдений за каждой группой составлял около трех месяцев.

Для оценки поведения песчанок использовали методику наблюдений за фокальными особями (Altmann, 1974) и регистрацию нахождения и действий всех особей через 5-минутный интервал (метод «временных срезов», Попов, Ильченко, 1990). Перемещения и взаимодействия песчанок регистрировали с помощью сис-

темы условных значков. Для упрощения анализа социальные взаимодействия зверьков разделили на четыре мотивационно-функциональные группы: миролюбивые (назо-назальные и назо-анальные контакты, обнюхивание тела партнера, кроме носовой и анальной области, следование, налезание и скучивание), ритуализованные агонистические (боковые стойки угрозы, выпады, боксирование), агрессивные (атаки, преследования, схватки) и избегание контактов с партнерами (Громов, 2000). Автор опускает описание перечисленных актов, поскольку они стереотипны и принципиально не отличаются от таковых у других видов песчанок (Гольцман, Пасхина, 1974; Громов, 1981, 2000; Попов и др., 1989).

Характер социальных отношений у грызунов во многом зависит от пола партнера, поэтому взаимодействия между особями анализировали, учитывая пол инициатора и реципиента в четырех различных сочетаниях (диадах): самцы – самцы, самцы – самки, самки – самцы и самки – самки. В общей сложности проведено 478 часов наблюдений, зарегистрировано 6242 элементарных социальных акта, в том числе 3340 в группах *M. m. nogaiorum* и 2902 в группах *M. m. psammophilus*. Как правило, инициаторы взаимодействий совершали не более одного социального акта при встрече с другими особями (в 92.8% случаев), поэтому число зарегистрированных актов можно считать практически равным числу контактов.

В качестве характеристик пространственной структуры поселений грызунов традиционно используются такие показатели, как площадь индивидуальных участков обитания и степень их перекрытия. Использование этих показателей для вольерных группировок неприемлемо, поэтому для анализа пространственной структуры регистрировали нахождение особей в квадратах вольеры с 5-минутным интервалом: всего получено 3614 регистраций для групп *M. m. nogaiorum* и 3176 – для групп *M. m. psammophilus*. На основе этих данных вычисляли коэффициенты исключительного использования пространства (КИИП) при попарном сравнении особей (Alho, 1979):

$$\text{КИИП} = \frac{1}{n_a} \sum \frac{n_{ai}^2}{N_i},$$

где n_a – общее число регистраций особи А; n_{ai} – число регистраций особи А в квадрате i ; N_i – число регистраций всех особей в квадрате i .

При анализе диадных связей значения КИИП варьируют от 0.5 при отсутствии исключительного использования участков обитания до 1.0 при абсолютной их индивидуализации (Громов, 1996).

Основой анализа внутригрупповых отношений служило сравнение количественных характеристик поведения особей в группах. Упорядоченность отношений оценивали через асимметричность парных связей путем подсчета индексов асимметрии: доли актов, инициированных более активной особью в паре, от общего числа актов данного типа во взаимодействиях данной пары особей (Громов, 2000). При таком способе подсчета индексы асимметрии принимают значения от 0.5 (отсутствие асимметрии) до 1.0 (абсолютно асимметричная связь). В расчеты включены лишь те диады, сумма актов в которых была не менее 5.

В качестве параметра оценки уровня социальной мотивации и интеграции взаимодействий использован коэффициент U , отражающий величину отклонения

частоты контактов между особями от случайного (Попов, Ильченко, 1990). Коэффициенты U рассчитывали по следующей формуле:

$$U = \frac{(m/n - p_o)\sqrt{n}}{\sqrt{p_o q_o}},$$

где m/n – наблюдаемая относительная частота, p_o – гипотетическая вероятность, $q_o = 1 - p_o$, n – общее число регистраций.

Если вычисленное значение U превышает по абсолютной величине пороговый уровень 1.96, то вероятность нахождения пары особей (диады) в одном и том же квадрате площадки наблюдений достоверно превышает случайную; иными словами, особи либо стремятся контактировать друг с другом (при положительной величине U), либо избегают друг друга (при отрицательной величине U).

Для оценки различий между выборками использовали критерий χ^2 и Мэнн – Уитни U -тест (Sokal, Rohlf, 1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

За двухнедельный период адаптации каждая группа песчанок полностью освоила пространство вольеры, зверьки вырыли и обустроили гнездовые норы, установили стабильные социальные отношения.

Обработка данных визуальных наблюдений показала, что взрослые особи обоих полов занимали в вольере слабо обобществленные участки обитания, при этом степень индивидуализации пространства у самцов и самок была приблизительно одинаковой (табл. 1). На рисунке в качестве примера показана структура использования пространства в одной из групп *M. m. psammophilus*, в состав которой входили три самца (№ 7, 9 и 11) и три самки (№ 5, 6 и 12). С помощью компьютерной обработки данных выявлены центры активности особей, т.е. наиболее посещаемые локусы. У самок основные центры активности, совпадающие с локализацией гнездовых нор, были обособленными, т.е. располагались в разных частях вольеры. Центры активности самцов, напротив, нередко совпадали и к тому же перекрывались с центрами активности самок. Существенных различий в системе использования пространства у двух сравниваемых подвидов не обнаружено. В целом пространственная структура вольерных группировок была типичной для видов с агрегациями самцов и самок (Громов, 2000, 2008).

Таблица 1

Величины коэффициентов исключительно используемого пространства (КИИП) у самцов и самок двух подвидов полуденной песчанки

| Подвид | Самцы | Самки |
|---------------------------|--------------------|--------------------|
| <i>M. m. nogaiaorum</i> | 0.70±0.02 (n = 42) | 0.77±0.04 (n = 18) |
| <i>M. m. psammophilus</i> | 0.60±0.02 (n = 24) | 0.63±0.02 (n = 24) |

Примечание. n – число сравниваемых диад.

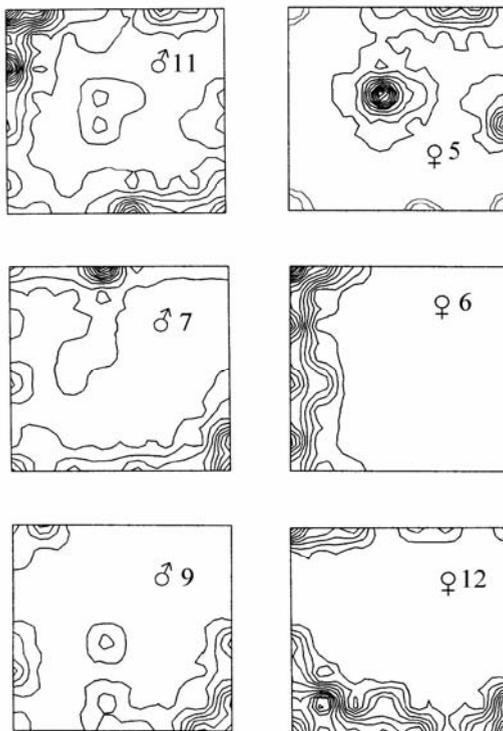
Данные, характеризующие суммарное число и соответствующую ему долю (%) социальных взаимодействий особей, приведены в табл. 2. Анализ этих взаимо-

ТЕРРИТОРИАЛЬНАЯ СТРУКТУРА И СОЦИАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ

действий свидетельствует о высоком уровне агрессивности в отношениях между самками: большинство социальных актов (72.3% у *M. t. nogaiorum* и 64.6% у *M. t. psammophilus*) были агрессивными. Ярко выраженный антагонизм во взаимоотношениях между самками, конкурирующими за гнездовую территорию, приводит к обособлению их участков, причем как в природе, так и в вольерах (Громов, 2000, 2008).

У самцов, конкурирующих за самок в сезон размножения (весенне-летний период), регулярные агонистические взаимодействия (агрессивные контакты и избегание партнера), составлявшие в сумме также значительную величину (60.8% у *M. t. nogaiorum* и 60.0% у *M. t. psammophilus*), не приводят к территориальному обособлению участков обитания. Структура этих взаимодействий оказалась различной у двух подвидов (см. табл. 2): у самцов *M. t. nogaiorum* доля агрессивных актов вдвое превышала долю избегания контактов; у самцов *M. t. psammophilus* доля агрессивных актов, напротив, была существенно ниже, чем доля избегания контактов (различия достоверны, $\chi^2 = 57.63$, $df = 1$, $p < 0.001$).

Как известно, агрессивные взаимодействия обеспечивают формирование иерархии доминирования среди самцов, конкурирующих за самок в сезон размножения (Громов, Воробьева, 1995; Громов, 2000). Известно также, что иерархия доминирования после относительно короткого периода ее становления в дальнейшем поддерживается двумя путями: в одном случае низкоранговые самцы регулярно инициируют агрессивные взаимодействия с самцом-доминантом, пытаясь занять более высокое социальное положение, в другом – избегают прямых контактов с самцом-доминантом. Подобными различиями в стратегии поведения и объясняются различия в соотношении агрессивных актов и актов избегания, выявленные у самцов двух сравниваемых подвидов.



Контуры индивидуальных участков самцов и самок *M. t. psammophilus* в одной из вольерных групп (данные обработаны графически с помощью программы SURFER 4.03). Концентрические линии указывают на расположение центров активности, цифрами обозначены номера особей

Таблица 2

Количество элементарных социальных актов (N) и их доля (%) во взаимодействиях особей у двух подвидов полуденной песчанки

| Взаимодействия | Контакты самцов, адресованные: | | | | Контакты самок, адресованные: | | | |
|--------------------------------|--------------------------------|------|--------|------|-------------------------------|------|--------|------|
| | самцам | | самкам | | самцам | | самкам | |
| | N | % | N | % | N | % | N | % |
| <i>M. t. nogaiaorum</i> | | | | | | | | |
| Миролюбивые | 293 | 24.6 | 692 | 63.8 | 192 | 19.7 | 14 | 6.9 |
| Ритуализованные агонистические | 54 | 4.5 | 155 | 14.3 | 99 | 10.4 | 9 | 4.5 |
| Агрессивные | 559 | 47.0 | 172 | 15.9 | 393 | 40.7 | 146 | 72.3 |
| Избегание | 283 | 23.8 | 65 | 6.0 | 281 | 29.2 | 33 | 16.3 |
| Всего | 1189 | 100 | 1084 | 100 | 965 | 100 | 202 | 100 |
| <i>M. t. psammophilus</i> | | | | | | | | |
| Миролюбивые | 210 | 35.0 | 324 | 53.2 | 195 | 16.2 | 36 | 7.4 |
| Ритуализованные агонистические | 31 | 5.0 | 51 | 8.4 | 234 | 19.4 | 24 | 5.0 |
| Агрессивные | 156 | 26.0 | 153 | 25.1 | 345 | 28.6 | 312 | 64.6 |
| Избегание | 207 | 34.0 | 81 | 13.3 | 432 | 35.8 | 111 | 23.0 |
| Всего | 604 | 100 | 609 | 100 | 1206 | 100 | 483 | 100 |

Существование иерархии доминирования среди самцов подтверждается и высокими индексами асимметрии агрессивных взаимодействий и избегания контактов (табл. 3). Достоверных различий в величине индексов асимметрии взаимодействий у самцов *M. t. nogaiaorum* и *M. t. psammophilus* не обнаружено.

Примечательно, что иерархия доминирования выявлена и у самок *M. t. psammophilus*, о чем свидетельствуют высокие индексы асимметрии агрессивных взаимодействий (см. табл. 3). Различия в величине индексов агрессивных взаимодействий у самок *M. t. nogaiaorum* и *M. t. psammophilus* статистически достоверны: Мэнн – Уитни U-тест, $Z = 2.517$, $p = 0.006$.

Таблица 3

Средние величины индексов асимметрии социальных взаимодействий в однополых диадах у двух подвидов полуденной песчанки

| Взаимодействия | <i>M. t. nogaiaorum</i> | | <i>M. t. psammophilus</i> | |
|--------------------------------|-------------------------|------------------|---------------------------|------------------|
| | Самцы | Самки | Самцы | Самки |
| Миролюбивые | 0.68 ($n = 11$) | 0.55 ($n = 1$) | 0.58 ($n = 4$) | 0.67 ($n = 6$) |
| Агрессивные | 0.95 ($n = 17$) | 0.72 ($n = 9$) | 0.97 ($n = 9$) | 0.98 ($n = 9$) |
| Ритуализованные агонистические | – | – | 0.80 ($n = 2$) | 0.56 ($n = 2$) |
| Избегание контактов | 0.90 ($n = 12$) | 0.74 ($n = 9$) | 0.96 ($n = 9$) | 0.76 ($n = 9$) |

Примечание. n – число валидных диад.

Большинство коэффициентов U в однополых диадах у самцов и самок *M. t. nogaiaorum* ($n = 21$) оказалось ниже порогового уровня, и это свидетельствует о том, что особи данного подвида не стремятся контактировать с партнерами одного

ТЕРРИТОРИАЛЬНАЯ СТРУКТУРА И СОЦИАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ

с ними пола. Лишь у двух пар самцов *M. t. nogaiorum* коэффициенты U были положительными и превышали пороговый уровень. Напротив, коэффициенты U в однополых диадах у самцов и самок *M. t. psammophilus* были преимущественно отрицательными ($n = 13$) и существенно превышали пороговый уровень. Это свидетельствует о том, что особи данного подвида не только не стремятся контактировать с конспецификами одного с ними пола, но активно избегают их.

Результаты проведенных наблюдений позволяют сделать вывод, что, несмотря на определенное сходство в территориальной структуре и социальной организации группировок двух подвигов полуденной песчанки, между ними имеются существенные различия. Эти различия связаны с системой социальных отношений и, прежде всего, иерархией доминирования. В группировках (агрегациях) *M. t. nogaiorum* иерархические отношения складываются только у самцов, конкурирующих за самок в период размножения. При этом среди самцов выделяются доминанты, субдоминанты и низкоранговые особи. Взаимоотношения между самками эквипотенциальны и основаны на территориальном доминировании, при котором каждая самка одерживает верх над другими особями своего пола в пределах гнездового участка. В группировках *M. t. psammophilus* отношения между самцами складываются по типу деспотического доминирования, когда один наиболее агрессивный самец подчиняет себе остальных самцов, а те, в свою очередь, демонстрируют починенный статус, избегая контактов с самцом-доминантом. Последний выбирает себе одну из самок в качестве постоянной партнерши, и эта самка также становится доминирующей среди других особей того же пола. Таким образом, взаимоотношения между самками в группировках (агрегациях) *M. t. psammophilus* не являются эквипотенциальными.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В группировках особей, относящихся к двум подвидам полуденной песчанки (*M. t. nogaiorum* и *M. t. psammophilus*), обнаружены существенные различия в структуре социальных отношений. Следовательно, наряду с данными морфометрических и молекулярно-генетических исследований, имеются дополнительные основания для выделения тувинско-монгольских популяций в самостоятельный вид *Meriones psammophilus* Milne – Edwards, 1871.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гольцман М. Е., Пасхина Н. М. Элементы поведения больших песчанок // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 2. С. 29 – 38.
- Громов В. С. Социальная организация семейных групп монгольской песчанки в естественных поселениях // Зоол. журн. 1981. Т. 60, № 11. С. 1683 – 1693.
- Громов В. С. К анализу пространственной структуры поселений мелких млекопитающих : некоторые методические замечания // Зоол. журн. 1996. Т. 75, № 4. С. 602 – 607.
- Громов В. С. Этологические механизмы популяционного гомеостаза у песчанок (*Mammalia, Rodentia*) / Ин-т экологии и эволюции им. А. Северцова РАН. М., 2000. 392 с.
- Громов В. С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 581 с.

Громов В. С., Воробьева Т. В. Поведение полуденных песчанок (*Meriones meridianus* Pall.) в условиях полувольного содержания. 1. Социальная организация и использование пространства // Зоол. журн. 1995. Т. 74, № 11. С. 94 – 109.

Неронов В. М., Абрамсон Н. И., Варшавский А. А., Каримова Т. Ю., Хляп Л. А. Хорологическая структура ареала и генетическая изменчивость полуденной песчанки (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) // Докл. РАН. 2009. Т. 425, № 2. С. 273 – 275.

Попов С. В., Ильченко О. Г. Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе. М. : Изд-во Моск. зоопарка, 1990. 76 с.

Попов С. В., Чабовский А. В., Шилова С. А., Щипанов Н. А. Механизмы формирования пространственно-этологической структуры поселений полуденной песчанки в норме и при искусственном понижении численности // Фауна и экология грызунов. 1989. Вып. 17. С. 5 – 58.

Alho C. J. R. Relative exclusiveness of use of space as a measure of spatial distribution of mammal populations // Revista Brasileira de Biologia. 1979. Vol. 39. P. 275 – 279.

Altmann J. Observational study of behaviour: Sampling methods // Behaviour. 1974. Vol. 49, № 3 – 4. P. 227 – 265.

Nanova O. Geographical variation in the cranial measurements of the midday jird *Meriones meridianus* (Rodentia : Muridae) and its taxonomic implications // J. Zoological Systematics and Evolutionary Research. 2014. Vol. 52, iss. 1. P. 75 – 85.

Sokal R. R., Rohlf F. J. Biometry : The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. 3rd ed. New York : W.H. Freeman and Co., 1995. 887 p.

Zou G., Zhou L., Zha X., Zhang B., Zhao T., Liang J. Geographical pattern and historical demography of midday gerbil *Meriones meridianus* (Gerbillidae, Rodentia) inferred from the sequences of the mitochondrial DNA control region // Russ. J. Theriology. 2008. Vol. 7, № 1. P. 25 – 32.

**TERRITORIAL STRUCTURE AND SOCIAL ORGANIZATION
OF TWO SUBSPECIES OF THE MIDDAY GERBIL
(*MERIONES MERIDIANUS NOGAIORUM*,
M. M. PSAMMOPHILUS) (MURIDAE, MAMMALIA)
UNDER SEMI-NATURAL CONDITIONS**

Vladimir S. Gromov

*A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
33 Leninsky Prosp., Moscow 119071, Russia
E-mail: vsgromov@mail.ru*

Received 19 January 2018, accepted 26 February 2018

Gromov V. S. Territorial Structure and Social Organization of Two Subspecies of the Midday Gerbil (*Meriones meridianus nogaiorum*, *M. m. psammophilus*) (Muridae, Mammalia) Under Semi-Natural Conditions. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2018, no. 2, pp. 197–206 (in Russian). DOI: 10.18500/1684-7318-2018-2-197-206

The territorial structure and social organization of artificial groups of two subspecies of the midday gerbil (*Meriones meridianus nogaiorum*, *M. m. psammophilus*) were studied under semi-natural conditions. No significant differences in the space usage system of the subspecies under comparison were found. The structure of social interactions was found to be identical in females but different in males: *M. m. nogaiorum* males exhibited dominance hierarchy, whilst a despotic dominance was found in *M. m. psammophilus* males. *M. m. psammophilus* females also exhibited dominance hierarchy. Besides, avoiding same-sex conspecifics seems to be a typical behavioral strategy of *M. m. psammophilus*. These findings support our suggestion that *M. m. psammophilus* should be treated as a distinct species.

Key words: midday gerbil, subspecies, space use, social organization.

DOI: 10.18500/1684-7318-2018-2-197-206

REFERENCES

- Goltsman M. E., Paskhina N. M. Social acts and postures in the great gerbil. *Bull. of Moscow Society of Naturalists. Biological Ser.*, 1974, vol. 79, iss. 2, pp. 29–38 (in Russian).
- Gromov V. S. The social organization of family groups of the Mongolian gerbil in its natural colonies. *Zoologicheskii zhurnal*, 1981, vol. 60, iss. 11, pp. 1683–1693 (in Russian).
- Gromov V. S. To Analysis of Spatial Structure in Small Mammal Populations: Some Methodical Problems. *Zoologicheskii zhurnal*, 1996, vol. 75, iss. 11, pp. 602–607 (in Russian).
- Gromov V. S. *Ethological Mechanisms of Population Homeostasis in Gerbils* (Mammalia, Rodentia). Moscow, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS Publ., 2000. 392 p. (in Russian).
- Gromov V. S. The spatial-and-ethological population structure in rodents. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2008. 581 p. (in Russian).
- Gromov V. S. Vorob'eva T. V. Behaviour of midday gerbils (*Meriones meridianus* Pall.) under semi-natural conditions. 1. The social organization and use of spa. *Zoologicheskii zhurnal*, 1995, vol. 74, iss. 11, pp. 94–109 (in Russian).

Neronov V. M., Abramson N. I., Warshavsky A. A., Karimova T. Yu., Khlyap L. A. Chorological Structure of the Range and Genetic Variation of the Midday Gerbil (*Meriones meridianus* Pallas, 1773). *Doklady Akademii Nauk*, 2009, vol. 425, pp. 135–137.

Popov S. V., Il'chenko O. G. *The Methodical Recommendations to Ethological Observations of Captive Mammals*. Moscow, Moscow Zoo Publ., 1990. 76 p. (in Russian).

Popov S. V., Tchabovsky A. V., Shilova S. A., Shchipanov N. A. The mechanisms of formation of the spatial-and-ethological population structure in colonies of the midday gerbil under normal conditions and after artificial population depression. *Fauna and Ecology of Rodents*, 1989, iss. 17, pp. 5–58 (in Russian).

Alho C. J. R. Relative exclusiveness of use of space as a measure of spatial distribution of mammal populations. *Revista Brasileira de Biologia*, 1979, vol. 39, pp. 275–279.

Altmann J. Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour*. 1974, vol. 49, no. 3–4, pp. 227–265.

Nanova O. Geographical variation in the cranial measurements of the midday jird *Meriones meridianus* (Rodentia: Muridae) and its taxonomic implications. *J. Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 2014, vol. 52, iss. 1, pp. 75–85.

Sokal R. R., Rohlf F. J. *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. 3rd ed. New York, W. H. Freeman and Co., 1995. 887 p.

Zou G., Zhou L., Zha X., Zhang B., Zhao T., Liang J. Geographical pattern and historical demography of midday gerbil *Meriones meridianus* (Gerbillidae, Rodentia) inferred from the sequences of the mitochondrial DNA control region. *Russian J. Theriology*, 2008, vol. 7, no. 1, pp. 25–32.