

В.С. Громов

ЭВОЛЮЦИЯ СОЦИАЛЬНОСТИ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова

В.С. Громов

Эволюция социальности у млекопитающих

Товарищество научных изданий КМК
Москва 2017

УДК 577.95: 591.56: 591.552: 599.323.4

В.С. Громов. Эволюция социальности у млекопитающих. М.: Тов-во научных изданий КМК. 2017. 364 с.

Монография посвящена анализу феномена социальности и связанным с ним особенностям общественной организации млекопитающих. Обсуждаются различные социэкологические концепции, объясняющие эволюцию социальности у приматов, копытных, хищных и грызунов, в том числе физиологические и этологические механизмы усложнения социальной организации у грызунов. На основе анализа литературных данных и материалов, собранных в полевых и лабораторных исследованиях, проведенных автором в 1976-2016 гг., предложена обобщенная эколого-физиологическая концепция эволюции социальности у грызунов.

Для широкого круга зоологов, экологов, этологов и студентов биологических специальностей.

Табл. 2, рис. 72, библиограф. 1225 назв.

Ответственный редактор
доктор биологических наук *Е.В. Котенкова*

Рецензенты:
Чл.-корр. РАН, доктор биологических наук *А.В. Сувор*
Профессор, доктор биологических наук *Л.В. Осадчук*

Материалы монографии подготовлены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты 94-04-13130, 00-04-48758, 02-04-48419, 07-04-00142, 11-04-00162, 15-04-00819)

На обложке: коллаж из фото автора и Г.И. Шенброта

ISBN 978-5-9909477-8-8

© В.С. Громов, 2017
© Товарищество научных изданий КМК, 2017

Введение

С середины прошлого века термин *социальность* прочно вошёл в лексикон зоологов, сосредоточившихся на изучении популяционной экологии, этологии, социобиологии и социоэкологии млекопитающих и птиц. Под *социальностью* подразумевается групповой образ жизни, и социальными называют виды, у которых формируются группировки особей в той или иной степени пространственно обособленные от других, подобных им, группировок. Эти группировки могут быть как небольшими (например, семейными, т.е. объединяющими только пару особей–родителей с потомством), так и очень крупными, в составе которых насчитывается несколько десятков и даже сотен взрослых и молодых особей (агрегации, стаи, стада, колонии и т.п.).

Говоря о социальности, зоологи подразумевают также наличие определённого контраста в образе жизни животных. Особи одних видов предпочитают жить одиночками, занимающими обособленные, нередко охраняемые участки обитания и избегающими прямых контактов с сородичами, за исключением сезона размножения. У других видов образуются временные или постоянные группировки, члены которых не делят между собой участки обитания, но тесно общаются друг с другом, устанавливают определённые взаимоотношения и кооперируются в добывании корма, сооружении убежищ, охране и маркировке территории, воспитании потомства. Таким образом, на одном полюсе социальности находятся виды, условно называемые одиночными, а на другом – виды социальные (живущие группами). Соответственно, между полюсами этого континуума располагаются виды, занимающие промежуточное положение в отношении системы спаривания, использования пространства и социальных отношений в репродуктивный период (Jennions, Macdonald, 1994; Sherman et al., 1995; Lacey, 2000; Krause, Ruxton, 2002; Lacey, Sherman, 2005, 2007). Установить точное положение того или иного вида в такой системе координат получается не всегда, поскольку, как показывают полевые исследования, тенденция к образованию группировок может варьировать в разных популяциях одного и того же вида и даже в пределах одной популяции, если экологические условия изменчивы (Macdonald, 1983; Jarvis et al., 1994; Nevo et al., 1994; Wolff, 1994; Solomon, Getz, 1997; Macdonald et al., 2007; Nevo, 2007). В связи с этим нередко возникают значительные затруднения, когда речь заходит об определении социальной организации вида в целом. Поэтому многие социоэкологи всё больше склоняются к мнению, что правильнее говорить не о видоспецифической социальной организации, а о социальной структуре и соответствующей ей социальной организации конкретных внутривидовых группировок (Lacey, Sherman, 2007).

Принято считать, что группы формируются под влиянием (или даже под давлением) определённых факторов внешней среды (selective pressure), и групповой образ жизни в таких условиях повышает индивидуальную приспособленность (fitness) особей через естественный отбор. Индивидуальную

приспособленность, вслед за Дарвином, принято оценивать по числу прямых потомков особи в последующих поколениях. Полагают также, что в определённых экологических условиях любая группа, в сравнении с особями-одиночками, эффективнее эксплуатирует кормовые ресурсы и защищается от хищников (Wynne-Edwards, 1962; Lack, 1968; Goss-Custard, 1970; Vine, 1971; Krebs et al., 1972; Lazarus, 1972; Ward, Zahavi, 1973). Именно поэтому в изучении феномена социальности и анализе факторов её эволюции превалирует социозэкологический подход (Crook, 1970a, 1970b; Alexander, 1974; Crook et al., 1976; Armitage, 1981, 1999, 2007; Lacey, Sherman, 2007). Более того, среди многих исследователей прочно утвердилось мнение, что социозэкологические модели позволяют предсказывать влияние факторов окружающей среды на социальное поведение вида (Majolo et al., 2008). Поскольку в большинстве социозэкологических моделей основной упор делается на взаимосвязь экологических факторов с размером группировок, в научной литературе широко используется термин *group-size evolution* (эволюция крупных группировок), являющийся, фактически, синонимом эволюции социальности (Lee, 1994; Grove, 2012), а мерилем социальности в этом случае служит число особей в группировках (Eisenberg, 1981; Janson, Goldsmith, 1995; Faulkes et al., 1997; Lee, 1994, 1999; Pollard, Blumstein, 2008; Reiczigel et al., 2008; Ebensperger et al., 2012).

Некоторые исследователи эволюцию социальности тесно связывают с эволюцией сложных форм социальной организации (Blumstein, Armitage, 1997, 1998). Здесь уместно пояснить, что в социозэкологии проводится определённое разграничение между такими понятиями, как *социальная организация* и *социальная структура* (Rowell, 1972). Под социальной организацией подразумеваются процессы, связанные с непосредственными взаимодействиями особей в группах, их асимметрией и адресацией, а социальная структура, в свою очередь, описывает качественный состав группировок и характер их распределения в пространстве. В этом контексте социальная организация рассматривается как “инструмент”, с помощью которого члены группировки “воссоздают” такой тип социальной структуры, который в максимальной степени удовлетворяет их жизненным потребностям, связанным, прежде всего, с добыванием корма, избеганием хищников и размножением. Социальная организация и социальная структура, таким образом, тесно взаимосвязаны, однако разные варианты социальной организации могут формироваться при одном и том же типе социальной структуры. В качестве примера можно сослаться на некоторых представителей отряда приматов, в частности, гелад (*Theropithecus gelada*) и гамадрилов (*Papio hamadryas*), обитающих в сходных экологических условиях, у которых формируется однотипная социальная структура, выражающаяся в сочетании гаремных групп и холостяцких группировок, состоящих исключительно из самцов. Однако в социальной организации этих двух видов обнаруживаются существенные различия, связанные с динамикой состава группировок и особенностями поведения, определяющими репродуктивный успех особей (Kummer, 1968). Аналогичные примеры можно найти и среди представите-

лей отряда грызунов, для которых характерен семейно-групповой образ жизни. Семейные группы по своей структуре в целом одинаковы – обычно это пара взрослых особей, живущих вместе со своим потомством. Однако социальная организация многих видов с подобным типом группировок различна. У одних видов, характеризующихся слабо консолидированными семейными группами, молодняк расселяется в раннем возрасте, а внутригрупповая социальная иерархия практически не выражена. У других видов потомство семейной пары длительное время остаётся на родительском участке, а в семейных группах складываются сложные иерархические отношения, влияющие на различные формы поведения молодых особей и их репродуктивный статус (Громов, 2008).

Теоретические построения и гипотезы, объясняющие эволюцию сложных форм социальной организации, базируются на анализе факторов и механизмов естественного отбора, способствующих формированию группировок (Crook, 1965, 1970a, 1970b; Alexander, 1974; Crook et al., 1976; Lott, 1991; Krebs, Davies, 1993; Ebensperger, 1998). Наиболее общие представления об эволюции социальности впервые были сформулированы Круком в одной из его основополагающих работ, посвященных сравнительному анализу социальной организации птиц (Crook, 1965). В этом исследовании Крук указал на то, что особи в составе любой популяции не распределены равномерно в пространстве, но, так или иначе, группируются в определённых местах, связанных, например, с кормёжкой или размножением. Тип пространственного распределения особей зависит от особенностей социальной организации вида, которая, в свою очередь, предопределяет характер их взаимоотношений и соответствующие реакции на различные внешние стимулы. Иными словами, на поведение животных оказывает влияние сложный комплекс факторов, которые условно можно разделить на три группы: 1) факторы, способствующие группированию (например, предпочтение определённых биотопов, тяга к особям своего вида или противоположному полу), 2) факторы, способствующие пространственной сегрегации (внутривидовая агрессия, избегание контактов с сородичами), и 3) факторы, ответственные за формирование прочных социальных связей (например, гормональный статус, родственные отношения, забота о потомстве). Сравнивая особенности социальной организации разных видов птиц, Крук обнаружил определённые различия у близкородственных видов и пришёл к выводу, что эти различия обусловлены, прежде всего, влиянием экологических факторов. Так, например, одиночное гнездование, активное преследование при ухаживании и моногамия характерны для насекомоядных видов птиц, населяющих тропические леса, тогда как колониальный образ жизни, статичность поз при ухаживании с одновременной демонстрацией гнезда и полигамия характерны для обитателей саванн.

Основываясь на результатах проведённого исследования, Крук разработал классификацию разных типов социальной организации птиц, связанную с сезонностью размножения и определёнными факторами внешней среды, играющими важную роль в её эволюции. В сезон размножения социальная

организация птиц представлена следующими типами: I – система одиночных гнездовых участков или территорий; у полигамных видов в пределах одной территории может располагаться несколько гнездовых участков; II – колониальное гнездование, при котором множество отдельных охраняемых гнездовых участков составляет неделимую территорию одной общей колонии; III – коммунальное гнездование, характеризующееся кооперацией при строительстве гнезд у особей, объединяющихся в группы в сезон размножения независимо от существующих парных связей, при этом каждая группа охраняет общую гнездовую территорию; IV – система токовищ, в пределах которых самцы–одиночки устраивают сложные ритуализованные демонстрации, привлекая самок для спаривания. В нерепродуктивный период выделены два основных типа социальной организации: I – одиночный и II – стайный. В пределах типа I выделены два подтипа: Ia – относительно равномерное распределение особей, занимающих неохранные участки обитания благодаря взаимному избеганию конспецификов; Ib – система смежных охраняемых территорий, занимаемых особями–одиночками. Тип II также разделен на два подтипа: IIa – стаи непостоянного состава, в которых отсутствуют персонализированные отношения, основанные на индивидуальном опознавании; IIб – стаи постоянного состава, члены которых опознают друг друга индивидуально.

Для выявления взаимосвязи между социальной организацией и факторами внешней среды, Крук разделил изученные им виды птиц на следующие категории, в зависимости от специфики питания и биотопического предпочтения: 1) наземные хищные виды; 2) морские и пресноводные виды, питающиеся рыбой; 3) виды, обитающие по берегам водоемов и питающиеся преимущественно беспозвоночными; 4) преимущественно растительноядные и всеядные виды; 5) плодоядные и листвоядные виды, населяющие лесные биотопы; 6) виды, питающиеся нектаром и насекомыми, привлекаемыми цветками растений; 7) виды, питающиеся преимущественно семенами и почками растений (обитатели разреженных лесов и саванн).

К наиболее важным факторам внешней среды, оказывающим существенное влияние на социальную организацию птиц, Крук отнёс специфику распределения кормовых ресурсов и особенности расположения гнезд. Согласно его представлениям, корма могут быть распределены в пространстве либо относительно равномерно, либо мозаично; кроме того, некоторые корма требуют значительных затрат энергии на их поиск и добычу. Что касается гнёзд, то они могут располагаться открыто на земле либо быть замаскированными, находиться на вершинах скал, деревьев и кустарников, в дуплах или норах, а также укрываться в высокой траве или другой растительности с целью защиты от хищников.

Сравнительный анализ позволил Круку выявить определённую взаимосвязь (корреляцию) между характером распределения кормовых ресурсов и особенностями социальной организации вида, которая, к тому же, зависит от кормодобывающей активности особей и выбора мест гнездования, а также претерпевает определённые изменения по сезонам года. Кроме того, на

социальную организацию значительное влияние оказывает пресс хищников. В частности, одиночный образ жизни и/или территориальность характерны для видов, чьи места гнездования легко доступны хищникам, поэтому если гнёзда замаскированы или располагаются на значительном удалении одно от другого, хищникам гораздо труднее их обнаружить. К тому же при одиночном образе жизни ослабляется внутривидовая конкуренция за кормовые и другие жизненно важные ресурсы. Насекомоядные птицы могут собираться в стаи при кормёжке в местах сосредоточения кормовых объектов – это существенно облегчает поиск корма. Некоторые колониальные виды птиц становятся территориальными и охраняют свои участки в сезон гнездования, особенно если места расположения гнёзд легко доступны хищникам. Если же хищникам трудно подобраться к гнёздам, формируются обширные гнездовые колонии. Таким образом, характер пространственного распределения особей зависит от специфики питания, обилия и типа распределения кормовых объектов, а также от выбора мест гнездования и их доступности для хищников. Иными словами, социальная организация представляет собой результат сложной, закреплённой в процессе эволюции реакции вида на воздействие множества факторов внешней среды.

Анализируя коммунальное гнездование, Крук отметил, что оно типично для видов, у которых развита кооперация при строительстве сложных гнёзд. У одних видов каждая пара охраняет своё отдельное гнездо в пределах обширного сложного гнезда, а у других формируются группировки особей, объединяющие усилия не только в строительстве гнезда, но и в выкармливании птенцов; при этом отмечается охрана общей (групповой) территории. Отказ от охраны индивидуальных участков и переход к коммунальному гнездованию с охраной общей территории может быть связан с мозаичностью распределения наиболее предпочитаемых местообитаний или с малыми размерами наиболее подходящих гнездовых участков, когда нескольким особям энергетически выгоднее совместно гнездиться на небольшой по размерам территории.

Что касается системы токовищ, то она в большинстве случаев типична для видов, которые гнездятся на земле в открытых биотопах (степи или саванны), либо в закрытых лесных стациях, и относятся к растительной либо всеядным, а среди лесных видов – для тех, которые питаются преимущественно плодами, ягодами и почками деревьев и кустарников. Характерная особенность социальной организации этих видов заключается в том, что самцы не принимают участия в воспитании потомства (ни в строительстве гнёзд, ни в охране территории, ни в кормлении птенцов), и самки заботятся о птенцах в одиночку.

Таким образом, разработанный Круком социозэкологический подход к изучению феномена социальности (Crook, 1965, 1979a, 1970b; Crook et al., 1976) ставит во главу угла три основных фактора, оказывающих первостепенное влияние на социальную организацию любого вида: (1) пищевая специализация, (2) характер пространственного распределения кормовых ресурсов (равномерный или мозаичный) и их доступность и (3) пресс хищни-

ков. Следует, однако, отметить, что в качестве ещё одного важного фактора Крук выделяет фактор социальный, отражающий характер внутривидовых взаимодействий, наличие прочных парных связей и проявление заботы о потомстве у самцов. Однако этому фактору не уделяется должного внимания, и большинство приверженцев социоэкологического подхода в изучении феномена социальности ограничивается лишь первыми тремя факторами (Clutton-Brock, 1974a, 1974b).

Ещё один аспект, тесно связанный с феноменом социальности, касается социального поведения, которое в своих наиболее сложных формах проявляется только в группировках постоянного состава (Alexander, 1974; Blumstein, Armitage, 1997, 1998). Выражаясь иначе, эволюция социального поведения и группового образа жизни теснейшим образом взаимосвязаны. Полагают, что эволюционный прогресс социального поведения обусловлен, в первую очередь, тем, что оно приумножает изначальные преимущества группового образа жизни, существенно снижает вероятность широкого распространения инфекционных и паразитарных заболеваний и оптимизирует процесс размножения в группировках (Alexander, 1974).

За прошедшие полвека феномену социальности посвящено большое количество исследований, и в процессе их обобщения сформулирован целый ряд гипотез, объясняющих эволюцию социальности в разных систематических группах животных, преимущественно у птиц и млекопитающих, а среди последних – у копытных, хищных, приматов и грызунов. В предлагаемой читателям монографии автор попытался обобщить накопленные за указанный период сведения о феномене социальности у млекопитающих, критически оценить существующие социоэкологические концепции и представить свои взгляды на эволюцию социальности у грызунов, основываясь как на литературных данных, так и на результатах собственных многолетних исследований.

Часть 1

Экологические факторы, способствующие формированию группировок, и их связь с социальной организацией приматов, копытных и хищных

Идеи, сформулированные в работе, посвященной сравнительному анализу социальной организации птиц (Crook, 1965) и, в конечном итоге, воплотившиеся в классическую социозэкологическую концепцию (Crook, 1970b), получили дальнейшее развитие в сравнительных исследованиях социальной организации млекопитающих, в первую очередь, приматов (Crook, 1970a; Eisenberg et al., 1972; Clutton-Brock, 1974b; Hladik, 1975; van Schaik, van Hooff, 1983; Terborgh, Janson, 1986; Janson, 1992; Lee, 1999), а также копытных, хищных и грызунов (Barash, 1974; Geist, 1974; Armitage, 1981, 1999, 2007; Macdonald, 1983; Arnold, 1990a, 1990b, 1993; Focardi, Paveri-Fontana, 1992; Creel, Macdonald, 1995; Blumstein, Armitage, 1997, 1998; Ebensperger, 1998; Lacey, Sherman 2007). Большинство авторов этих исследований ограничилось анализом таких внешних факторов, как пространственное распределение кормовых ресурсов и пресс хищников, которые могут оказывать влияние на структуру группировок (Alexander, 1974; van Hooff, 1988; Chapman et al., 1995; Janson, Goldsmith, 1995; Hass, Valenzuela, 2002). Другой вектор исследований направлен в сторону оценки взаимосвязи между пищевой специализацией, использованием пространства и размером группировок (Aldrich-Blake, 1970; Crook, 1970a; Geist, 1974; Jarman, 1974; Clutton-Brock, Harvey, 1976; Wrangham, 1977a, 1980). Ключевым же всегда оставался вопрос: влияют ли указанные выше экологические факторы на социальную организацию вида, и если да, то каким образом?

1.1. Социозэкология приматов

Приматы, распространенные в субтропических и тропических областях Африки, Азии, Центральной и Южной Америки, населяют преимущественно закрытые лесные биотопы, реже открытые станции (например, саванны). Локальные популяции приматов обычно состоят из мелких субпопуляционных образований (демов), которые территориально изолированы друг от друга географическими барьерами. В каждом деме, как правило, насчитывается несколько группировок, занимающих охраняемые либо неохраняемые участки обитания, которые в той или иной степени перекрываются с соседними участками либо полностью разделены в пространстве (Crook, 1970a).

Благодаря широкомасштабным полевым исследованиям, за последние 60-70 лет накоплен обширный материал о социальной организации приматов. Уже к середине 70-х годов прошлого столетия были получены данные об экологии и поведении примерно 100 из 185-190 ныне существующих видов этого отряда. Поэтому, без всякой натяжки, можно сказать, что при-

маты, в плане социального поведения, пожалуй, – самый изученный из всех отрядов млекопитающих.

В социальной организации приматов обнаруживаются хорошо выраженные межвидовые различия. Существуют вариации социальной структуры и в разных популяциях одного вида. Однако каждому виду всё же присущ определённый, наиболее часто встречающийся тип социальной организации. Особи одних видов ведут преимущественно одиночный образ жизни, у других преобладают небольшие семейные группы, а у третьих – крупные группировки, в которых насчитывается несколько десятков и даже сотен особей. Число самцов и самок в группировках приматов может быть примерно равным, однако чаще число самок намного превосходит число особей противоположного пола. У ряда видов крупные группировки периодически разделяются на мелкие подгруппы, которые перемещаются и кормятся относительно автономно. У других видов ничего подобного не происходит, и группировки в любых ситуациях ведут себя как единое целое. Размеры групповых участков обитания у разных видов также широко варьируют – от 0.01 до 50 км² (Jolly, 1972).

Вопрос о связи экологических факторов с социальной организацией приматов стоит во главе угла подавляющего большинства сравнительных исследований (Crook, Gartlan, 1966; Crook, 1970a; Eisenberg et al., 1972; Clutton-Brock, 1974b; Hladik, 1975; van Schaik, van Hooff, 1983; Terborgh, Janson, 1986; Janson, 1992). Многие исследователи, пытаясь обнаружить эту связь, оценивали корреляцию между такими параметрами, как распределение предпочитаемых кормов и биотопов, характер использования пространства и размер группировок. В результате они пришли к заключению, что у видов, потребляющих сходные корма и предпочитающих сходные биотопы, формируется однотипная социальная организация. Следовательно, между экологией и социальной организацией вида может существовать тесная взаимосвязь (Crook, Gartlan, 1966).

Однако не все исследователи солидарны с такой точкой зрения. Некоторые ставят под сомнение возможность обнаружения зависимости между социальной организацией вида и условиями обитания (Clutton-Brock, 1974b). Главный аргумент, на который ссылаются критики и который заставляет усомниться в широко распространенных социоэкологических концепциях, заключается в том, что разные виды реагируют на одни и те же экологические условия по-разному. И если в процессе эволюции у какого-либо вида вырабатывается новая адаптация, то её появление может быть обусловлено не только действием экологических факторов, но и филогенетической историей вида (так называемая филогенетическая инерция), а также наследственностью (Struhsaker, 1969; Chalmers, Rowell, 1971; Chalmers, 1973). Поэтому в процессе эволюции у видов, не имеющих близкого родства, могут формироваться разные структуры со сходными функциями. Это правило, относящееся, прежде всего, к морфофизиологическому генезису, несомненно, распространяется и на эволюцию сложных форм поведения и социальной организации в целом (Clutton-Brock, 1974b).

Ещё одна проблема заключается в том, что выбор экологических факторов, ответственных за формирование того или иного типа социальной структуры, может быть ошибочным. К тому же во многих случаях крайне затруднительно оценить экологические различия, связанные с прессом хищников или характеристиками биотопов, которые, как полагают социологи, обуславливают наличие разных вариантов социальной структуры (Clutton-Brock, 1974a).

Поскольку наличествуют разные, порой полярно противоположные, точки зрения на эволюцию социальных систем у приматов, возникает необходимость осветить их подробнее.

1.1.1. Изменчивость социальной структуры у приматов

Вариации социальной структуры у приматов довольно разнообразны. Разработано несколько вариантов её классификации, различающихся в деталях (Crook, Gartlan, 1966; Crook, 1970a; Hinde, 1974). Ниже приведена одна из наиболее распространенных классификаций, авторы которой выделяют четыре основных типа социальной структуры (van Schaik, van Hooff, 1983).

Тип I – *особи-одиночки*, занимающие частично или полностью обособленные участки обитания во все сезоны года, за исключением периода спариваний; участки обитания самцов в период спариваний могут перекрываться с участками одной или нескольких самок (в последнем случае речь идёт о существовании полигинии); частота контактов с сородичами относительно низка; наиболее тесные социальные связи характерны только для самок с детенышами.

Тип II – *моногамные семейные группы*, представленные парами взрослых особей с потомством, которое не участвует в размножении, даже если достигает возраста половой зрелости; семейные пары демонстрируют прочность социальных связей и высокую частоту миролюбивых взаимодействий, в особенности таких, как скучивание и груминг, важных для укрепления парных связей; у многих видов самцы проявляют заботу о потомстве.

Тип III – *полигинические (гаремные) группировки (uni-male groups)* с одним размножающимся самцом и несколькими самками с разновозрастным потомством; у одних видов самцы лишь периодически общаются с самками, у других отношения формируются на постоянной основе; полувзрослые самцы выселяются из гаремных группировок и объединяются с другими самцами в однополые группы; социальная организация в гаремных группировках более сложна, чем в семейных группах: самец доминирует над самками, среди которых может формироваться своя иерархия доминирования.

Тип IV – *сложные группировки (multi-male groups)* с несколькими размножающимися самцами и самками и разновозрастным потомством; соотношение полов среди взрослых особей сдвигается в сторону самок (на одного самца приходится от одной до трёх самок); у самцов формируется возрастная иерархия (олигархия), на вершине которой находится несколько

особей приблизительно одного возраста, а среди них выделяется доминант (альфа-самец), получающий преимущество (хотя и не у всех видов) в спариваниях с самками; самцы младшего возраста подчиняются самцам-олигархам, которые кооперируются, чтобы держать в подчинении других особей; самцы демонстрируют коллективные способы защиты от хищников.

Описанные типы социальной структуры указывают на усложнение социальной организации приматов при переходе от типа I к типу IV.

Возможное влияние экологических факторов на структуру группировок и социальную организацию приматов схематически отражено на рис. 1.1.1.

Принято считать, что предковые виды приматов населяли леса, вели одиночный образ жизни с ночной активностью и питались преимущественно плодами деревьев и кустарников, а также беспозвоночными животными (Eisenberg et al., 1972). Поэтому эволюция сообществ приматов изначально проходила в экосистемах тропических лесов. Современные виды приматов также распространены преимущественно в тропических лесах Африки, Южной Америки, Индо-Малайзии и Мадагаскара. Переход к наземному образу жизни у некоторых современных видов произошёл относительно недавно. Среди ископаемых к наземным видам относятся гигантские лемуры (подсем. *Arceolemurinae*), населявшие Мадагаскар, а из современных видов, обитающих в тропиках Старого Света – некоторые представители семейств *Cercopithecidae*, относящиеся к родам *Papio*, *Mandrillus*, *Erythrocebus*, *Theropithecus*, *Macaca* и *Cercocebus*. В семействе *Pongidae* к наземному образу жизни перешли шимпанзе (род *Pan*) и гориллы (род *Gorilla*). Исключительно древесные виды остались только в лесах Южной Америки.

Полагают, что социальная организация современных видов приматов, характеризующаяся своей сложностью и дифференциацией в распределении поведенческих ролей, сформировалась под давлением экологических факторов, оказывающих влияние, в первую очередь, на размер группировок и их сплочённость через укрепление родственных связей (van Schaik, van Hooff, 1983). Для большинства современных видов обезьян с дневной активностью характерны групповой образ жизни и полигиния. Лишь у немногих видов преобладают моногамные пары или особи-одиночки. В последнем случае превалирует промискуитет. Если же преимущественной системой спаривания является полигиния, то её связывают не с охраной территории или кормовых ресурсов, а с монополизацией размножающихся самок (Emlen, Oring, 1977; Bradbury, Vehrencamp, 1977; van Hooff, 1988).

Сравнительные исследования также показывают, что размер группировок во многом определяется внешними условиями (Aldrich-Blake, 1970): у обитателей тропических лесов среднее число особей в группах не превышает 20, а у видов, населяющих саванны, в группировках насчитывается в среднем несколько десятков особей (DeVore, 1963).

Для лесных видов приматов серьёзную угрозу представляют крупные кошачьи, например, леопард, и пернатые хищники, в частности, орлы. У многих видов выработались специфические приёмы защиты от этих хищников: спасаясь от леопарда, обезьяны перебираются на соседние деревья по

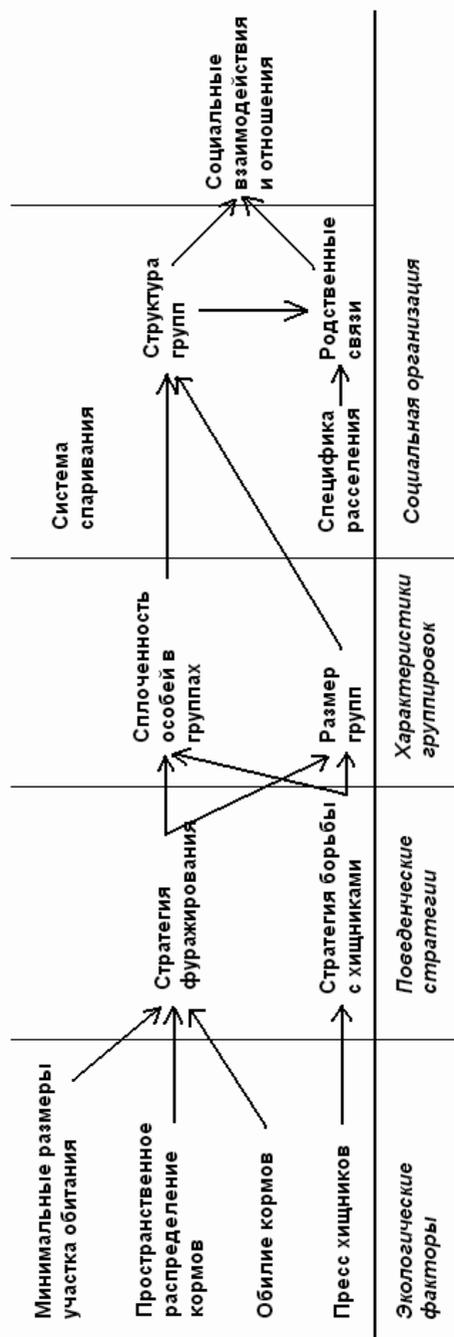


Рис. 1.1.1.1. Схема, отражающая возможное влияние внешних факторов на социальную структуру группировок приматов и их социальную организацию (по van Schaik, van Hooff, 1983, с изменениями).

тонким ветвям, которые не выдерживают веса крупного хищника, а при нападении орла спускаются по стволу дерева вниз и скрываются в густом подлеске.

У приматов, населяющих саванны, и передвигающихся преимущественно по земле, нет возможности укрыться от хищников среди древесной растительности, поэтому при встрече с хищником они либо прибегают к групповой защите, как, например, павианы, либо стараются быстро и незаметно ретироваться. Хищники представляют собой большую угрозу для наземных приматов ещё и потому, что в саванне гораздо меньше, чем в лесу, подходящих мест для ночёвки. Это, как полагают, ещё одна причина формирования крупных группировок у обитателей саванн: чем больше внимательных и пытливых глаз, тем легче заметить приближающегося хищника и вовремя подать сигнал опасности. Лимитирующим фактором, ограничивающим размер группировок, является внутригрупповая конкуренция за кормовые ресурсы (Aldrich-Blake, 1970; Alexander, 1974).

Стараясь разобраться в эволюции социальной организации приматов, исследователи, прежде всего, ставили перед собой следующие вопросы: какие факторы способствуют групповому образу жизни, и каким образом осуществлялся переход от группового образа жизни и полигинической системы спаривания к моногамии?

1.1.2. Теоретические обоснования социальной эволюции приматов

Переход от одиночного к групповому образу жизни, равно как и обратный процесс, может быть обусловлен действием различных внешних факторов, связанных с условиями обитания, хищниками, охраной территории, внутривидовой конкуренцией, пищевой специализацией и другими особенностями биологии приматов.

Специфика предпочитаемых биотопов

Многие исследователи полагают, что у приматов, предпочитающих открытые ландшафты (например, саванны), формированию группировок способствуют именно хищники, и размер группировок определяется балансом двух факторов: пресс хищников и конкуренция за корма (Alexander, 1974). Для лесных видов приматов хищники не столь опасны, и основным лимитирующим фактором, ограничивающим размер групп, у них, как полагают социэкологи, является внутригрупповая конкуренция за кормовые ресурсы (Aldrich-Blake, 1970). Дополнительным фактором, влияющим на размер группы, может быть густота растительности, ограничивающей обзор и препятствующей свободной коммуникации. В открытых биотопах коммуникация между особями практически ничем не ограничена, но в лесу общение в значительной степени затруднено, и это заставляет членов группы держаться ближе друг к другу, чтобы лучше координировать свои действия. Однако в компактных группировках обостряется конкуренция за корма (Aldrich-Blake, 1970; Alexander, 1974). Сравнительные социэкологические исследо-

вания подтверждают правомерность таких умозаключений и показывают, что у видов, обитающих в саваннах, размер группировок в среднем значительно больше, чем у лесных видов (DeVore, 1963; Crook, Gartlan, 1966).

Определённые различия, обусловленные привязанностью к наиболее предпочитаемым биотопам, обнаруживаются и в поведении приматов. У видов, приспособившихся к обитанию в открытых стациях, вырабатывается согласованность действий при кормёжке, при переходах к местам отдыха и на водопое. Подобная координация действий – несомненная адаптация к прессу хищников, поскольку в условиях открытых биотопов особи–одиночки не выживают (Crook, 1970a).

В группировках с несколькими самцами неизбежно обостряется конкуренция за самок. Снижению напряженности конфликтных ситуаций способствует иерархия доминирования среди самцов. Самцы–доминанты обладают преимуществом в доступе к самкам (хотя и не у всех видов), а также к кормовым объектам и наиболее защищенным укрытиям на отдыхе (Altmann, 1962; Hall, DeVore, 1965; Kolata, 1976). Самки в группировках с ярко выраженной иерархией доминирования среди самцов обычно занимают подчинённое положение, и при нехватке кормов оказываются в худшей ситуации (Crook, 1970a).

Таким образом, основное влияние на социальную структуру группировок наземных приматов, населяющих открытые биотопы, оказывают два внешних фактора: кормовые ресурсы (их обилие, характер распределения и сезонная динамика) и хищники (Crook, 1970a).

У дневных видов приматов, населяющих лесные биотопы, в репродуктивных группировках может быть либо один самец (Sugiyama, 1967; Bernstein, 1968; Mason, 1968; Marler, 1969; Aldrich-Blake, 1970; Clutton-Brock, 1974b), либо несколько самцов (Carpenter, 1965; Chalmers, 1968a, 1968b; Clutton-Brock, 1974b). Межвидовые различия в структуре группировок обусловлены, в первую очередь, разнообразием экологических ниш и пищевой специализацией. Среди лесных приматов одни виды преимущественно листоядны, другие питаются плодами деревьев и кустарников, третьи предпочитают незрелые плоды, побеги и кору деревьев, а четвертые кормятся, в основном, насекомыми и другими беспозвоночными. Существуют и микробиотопические предпочтения: одни виды кормятся преимущественно в кронах деревьев, а другие могут заниматься поиском корма на всех ярусах лесной растительности.

Формирование полигинических (гаремных) групп у лесных видов приматов трудно поддаётся объяснению, поскольку лесные экосистемы характеризуются относительно стабильной и богатой кормовой базой. В связи с этим недостаток кормов, который у других видов способствует сокращению числа самцом в группировках (Crook, 1970a; van Schaik, van Hooff, 1983), нельзя причислить к факторам, влияющим на структуру группировок у лесных видов. Возможно, формированию гаремных групп у лесных приматов благоприятствуют более высокая плотность населения, меньшая площадь участков обитания, бóльшая степень их перекрывания, и, как следствие,

повышение частоты контактов с особями своего вида. Однако эти факторы относятся не к экологическим, а к социальным (Crook, 1970a; Mason, 1974).

Иными словами, размер и состав группировок у лесных видов приматов определяется сложным комплексом факторов, в том числе не только экологических, но и социальных. К тому же не все они однозначно определены. В целом же приматологи сходятся во мнении, что неравномерное распределение кормовых ресурсов и сезонные явления, периодически приводящие к нехватке кормов, могут способствовать формированию группировок, в состав которых входит несколько самцов и самок; в условиях равномерного распределения обильных кормов чаще образуются небольшие гаремные группы с одним взрослым самцом (Crook, 1970a; Jones, 1981).

Пресс хищников, конкуренция за корма и пищевая специализация

Приматам свойственны две основные стратегии поведения при встрече с хищниками: затаивание, присущее особям-одиночкам, и бегство, типичное для особей, объединяющихся в группы. Для видов, отличающихся подвижностью и высокой активностью, наиболее характерна вторая из указанных стратегий. Согласно одной из гипотез, наличие эффективных способов обнаружения хищников, снижающих вероятность гибели от них, является единственным фактором естественного отбора, способствующим формированию группировок у видов с дневной активностью (Alexander, 1974). Имеются и эмпирические доказательства того, что с увеличением числа членов группы риск нападения хищников заметно снижается благодаря их своевременному обнаружению (van Schaik et al., 1983). Однако с увеличением размеров группы обостряется конкуренция за корма, снижается количество потребляемой пищи и повышаются затраты энергии на её добывание. Балансом этих двух факторов – конкуренции за корма и прессы хищников – и определяется оптимальная для вида величина группировок, которая изменяется в ту или другую сторону в зависимости от демографической ситуации. Следует отметить, что оптимальный размер группы варьирует в разных популяциях одного вида и, к тому же, меняется от сезона к сезону (Wrangham, 1977a, 1977b, 1980).

Что касается моногамных пар и семейных групп, то их образование, как полагают, происходит в условиях незначительного прессы хищников и обострения конкуренции за кормовые ресурсы. Если же экологические условия благоприятствуют формированию более крупных группировок, то, в первую очередь, образуются гаремные группы (uni-male groups). В процессе их формирования не последнюю роль играет преобладающее расселение молодых самцов и задержка расселения (филопатрия) самок. В крупных группировках может быть либо один размножающийся самец, либо несколько взрослых особей этого пола (multi-male groups), в зависимости от способности последних к монополизации самок (Emlen, Oring, 1977).

Существует ещё одно теоретическое объяснение формирования гаремных группировок у приматов (Crook, Gartlan, 1966; Aldrich-Blake, 1970). Один самец способен оплодотворить многих самок, поэтому самцы в неко-

тором смысле менее ценны для вида по сравнению с самками. Если популяция существует в условиях, при которых кормовые ресурсы периодически истощаются, то для выживания вида вполне оправданным становится снижение численности самцов, благодаря чему конкуренция за корма становится менее острой. В этих условиях прослеживается и другая тенденция: отделение самцов от группировок самок с детёнышами и формирование групп, состоящих исключительно из самцов (так называемых холостяцких групп). Это также способствует ослаблению внутривидовой конкуренции за корма в условиях их дефицита. С началом сезона дождей либо при появлении дополнительных источников корма холостяцкие группы объединяются с гаремными группировками (Crook, 1970a).

Возникает, однако, вопрос: если гаремные группировки образуются в условиях периодического истощения кормовых ресурсов, как, например, в саваннах в сухой сезон, то почему они существуют у видов, населяющих тропические леса с богатыми и легко доступными во все сезоны года кормами? Некоторые исследователи полагают, что гаремные группировки формируются у тех лесных видов, которые питаются преимущественно высококалорийными кормами – плодами деревьев и кустарников, и, поскольку плодоношение приурочено к определённой сезону, то в другие сезоны года возникает дефицит кормов, провоцирующий при высокой плотности населения, характерной для лесных видов, уже описанный выше процесс формирования гаремных группировок (Crook, 1970a; Aldrich-Blake, 1970). Другие исследователи придерживаются мнения, что формирование гаремов (uni-male groups) и сложных группировок (multi-male groups) у лесных видов в значительной мере зависит от плотности населения: в разреженных популяциях преобладают гаремные группы, а в популяциях с высокой плотностью населения группировки становятся более крупными и сложными за счёт задержки расселения взрослеющих самцов, а также за счёт включения в их состав самцов-одиночек (Eisenberg et al., 1972).

Сравнительный анализ также показывает, что у ночных видов приматов, в сравнении с дневными, размеры тела существенно меньше, и для них характерны лишь небольшие, чаще семейные, группы. Наземные виды приматов крупнее лесных, и у них формируются группировки, в состав которых может входить несколько десятков особей. Плодоядные виды обычно мельче листоядных, но живут крупными группировками, занимающими обширные участки обитания, при этом их площадь коррелирует с размером группировок. У листоядных видов плотность популяции обычно выше, чем у плодоядных, но снижается с увеличением размеров тела особей, при этом соотношение полов в группировках сдвигается в пользу самок. Таким образом, преобладание той или иной системы спаривания у приматов может быть связано с размерами тела и пищевой специализацией (Clutton-Brock, Harvey, 1977).

Наряду с этим, выявлены и другие закономерности. Так, например, половой диморфизм у видов с гаремными группами проявляется отчетливее, чем у видов, ведущих семейно-групповой образ жизни; кроме того, у пер-

вых длина клыков существенно больше, что обусловлено их повышенной агрессивностью к сородичам (Clutton-Brock, Harvey, 1977; Clutton-Brock et al., 1977; Harvey et al., 1978a, 1978b). Самцы тех видов, у которых формируются сложные группировки, отличаются более крупными семенниками (Harcourt et al., 1981; Harcourt, Harvey, 1984). Относительные размеры мозга больше у плодоядных видов в сравнении с листоядными, равно как и у видов с гаремными группами в сравнении с теми, которые ведут семейно-групповой образ жизни (Clutton-Brock, Harvey, 1980; Harvey et al., 1980).

В заключение остается отметить, что, несмотря на множество гипотез, взаимосвязь между экологическими факторами и социальной организацией приматов до сих пор не вполне понятна.

1.1.3. Типология социальных систем приматов

В работах Крука и Эйзенберга с соавторами (Crook, Gartlan, 1966; Eisenberg et al., 1972) разработана еще одна типология социальных систем приматов, в которой выделены пять категорий – одиночные особи, моногамные пары, гаремные группы, группировки, периодически разделяющиеся на подгруппы, и сложные группировки, не разделяющиеся на подгруппы. Ниже приведены краткие характеристики этих категорий с соответствующими пояснениями и примерами.

Одиночный образ жизни

Теоретически обосновано и, к тому же, экспериментально подтверждено, что для малоподвижных животных наиболее выгодной стратегией выживания является одиночный образ жизни, поскольку группирование чревато для них массовой гибелью в случае обнаружения хищником (Tinbergen et al., 1967; Taylor, 1976). Все приматы, активность которых приурочена к темному времени суток, в частности, полуобезьяны (подотряд Prosimii), ведут скрытный образ жизни и имеют покровительственную окраску – это помогает им спастись от хищников. Особи-одиночки занимают небольшие участки обитания, и за сутки перемещаются на значительно меньшее расстояние, чем сходные с ними по размерам дневные приматы, например, игрунковые (сем. Callithricidae). Одиночный образ жизни особенно характерен для медленно передвигающихся лори (сем. Lorissidae). Напротив, более подвижные галаговые (сем. Galagidae) обычно объединяются в небольшие группы (Jolly, 1972).

В светлое время суток ночные приматы, спасаясь от хищников, используют различные укрытия, в особенности дупла деревьев, либо устраивают себе гнёзда из листьев. Иными словами, малые размеры тела и активность, приходящаяся на темное время суток, предопределяет одиночный образ жизни ночных полуобезьян, тогда как особям дневных видов необходимо объединяться, чтобы, как полагают социоэкологи, успешнее противостоять хищникам. Тот факт, что все дневные виды обезьян живут группами, свидетельствует в пользу гипотезы, согласно которой эволюция социальности

среди приматов связана, прежде всего, с переходом от ночного образа жизни к дневному, и до некоторой степени обусловлена переходом на другие корма (Jolly, 1972; Eisenberg et al., 1972).

В качестве примера ночного вида приматов, для которых типичен одиночный образ жизни, можно указать, прежде всего, на толстого, или медленного, лори, *Nycticebus coucang*. Ареал этого вида, распространённого в Юго-Восточной Азии, охватывает Индокитай, Малайский полуостров, острова Суматра, Борнео и Яву, а также расположенные рядом более мелкие острова. Размеры толстого лори небольшие – длина тела от 26 до 38 см, вес от 0.8 до 1.6 кг. Другие характерные признаки – плоская морда, крупные глаза, позволяющие хорошо видеть в темноте, небольшие уши, рудиментарный хвост и густая шерсть. Этот вид относится к немногим ядовитым млекопитающим: на внутренней стороне локтевого сгиба имеется небольшая припухлость, содержащая специфическую железу, вырабатывающую маслянистый секрет. Секрет слизывается животным и, смешиваясь со слюной, становится ядовитым. Помимо защитной функции, ядовитый секрет играет важную роль в ольфакторной коммуникации, поскольку передаёт информацию о поле, возрасте и состоянии здоровья особи (Tenaza et al., 1969; Соколов, 1973, 1990; Nekaris et al., 2010).

Толстые лори обитают как в вечнозелёных, так и листопадных лесах, предпочитают дождевые леса с густыми кронами, и никогда не спускаются на землю. В течение дня они спят, спрятавшись в густой растительности или дуплах деревьев, а ночью отправляются на поиски корма, передвигаясь очень медленно и осторожно, практически бесшумно. Питаются преимущественно насекомыми и фруктами, мелкими позвоночными животными, например, ящерицами, а также яйцами птиц и различными растениями. Во время охоты зверьки осторожно подкрадываются к добыче, а затем быстрым движением хватают её передними лапами. Иногда зверёк висит, уцепившись задней лапой за ветку, а передние конечности оставляет свободными для захватывания пищи, которую и поедает в такой позе. В зимнее время значительную часть рациона толстого лори составляют древесные соки (Nekaris et al., 2010).

Беременность у самок толстого лори длится около 190 дней, и по её окончании на свет появляется чаще всего один детёныш. Первое время он постоянно висит на теле матери, крепко ухватившись за шерсть на её животе. Через две недели детёныш начинает кормиться самостоятельно, и самка периодически оставляет его одного в кроне дерева. Перед этим она облизывает детёныша, чтобы защитить своим ядом от хищников. Через 5-7 месяцев детёныш предпринимает самостоятельные прогулки, а в возрасте около 2 лет становится половозрелым и полностью независимым от матери (Tenaza et al., 1969).

В популяциях толстого лори взрослые особи обычно держатся по одиночке. Однако в сезон размножения спонтанно возникают временные агрегации из нескольких самцов, преследующих какую-нибудь рецептивную самку и периодически спаривающихся с ней (Elliot, Elliot, 1967).

Для толстого лори характерна территориальность, т.е. активная охрана участка обитания, который к тому же маркируется запаховыми метками. С этой целью зверёк опрыскивает мочой свои лапы и оставляет по пути следования пахучие следы, на которые обращают внимание его сородичи. Самцы обычно агрессивно реагируют на других особей своего вида, однако их территория может перекрываться с территориями нескольких самок (Daschbach, 1983).

Моногамия

Моногамия обнаруживается в разных систематических группах приматов: у полуобезьян (сем. Lemuridae), видов Нового Света (сем-ва Callithricidae и Cebidae), видов Старого Света (сем. Cercopithecidae), а также у гиббонов (сем. Hylobatidae) (van Schaik, van Hooff, 1983). Моногамные виды Старого Света отличаются более крупными размерами тела, а также тем, что в каждой семье выращивается только один детёныш. У моногамных приматов Нового Света размеры тела существенно меньше, но в семье может быть либо один, либо два детёныша.

Согласно одной из точек зрения, моногамные пары образуются в том случае, если самка, выкармливающая детёнышей, не в состоянии обходиться без помощи самца (Clutton-Brock, Harvey, 1977). Возникновение моногамии у приматов Старого и Нового Света объясняется разными причинами (van Schaik, van Hooff, 1983). У приматов Старого Света самки, как полагают, не нуждаются в помощи самцов при воспитании детёнышей, и переход к моногамии обусловлен тем, что комбинация факторов, связанных с конкуренцией за кормовые ресурсы и прессом хищников, благоприятствует формированию небольших семейных групп. Все моногамные виды, отличающиеся относительно крупными размерами, за исключением гиббонов, обитают в лесах, где нет опасных для них хищников. В этих условиях образованию агрегаций взрослых особей препятствует острая конкуренция за кормовые ресурсы. Тигры и леопарды представляют серьёзную угрозу для крупных обезьян, но этих хищников нет ни на Мадагаскаре, где обитают моногамные представители семейства индриевых (Indridae), ни на островах Индонезии (Mentawai Islands), где живут моногамные тонкотелы (Colobinae) (van Schaik, van Hooff, 1983).

Один из типичных моногамов Нового Света, живущих семейными группами – обыкновенная игрунка, *Callithrix jacchus*, обитающая в тропических лесах на северо-востоке Бразилии. Этот вид населяет самые разнообразные места обитания – береговые, сухие, галерейные и сезонные леса, а также бразильскую саванну. Как и все представители семейства игрунковых (Callithricidae), отличается небольшими размерами: длина тела 18.5-25 см, длина хвоста 29-35 см, масса тела самок и самцов в среднем составляет 236 и 256 г, соответственно (Соколов, 1973, 1990; Alonso, Langguth, 1989).

Обыкновенные игрунки – преимущественно растительоядные приматы. Основу их рациона составляет древесный сок, камедь и латекс, семена и плоды, цветы, нектар и грибы. Насекомые и их личинки, мелкие рептилии и

амфибии, птицы и их яйца служат дополнительным источником белка и жиров. Размножаются круглогодично. Беременность длится 144-146 дней, и самка за год обычно приносит два выводка, в которых чаще бывает два (60%), реже (40%) один или три детёныша. Первые три недели взрослые особи носят детёнышей на себе, а позднее малыши учатся передвигаться самостоятельно. Мать кормит детёнышей молоком около 6 месяцев. Самостоятельными молодые особи становятся в возрасте 14 месяцев (Rothe, 1975; Ingram, 1977; Yamamoto et al., 2010).

Активность игрунок начинается приблизительно через полчаса после восхода солнца и длится 11-12 часов. Незадолго до заката они возвращаются на место ночёвки – обычно это дерево с густой кроной, увитой лианами. Около 35% светлого времени суток игрунки тратят на поиск корма (за день проходят 0.5-1 км), 10% – на груминг и до 50% – на отдых (Yamamoto et al., 2010).

В популяциях обыкновенной игрунки существуют два типа группировок: небольшие семейные группы, объединяющие пару взрослых особей с потомством, и сложные группировки, в состав которых может входить несколько взрослых неродственных самцов и самок (Abbott, 1984; Epple, 1975; Rothe, 1974, 1975, 1978; Sutcliffe, Poole, 1984).

Семейные группы, в которых насчитывается от 3 до 15 членов, состоят из пары взрослых особей и разновозрастного потомства. Группы занимают охраняемые и маркируемые участки обитания площадью от 1 до 8 га, которые частично перекрываются. Размер групповой территории зависит, в основном, от плотности деревьев, дающих камедь. В зоне перекрывания территорий регулярно отмечаются агрессивные взаимодействия между особями-соседями. Конфликты обычно разрешаются без драк, но сопровождаются громкими угрожающими криками (Epple, 1970; Vox, 1975a, 1975b; Vox, Maclean, 1975; Hubrecht, 1985; Stevenson, Rylands, 1988; Digby, Barreto, 1993; Lazaro-Perea, 2001).

В сложных группировках взаимодействия между особями преимущественно агонистические, особенно в первые дни после их формирования. В результате этих взаимодействий в группировках устанавливается иерархия доминирования. Доминирующий самец и доминирующая самка образуют размножающуюся пару, а у подчинённых самок репродуктивные функции и секреция половых гормонов подавляются (Epple, 1975; Abbott, 1984, 1987; Abbott et al., 1988).

Взаимоотношения между членами семейной группы можно охарактеризовать как преимущественно миролюбивые, однако периодически отмечаются агонистические взаимодействия (преследования и борьба), которые носят характер игры. В семейных группах устанавливается строгая иерархия доминирования: взрослые особи доминируют над всеми остальными членами группы, а молодяк старшего возраста доминирует над младшими особями (Abbott, 1984; Evans, Poole, 1984; Sutcliffe, Poole, 1984). Пол, по-видимому, не влияет на социальный статус (Digby, 1995), хотя имеются данные о том, что среди самцов устанавливается одна иерархия доминиро-

вания, а среди самок – другая (Epple, 1970, 1975; Vox, Maclean, 1975; Rothe, 1975, 1978). Наблюдения в неволе также показывают, что при ограничении доступа к корму доминирующее положение в семейной группе может занимать взрослая самка (Tardif, Richter, 1981).

Наиболее тесная социальная связь устанавливается между половыми партнёрами, которые часто инициируют груминг друг друга (Rothe, 1974; Vox, 1975b; Woodcock, 1978; Stevenson, Rylands, 1988; Alonso, Langguth, 1989). Игровые и агонистические взаимодействия чаще всего отмечаются между взрослыми (доминирующими) и полувзрослыми (подчинёнными) членами семьи, а также между молодыми особями из одного выводка. Наибольшее число игр зарегистрировано между особями одного возраста (Vox, 1975b; Ingram, 1977; Stevenson, Poole, 1982).

Молодняк в семейных группах принимает активное участие в охране территории и воспитании детёнышей (Vox, 1975a, 1975b; Lazaro-Perea, 2001). Размножение молодых самок в семейных группах подавлено из-за низкой секреции лютеинизирующего гормона вследствие постоянного присутствия доминирующей самки – основательницы семьи (Abbott et al., 1981; Abbott, 1985, 1988). Однако молодые самки принимают активное участие в воспитании детёнышей, рождённых доминирующей самкой (Stevenson, Rylands, 1988). Помощь в воспитании детёнышей оказывают и другие члены группы, в том числе взрослый самец – основатель семьи (Vox, 1975a, 1977; Ingram, 1977; Tardif et al., 1993).

Кооперация в семейных группах проявляется не только в совместном воспитании детёнышей, но и в том, что члены группы снабжают кормом подрастающий молодняк. Обязанности по воспитанию детёнышей распределяются между членами семьи неравномерно: взрослые особи больше времени носят детёнышей на себе и приносят им корм чаще, чем остальные члены группы. Молодые особи начинают принимать активное участие в переносе детёнышей в возрасте от 10 до 17 мес. (Welker et al., 1981; Ferrari, 1987; Yamamoto et al., 2010). Эксперименты в лабораторных условиях показывают, что кооперация распространяется и на выполнение различных инструментальных задач. В частности, члены группы демонстрировали высокую координацию действий при манипуляциях с аппаратом, позволяющим получить дополнительный корм (Werdenich, Huber, 2002).

Забота о детёнышах у подрастающих самок (alloparenting), характерная для обыкновенной игрунки, типична и для других представителей семейства Callithricidae, у которых молодые самки по достижении возраста половой зрелости не участвуют в размножении, но продолжают оставаться в составе семейной группы (Epple, 1977). Эта особенность биологии мелких представителей семейства Callithricidae отличает их от моногамных видов крупных приматов, обитающих за пределами Южной Америки, в семейных группах которых может быть только одна взрослая самка. Кроме того, у мелких моногамных видов отцовская забота о детёнышах проявляется в большей степени, а самки ведут себя агрессивнее самцов по отношению к чужакам (Epple, 1977; Kleiman, 1977). Иначе говоря, поведение самцов в семейных

группах у мелких приматов Южной Америки более феминизировано по сравнению с самцами крупных видов приматов в других частях света.

Среди приматов Старого Света, для которых характерна моногамия, особо следует выделить гиббонов (сем. *Hylobatidae*). Полагают, что моногамия у гиббонов обусловлена сочетанием двух факторов: практической неуязвимостью для хищников и острой внутривидовой конкуренцией за кормовые ресурсы. Гиббоны обитают в кронах высоких деревьев и, благодаря этому, легко обнаруживают хищников на значительном расстоянии, после чего скрываются, перепрыгивая с дерева на дерево. Характерный для гиббонов тип локомоции (брахиация) требует значительно больших затрат энергии, чем у других видов обезьян. Вследствие этого гиббоны вынуждены сводить к минимуму затраты энергии на добывание корма, и обострение конкуренции за кормовые ресурсы для них крайне невыгодно. Именно поэтому, как полагают, естественный отбор способствовал развитию моногамных отношений у гиббонов (van Schaik, van Hooff, 1983).

Особенности биологии и поведения этих приматов можно рассмотреть на примере белорукого гиббона, или лара, *Hylobates lar*, ареал которого простирается от юго-западного Китая до Малайского полуострова, а также захватывает северо-западную часть острова Суматра и остров Ява. Белорукый гиббон обитает преимущественно во влажных тропических лесах, но встречается также и в сухих лесных массивах, а в горах поднимается на высоты до 2000 м над уровнем моря. В рацион его питания входят, в основном, фрукты и, как дополнение, листья и почки деревьев, а также насекомые. Следует отметить, что наряду с моногамными парами, в популяциях лара встречаются и сложные группы, в которых присутствуют два или три взрослых самца (Carpenter, 1940; Соколов, 1973, 1990; Ellefson, 1974; Yimkao, Srikosamatara, 2006; Reichard, 2009).

Партнёры в семейных парах белорукого гиббона обычно живут вместе всю жизнь. Каждая пара занимает охраняемый участок обитания, о чём регулярно оповещает сородичей голосовыми сигналами (так называемым пением). Пение гиббонов, слышимое на расстоянии до 1 км, представляет собой дуэт семейной пары, к которому иногда присоединяется и детёныш. Полагают, что вокальный дуэт способствует поддержанию прочных парных связей и предотвращает внедрение в семью других самцов и самок. Соло самца выполняет территориальную функцию и служит акустическим маркером охраняемого участка обитания. Исследования показывают, что строго охраняемой является лишь центральная часть участка (core area, рис. 1.1.3.1), тогда как периферия в значительной степени перекрывается с соседними участками (Ellefson, 1974; Raemaekers et al., 1984; Raemaekers, Raemaekers, 1985; Brockelman et al., 1998).

Белорукие гиббоны бодрствуют исключительно в светлое время суток, и общее время их активности составляет 8-9 часов в день. Они покидают место ночёвки с восходом солнца, а возвращаются на отдых приблизительно за три с половиной часа до заката. В течение дня гиббоны тратят на перемещения 24% общего времени активности, на кормёжку – 33%, на отдых –

26%, и 17% – на другие виды деятельности, среди которых особо следует выделить социальный груминг (Yimkao, Srikosamatara, 2006). Социальный груминг, или чистка, инициируется самцами чаще, чем особями противоположного пола. При этом самцы чистят рецептивных самок заметно чаще, чем беременных или кормящих. Самка положительно реагирует на регулярные чистки, инициируемые самцом, и в эти дни спаривание происходит чаще (Barelli et al., 2011).

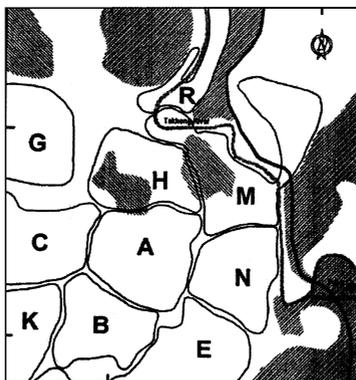


Рис. 1.1.3.1. Распределение семейных участков обитания (A-R) белорукого гиббона, *Hylobates lar*, в одном из районов исследований в Таиланде (Khao Yai National Park). Очерчены только границы охраняемых центральных частей участков (по: Brockelman et al., 1998, с изменениями).

Игровое поведение отмечается относительно редко. Полевые исследования свидетельствуют, что детёныши заняты игрой от 10 мин до 1 ч в сутки. В играх могут принимать участие два или три партнёра (Ellefson, 1974; Brockelman et al., 1998).

Несмотря на моногамию, гиббоны спариваются не только со своими постоянными партнёрами, но и с другими особями. В некоторых случаях отмечается смена партнёра и даже переход от моногамии к полиандрии, когда в семейной группе присутствуют два или даже три самца. В таких группах один из самцов становится наиболее предпочитаемым партнёром и спаривается с самкой чаще других. Установлено, что полиандрические семейные группы возникают путем присоединения к семейной паре взрослого самца, не обладающего собственной территорией (Carpenter, 1940; Palombit, 1994; Reichard, 1995; Brockelman et al., 1998; Sommer, Reichard, 2000; Barelli et al., 2007, 2008, 2011).

Самка спаривается с самцом раз в месяц, беременность длится около полугода и завершается рождением одного детёныша. Мать кормит детёныша молоком в течение двух лет, и он остаётся в семье до достижения половой зрелости, которая наступает в возрасте 8 лет. После этого молодая особь

изгоняется из семьи взрослой особью того же пола и отправляется на поиски брачного партнёра и свободной территории. Средняя дистанция расселения молодняка невелика и составляет около 700 м. В этом многие исследователи видят причину относительно высокого уровня инбридинга в популяциях белорукого гиббона, поскольку родственные особи нередко оказываются ближайшими соседями. Средняя продолжительность жизни белорукого гиббона составляет около 25 лет (Ellefsen, 1974; Brockelman et al., 1998; Yimkao, Srikosamatara, 2006; Reichard, Barelli, 2008).

Смещение репродуктивной стратегии в сторону моногамии либо, наоборот, ограниченной полигинии у приматов может зависеть от системы использования пространства и, в частности, от того, практикуется или нет охрана территории (Wrangham, 1977a). Вопрос об охране участков обитания, занимаемых самками, может оказаться ключевым, и если индивидуальная приспособленность самки существенно повышается вследствие охраны участка обитания самцом, то это способствует образованию моногамных пар. Однако эффективно можно охранять лишь относительно небольшие по размерам участки обитания. Минимальный размер территории, в свою очередь, зависит от кормовых ресурсов, необходимых для существования семейной пары или семейной группы на протяжении всего года. Это условие обычно легко выполняется, и у приматов обнаруживается прямо пропорциональная зависимость между размерами группы и площадью участка обитания (Makwana, 1978; Davidge, 1979; Suzuki, 1979; Takasaki, 1981). Одной особи или семейной паре достаточно небольшого участка обитания, круглогодично обеспечивающего его хозяев необходимым количеством корма, особенно, если речь идёт о листовых или всеядных видах. Все моногамные виды приматов Старого Света вполне удовлетворяют этому условию: семейные пары занимают небольшие участки обитания, охраняемые самцами (Kleiman, 1977; Mitani, Rodman, 1979).

Если у приматов Старого Света родительское поведение самцов является следствием семейно-группового образа жизни, то у приматов Нового Света, напротив, забота о потомстве у самцов служит фактором естественного отбора, способствующего эволюции моногамии. У видов, населяющих южноамериканский континент, детёныши постоянно находятся вместе с родителями и никогда не остаются в гнезде одни (Dawson, 1969). При таком подходе к воспитанию детёнышей опека над ними со стороны самцов служит фактором повышения репродуктивного успеха самок. Поскольку самец может оказать существенную помощь только одной из самок, последняя должна монополизировать самца. У предковых видов приматов Южной Америки группировки были полигиническими, поэтому монополизация самцов неизбежно приводила к обострению отношений между взрослыми самками. Эволюционным способом решения этого конфликта и стала моногамия (Simons, 1972; Leutenegger, 1979). Параллельно переходу от полигинии к моногамии уменьшалась масса тела обезьян, поэтому все моногамные виды Нового Света, относящиеся к семействам Callithricidae и Cebidae, отличаются небольшими размерами тела.

Следует отметить, что один из моногамных представителей семейства Cebidae – мирикина, *Aotus trivirgatus* – активна преимущественно в ночное время. Мирикина – обитатель вечнозелёных тропических, галерейных и смешанных листопадных лесов. Распространена от Никарагуа на юг до Аргентины и от Гвианы и Бразилии до Перу и Эквадора. Отличается небольшими размерами: длина тела 24-37 см, длина хвоста 31-40 см, вес 0.9-1 кг. Питается плодами, листьями, насекомыми, мелкими птицами и их яйцами (Moynihan, 1964; Соколов, 1973, 1990).

Днём мирикины прячутся в дуплах либо в густых зарослях лиан и эпифитов на высоте не ниже 10 м от поверхности земли. Наиболее активны в полнолуние, и за ночь проходят до 800 м. Передвигаются вяло и практически бесшумно. Следует отметить, что в Парагвае у этого вида обнаружено смещение активности на светлое время суток, обусловленное, как полагают, присутствием ночных хищников (Moynihan, 1964; Wright, 1985, цит. по: Terborgh, Janson, 1986).

Живут мирикины небольшими семейными группами, в состав которых входит семейная пара и несколько детёнышей разного возраста. Группы занимают охраняемые участки обитания площадью от 3 до 10 га. Члены семейной группы стараются держаться компактно и не удаляются друг от друга более чем на 10 м. При встрече с особями из соседних семейных групп возникают конфликты, в которых участвуют преимущественно самцы. Агрессивное или агонистическое поведение между членами группы отмечается крайне редко. Редок и социальный груминг у взрослых особей – не более одного раза в месяц. В светлые лунные ночи самец играет со своим потомством, они борются, преследуют и нападают друг на друга. Обычно такие игры отмечаются до 4-5 раз в сутки и длятся не более 20 минут. Взрослые самки редко играют с детёнышами (Wright, 1978; Dixon, Fleming, 1981; Hunter, Dixon, 1983).

Половое созревание у самцов наступает в возрасте около одного года. Самки становятся половозрелыми к двум годам. Беременность длится 120-140 дней. Появление детёнышей совпадает с началом сезона дождей (конец сентября – ноябрь). У самки обычно рождается один детёныш, реже – двойня. Первые 3-4 недели детёныш держится на животе родителя, а затем перемещается на спину. Мать носит и нянчит новорожденного только первую неделю его жизни, а далее эту обязанность принимает на себя отец. На второй неделе самка проводит с детёнышем лишь 10-20% времени, остальное время им занимается самец. В 40-дневном возрасте детёныши начинают пробовать есть листву. К пяти месяцам молодые мирикины становятся вполне самостоятельными, но сосут молоко матери до семи месяцев. Примерно в это же время начинаются конфликты между взрослым самцом и детёнышем, поскольку самец препятствует его попыткам взобраться себе на спину. Последнему разрешается находиться на спине родителя только когда семейная группа перемещается с одного дерева на другое. Молодые особи остаются с родителями до 2.5-3 лет, а затем покидают семью (Hunter et al., 1979; Dixon et al., 1980; Dixon, Fleming, 1981; Hunter, Dixon, 1983).

Из того факта, что мирикины активны преимущественно в ночное время, некоторые приматологии (например, van Schaik, van Hooff, 1983) делают вывод, что переход к моногамии у приматов – явление необратимое даже при существенном изменении образа жизни.

Гаремные группы и группировки с несколькими самцами

Если размер группы достаточно велик, и в ней присутствует несколько самок, то возникает альтернатива – либо самцов в группе также может быть несколько, либо единственный самец монополизирует всех взрослых, способных к размножению самок. При дефиците кормов, согласно одной из упомянутых выше гипотез, в составе группы может быть только один самец, поскольку другие самцы, конкурирующие с самками за корма, в этих условиях становятся лишними (Crook, Gartlan, 1966; Aldrich-Blake, 1970). Существование полигинических (гаремных) группировок описано у ряда видов приматов, обитающих в суровых, нередко экстремальных, условиях равнинных и высокогорных саванн, где внутривидовая конкуренция за кормовые ресурсы очень высока: это гамадрилы, *Papio hamadryas* (Kummer, 1968), гелады, *Theropithecus gelada* (Crook, 1966) и патасы, *Erythrocebus patas* (Hall, 1965a). У гелад и гамадрилов отдельные гаремные группы могут объединяться в крупные агрегации (стада), если тому благоприятствует обилие корма, но эти агрегации распадаются, как только кормовые ресурсы истощаются (Aldrich-Blake, 1970).

Если указанная гипотеза верна, то необходимо признать, что формирование гаремных группировок может происходить только под влиянием группового отбора, который, однако, считается неприемлемым для всех приматов, исключая человекообразных обезьян (Maynard-Smith, 1976). В связи с этим факторы естественного отбора, способствующие формированию группировок с разным числом самцов, до сих пор, по признанию некоторых исследователей, остаются “тайной за семью печатями” (Aldrich-Blake, 1970; Clutton-Brock, Harvey, 1976). Высказано предположение, что формирование групп с несколькими самцами может быть специфической адаптацией к прессу хищников, способствующей развитию кооперативной групповой защиты (DeVore, 1963; Eisenberg et al., 1972; Leutenegger, Kelly, 1977), однако эта точка зрения не находит достаточно убедительного подтверждения полевыми исследованиями (van Schaik, van Hooff, 1983). Предполагают также, что существуют межвидовые различия в цене, которую “платят” самцы, оставаясь одиночками, и степень риска попасть в лапы хищнику зависит от условий обитания (Clutton-Brock, Harvey, 1977). Например, у приматов, населяющих африканские саванны, самцы–одиночки настолько уязвимы для хищников, что предпочитают оставаться в группах с самками, несмотря на сопутствующие этому осложнения. Однако есть и альтернатива – присоединиться к группе, состоящей только из самцов, которые способны обороняться от хищников с не меньшим успехом, чем группы самок (Altmann, 1980, цит. по: van Schaik, van Hooff, 1983). Наиболее заметные межвидовые различия, связанные с составом группировок,

проявляются только в одном – в степени монополизации самок (Clutton-Brock, Harvey, 1977; Harcourt, 1978; Wrangham, 1977a). Монополизация самок исключена в единственном случае: если кормовые ресурсы распределены в виде относительно редко расположенных локусов (patches), и каждый локус настолько мал, что в его пределах вся группа целиком разместиться не может и поэтому вынуждена разделиться на подгруппы.

В крупных группировках с несколькими самцами формируется иерархия доминирования во главе с альфа-самцом. Однако социальный статус самца не всегда коррелирует с частотой его спариваний с самками (Kolata, 1976). Более того, в ситуации периодического разделения крупной группировки на мелкие подгруппы подчинённые самцы оказываются на достаточном удалении от самца-доминанта и могут пользоваться этим для успешного спаривания с самками (Clutton-Brock, Harvey, 1977).

Следует отметить ещё одно важное обстоятельство: самцы, входящие в состав одной группы, могут находиться в родственных отношениях. Доминирующий самец обычно терпимо относится к родственным ему подчинённым самцам и даже формирует вместе с ними коалицию, чтобы вытеснить других самцов со своей территории. Такие коалиции описаны, например, у шимпанзе и горилл: в них рекрутируются молодые самцы, которые, взрослея, не покидают группу, а продолжают оставаться в её составе (Harcourt, 1978). У других видов коалиции формируются из взрослеющих родственных самцов, вынужденных покинуть свою группу, но к ним могут присоединяться и неродственные самцы.

К видам с типичными гаремными группами, как уже отмечено выше, относится гелада – обитатель высокогорных плато Эфиопии. Этот вид приматов отличается крупными размерами: длина тела – 50-75 см, длина хвоста – 30-50 см, масса тела самцов составляет в среднем 18.5 кг, масса тела самок – в среднем 11 кг (Crook, 1966; Соколов, 1973, 1990).

Местообитания гелады – травянистые саванны на высоте от 1800 до 4400 м над уровнем моря. Для сна гелады выбирают расщелины или плоские выступы скал, труднодоступные для хищников, а день проводят в поисках пищи на открытой местности. Основу питания этого вида составляют травянистые растения (90%), а также их цветки и семена. Рацион существенно зависит от времени года: в сезон дождей, когда в высокогорной саванне в изобилии появляется свежая трава, она является практически единственной пищей; в сухой сезон гелады переходят на питание стеблями кустарников, корнями и клубнями растений. В пищу идут и насекомые, если те легко доступны (Altmann, 1974; Bernstein, 1975; Iwamoto, 1979).

У гелады формируются элементарные группировки двух основных типов. К первому относятся гаремные (репродуктивные) группировки, в состав которых входят от одного до четырёх взрослых самцов и от одной до двенадцати взрослых самок с детёнышами. Спаривается с самками только один (главный) самец. Число самок в гареме зависит от возраста главного самца и составляет в среднем 3.5 у молодого, 5.4 – у взрослого, и 3.9 – у старого. Главный самец постоянно находится в центре внимания гаремной

группы. Он играет основную роль при защите членов своей группы и нередко занимает лидирующее положение при передвижениях группы и во время кормежки. В других случаях лидерство при перемещениях гаремной группы берут на себя высокоранговые самки. Особи этого пола обычно находятся в близких родственных отношениях. Полузрелые самцы не покидают гаремную группу в течение 4-5 лет, а затем уходят из неё. Самки остаются в составе своей группы, как правило, всю жизнь, и случаи их ухода редки, если только у них не возникает конфликтов с главным самцом. По мере подрастания детёнышей мелкие гаремные группы укрупняются, и наиболее крупные гаремы, в конечном итоге, распадаются с образованием новых, более мелких, гаремов (Crook, 1966; Kummer, 1972; Altmann, 1974; Emory, 1975; Mori, 1979a, 1979b; Dunbar, 1978, 1983b, 1986).

Ко второму типу относятся так называемые холостяцкие группы, в состав которых входят преимущественно молодые и полузрелые самцы, числом до 15, и, в редких случаях, самцы старшего возраста, изгнанные из гаремных групп; последние могут жить и поодиночке. Один из молодых самцов становится лидером и определяет направление передвижений всей группы. Самцы, объединившиеся в холостяцкие группы, относятся агрессивно и к членам гаремных группировок, и к другим холостяцким группам. Агрессивные конфликты в холостяцких группах отмечаются редко, и между самцами обычно устанавливаются тесные и долговременные социальные связи (Crook, 1966; Bramblett, 1970; Kummer, 1972; Mori, 1979a, 1979b; Dunbar, 1978, 1983b, 1986).

Определённого брачного периода у гелад не существуют, однако спаривания в гаремных группах в высокой степени синхронизированы, и все самки в гареме приносят потомство почти одновременно. Продолжительность беременности составляет 5-6 месяцев. Детёныши кормятся молоком матери до полутора лет. Самки достигают половой зрелости в возрасте 4-5 лет, самцы – в возрасте 5-8 лет. Средняя продолжительность жизни гелад достигает 20 лет (Dunbar, Dunbar, 1975; Mori, 1979a, 1979b).

В гаремных группах среди самок устанавливается строгая линейная иерархия, основанная на агонистических взаимодействиях. Доминирующая самка чаще спаривается с главным самцом и приносит больше потомства, чем другие самки. У подчинённых самок обнаруживается положительная корреляция между рангом и числом рождённых и выкормленных ими детёнышей. Доминирующая самка, наравне с другими самками, играет важную роль в выборе главного самца. Если какой-нибудь пришлый самец вознамерится прогнать главного самца из гаремной группы, между ними происходит ожесточённая схватка. Обычно вне зависимости от исхода поединка, самки принимают сторону одного из самцов, а другого прогоняют. Как правило, за главенство в гаремной группе борются самцы из какой-нибудь холостяцкой группы, и её лидер в случае победы становится новым главой гарема. Иногда старый самец остаётся в группе, но не спаривается с самками, хотя принимает участие в уходе за детёнышами наравне с новым главным самцом (Crook, 1966; Dunbar, Dunbar, 1975, 1977; Mori, 1979a,

1979b; Dunbar, 1980, 1983b; Mori, Dunbar, 1985). При смене самца в гареме секреция пролактина у беременных самок резко снижается, и это приводит к выкидышам. Подобный феномен рассматривается как биологическая адаптация, позволяющая самкам сокращать энергетические затраты, связанные с беременностью, поскольку при захвате гарема новый самец может убить потомство предыдущего самца, однако подобного обычно не происходит (Mori, 1979a, 1979b; Dunbar, 1980, 1983b; Mori, Dunbar, 1985).

Среди самок в гаремных группах устанавливаются прочные социальные связи, основой которых служит взаимный груминг. Эти связи не нарушаются ни во время течки, ни во время родов, и не зависят от таких событий, как смерть отдельных членов группы или смена главного самца в гареме. Прочность социальных связей обеспечивается родственными отношениями самок. У каждой самки имеется один или два постоянных партнёра по грумингу, и эти партнёры нередко объединяются, чтобы оказать противодействие другим членам гарема. Прочные парные связи формируются и у главного самца с некоторыми самками, при этом число самок, являющихся партнёрами главного самца по грумингу (в среднем 1,9), не зависит ни от размера гарема, ни от возраста самца. Анализ взаимодействий между членами гарема показывает, что постоянными социальными партнёрами главного самца являются лишь те самки, которые не имеют постоянных партнёров по грумингу среди особей своего пола (Dunbar, 1979, 1983a, 1983b).

У гелады не существует территориальных отношений, и, если позволяют условия, несколько гаремных групп могут кормиться на одном общем участке обитания. Так формируются крупные стада, в которых может насчитываться свыше 300 особей. Во время кормёжки гаремные группы объединяются во временные агрегации, и в крупном стаде может быть несколько таких агрегаций. При этом автономность гаремных групп сохраняется, и тесные социальные взаимодействия, в особенности, груминг, отмечаются только между членами одного гарема. Наиболее высокая социальная активность отмечается в утренние часы сразу после ночёвки. В дневное время гелады занимаются, в основном, поисками корма. Второй пик социальной активности отмечается вечером, перед ночлегом. Агрессивные конфликты в гаремных группах происходят редко. В подавляющем большинстве случаев агрессия направлена на особей из других гаремных групп. Чаще всего такие конфликты инициируются самками, и к ним присоединяются партнёры с обеих сторон, независимо от пола (Bernstein, 1975; Kawai, 1979; Dunbar, 1983b; Kawai et al., 1983).

Помимо крупных стад, у гелады формируются более мелкие, но, тем не менее, относительно устойчивые ассоциации. В их состав может входить несколько гаремных группировок, члены которых находятся в определённом родстве. Такие ассоциации перемещаются и кормятся в пределах одного обширного участка обитания. Период существования ассоциаций составляет 8-9 лет, а затем они распадаются на отдельные гаремные группировки, которые впоследствии могут объединяться в новые ассоциации (Kawai, 1979; Mori, 1979b).

У ряда видов существуют крупные группировки, разделяющиеся во время кормёжки на мелкие подгруппы, которые вновь объединяются перед ночевкой (fission-fusion strategy). Пример вида с подобной стратегией поведения – белочий саймири, *Saimiri sciureus*. Его ареал простирается от северных районов Южной Америки на юг до Перу, Боливии, Парагвая и Бразилии. Размеры этих приматов небольшие: длина тела составляет 25-36 см, длина хвоста достигает 40 см, вес самцов варьирует от 950 до 1500 г, вес самок – от 650 до 900 г (Соколов, 1973, 1990; Сое, Levine, 1981).

Белочий саймири обитает в различных типах тропических лесов. Для этого вида, как и для многих других, живущих группами, характерна дневная активность. Рацион питания составляют, в основном, фрукты, орехи и насекомые; в пищу идут также яйца птиц и птенцы. Группировки саймири, в которых насчитывается от 10 до 100 особей, занимают участки обитания площадью от 80 до 110 га. Крупные группировки днём разделяются на мелкие подгруппы, кормящиеся относительно автономно. Во время кормёжки они могут растягиваться на десятки метров (Klein, Klein, 1975).

Перемещения саймири отмечаются чаще всего в утренние и вечерние часы, когда члены группировок держатся более компактно, а кормёжка – в дневные часы. В составе типичной группировки насчитывается 6% взрослых самцов, 29% взрослых самок, 13% молодых самцов, 32% полувзрослых особей и 20% детёнышей. Ядро группы составляют взрослые самки с детёнышами. Репродуктивные циклы самок синхронизированы. В сезон спариваний, длящийся от 1 до 3 месяцев, масса тела и размеры самцов увеличиваются приблизительно на 20%. По завершении сезона спариваний и последующей беременности, продолжительность которой составляет 155-170 дней, у самок рождается, чаще всего, по одному детёнышу. После рождения детёныш перебирается на спину матери и находится там постоянно. В возрасте 3-4 недель он становится более самостоятельным, и к нему начинают проявлять интерес другие члены группы, в особенности взрослые самки, у которых нет своего потомства. Детёныши кормятся молоком матери около шести месяцев. Половозрелыми молодые самки становятся в возрасте 2.5 лет, а молодые самцы – на 2-3 года позднее (Mason, 1974; Сое, Levine, 1981; Baldwin, 1985; Boinski, 1987, 1988).

Среди взрослых самцов в группировках саймири устанавливается линейная иерархия доминирования, основанная на агонистических формах поведения. Самцы инициируют в группе подавляющее большинство (75%) социальных взаимодействий, львиная доля которых (85%) адресована самкам. В сезон спариваний поведение самцов существенно меняется, становится более агрессивным, и линейный порядок доминирования проявляется более отчетливо. Однако влияет ли социальный ранг самцов на успех спаривания с самками, не установлено (Green et al., 1972; Alvarez, 1975; Strayer et al., 1975; Baldwin, 1985). Наблюдения в неволе позволяют предположить, что линейная иерархия доминирования складывается и у самок. Показателем высоко социального статуса, помимо прочего, служит имитация садки на особей своего пола (Talmage-Riggs, Ansel, 1973). У этих приматов эле-

менты полового поведения тесно взаимосвязаны с демонстрацией доминирования–подчинения, и принятие позы, приглашающей партнёра к садке, характерно для подчинённых особей обоих полов (Zuckerman, 1932; Jones, 1981).

Подгруппы в группировках саймири объединяют преимущественно родственных особей одного пола и возраста. Родственные связи наиболее прочны среди самок. Подгруппы, состоящие из особей этого пола, отличаются наибольшей сплочённостью, и в их состав редко включаются самки из других подгрупп. Самцы, как молодые, так и взрослые, также объединяются в самостоятельные подгруппы на основе индивидуального предпочтения. Такие подгруппы, однако, менее стабильны, и в их состав могут приниматься неродственные самцы. Взаимодействия между взрослыми самцами отмечаются относительно редко, за исключением сезона спариваний (Fairbanks, 1974; Hopf, 1978; Scollay, Judge, 1981). Подгруппа, объединяющая взрослых самок с детёнышами, представляет собой социальное ядро всей группировки, и на нём сосредоточено внимание всех других подгрупп (Fairbanks, 1974).

Существенную роль в социальной организации группировок саймири выполняют игровые взаимодействия, в которых демонстрируются элементы агонистического поведения, способствующие в дальнейшем установлению иерархических отношений. Игры наиболее распространены среди молодых особей и занимают у них, по некоторым наблюдениям, от 1.5 до 3 часов в день (Baldwin, Baldwin, 1973).

Заботу о детёнышах в группировках саймири проявляют не только матери, то и другие особи, чаще всего взрослые самки и молодые самцы. Эта забота проявляется преимущественно в защите (перетаскивании) детёнышей в случае угрозы со стороны других членов группы. Взрослые самки чаще защищают детёнышей в возрасте 1-5 недель, а молодые самцы – более взрослых детёнышей, возраст которых составляет 5-7 недель (Hunt et al., 1978a).

Формирование крупных группировок у приматов нередко объясняют, как уже отмечено выше, необходимостью более эффективной защиты от хищников. Подобного можно было бы ожидать и у беличьего саймири. Однако, как показывают наблюдения, особи, отвлекшиеся на время от кормёжки, концентрируют свое внимание не на внешнем окружении, что чрезвычайно важно для своевременного обнаружения хищников, а на других членах группировки (Caine, Marra, 1988). Это обстоятельство, характеризующее социально ориентированное поведение беличьего саймири, плохо сочетается с гипотезой о взаимосвязи между хищниками и эволюцией социальности у приматов, вызывающей обоснованную критику её противников (van Schaik, van Hooff, 1983). С другой стороны, для подобного поведения имеются определённые основания, поскольку пресс хищников в популяциях беличьего саймири очень слаб (Jones, 1981).

Примером вида, у которого формируются крупные, не распадающиеся группировки с несколькими размножающимися самцами и самками, является

ся анубис, *Papio anubis*. Это представитель крупных приматов: длина тела составляет 48-76 см, длина хвоста – 38-58 см; масса тела самцов, достигающая 25 кг, значительно превышает массу тела самок (в среднем около 15 кг). Ареал анубиса охватывает большую часть Центральной Африки и простирается от Мали до Эфиопии, а на юге доходит до Танзании. Как и все павианы, анубисы населяют, главным образом, саванны, предпочитая биотопы с густым древостоем и обилием кустарниковой растительности, но встречаются и в лесах (Соколов, 1973, 1990).

Анубисы всеядны, хотя питаются, главным образом, плодами деревьев и кустарников, молодой травой, кореньями и клубнями растений. Помимо растительной, анубисы употребляют и животную пищу: их добычей нередко становятся позвоночные небольшого и среднего размера, в том числе мелкие обезьяны и парнокопытные, а также яйца птиц и насекомые. Чаще всего хищничество отмечается у самцов (Strum, 1983).

Размножение анубисов протекает круглый год. Беременность длится около 180 дней, и у самок рождается, как правило, по одному детёнышу. В возрасте около 1 года детёныши отлучаются от материнской груди, а в возрасте 5-8 лет становятся половозрелыми. Самцы в этом возрасте обычно покидают родительскую группу, а самки нередко остаются в ней на всю жизнь. В дикой природе продолжительность жизни анубиса составляет от 25 до 30 лет. Как и многие виды приматов Старого Света, анубисы активны в светлое время суток и передвигаются преимущественно по земле на четырёх конечностях с поднятым вверх изогнутым хвостом. Для ночного отдыха они забираются на деревья или труднодоступные для хищников скалы (Harding, 1976; Owens, 1976; Lejeune, 1986a).

У анубиса формируются группы, или стада, в которых насчитывается от 15 до 150 особей (чаще от 40 до 80, в среднем 64 ± 7 особей) (Kummer, 1972; Lejeune, 1986a). Состав групп непостоянен, и отдельные особи могут покидать группу либо, наоборот, присоединяться к ней. Так, в одной из находившихся под наблюдением группировок, занимавшей участок обитания площадью около 850 га, насчитывалось 13-15 взрослых самцов, 20-21 взрослая самка и 29-32 детёныша. Соотношение полов составляло 0.76 : 1 в пользу самок (Lejeune, 1986a). Стада анубисов обычно избегают друг друга, но при встрече могут проявлять и взаимную агрессию (Harding, 1976). Во время кормёжки стадо обычно не разделяется на мелкие подгруппы. Однако в районах, характеризующихся относительно бедной кормовой базой, крупные стада могут разбиваться на небольшие группы, которые, однако, нестабильны, и в их составе не всегда бывают взрослые самцы (Kummer, 1972).

Между членами одного стада устанавливаются сложные социальные отношения с ярко выраженной иерархией доминирования. Доминирующее положение всегда занимают старшие по возрасту и наиболее опытные самцы, среди которых выделяется самый сильный – альфа-самец, или вожак. Он пользуется особыми преимуществами: претендует на самую лакомую пищу, выбирает наиболее удобное место для отдыха и спаривается с самками в первую очередь. Самки в состоянии эструса находятся под его полным

контролем, так что большинство детёнышей в стаде – потомство альфа-самца (Packer, 1979a, 1979b). С другой стороны, преимущество в размножении может получать тот самец, у которого пик половой активности совпадает с периодом наибольшей рецептивности самок, и не всегда им является альфа-самец (Bercovitch, 1989). Репродуктивный успех подчинённых самцов в стадах анубиса зависит также от тактики и последствий агрессивных столкновений с высокоранговыми самцами, от степени монополизации рецептивных самок альфа-самцом, от образования коалиций с другими самцами и от целого ряда других факторов (Packer, 1979b). Всё это направлено на снижение степени инбридинга в стадах анубиса.

Забавно, но самцы анубиса могут на время отнимать детёнышей у самок и использовать их в качестве своеобразного “инструмента”, с помощью которого повышают свой относительный социальный ранг и минимизируют вероятность нападения со стороны других самцов. Такая ситуация потенциально опасна для детёнышей, которые могут пострадать в агрессивных конфликтах, однако поскольку самцы проявляют самую активную заботу о них (носят на себе, чистят, защищают), детёныши в этой ситуации получают и определённые преимущества (Packer, 1980). В качестве “инструмента” снижения вероятности агрессивного нападения во взаимодействиях между самцами нередко используются и демонстративные садки, которые отмечаются как в ситуациях доминирования, так и при приветствии или во время игры (Owens, 1976).

В некоторых группировках анубиса отмечается низкая частота агрессивных взаимодействий, отсутствует иерархия доминирования и конкуренция самцов за рецептивных самок, с которыми беспрепятственно могут спариваться как взрослые, так и молодые самцы. Полагают, что подобная социальная организация формируется в особых экологических условиях (Paterson, 1973).

Взрослеющие самцы, как уже отмечено выше, обычно покидают родительское стадо и присоединяются к другим группировкам. Некоторые самки спариваются с самцами-иммигрантами охотнее, чем с собственным альфа-самцом. В этом также усматривается один из механизмов избегания инбридинга. Как показывают наблюдения, в стадах анубиса практически все половозрелые самцы являются иммигрантами (Packer, 1979a, 1979b).

Среди молодых особей также складываются отношения доминирования-подчинения, при этом у самцов социальный ранг зависит, прежде всего, от их размеров и массы тела, а ранг молодых самок определяется, в первую очередь, рангом матери. Молодые самцы доминируют над молодыми самками во всех ситуациях, независимо от своих физических характеристик и социального ранга матери самки. Смерть или длительное отсутствие в стаде матери не сказывается на социальном ранге её сыновей, но отрицательно влияет на социальный ранг дочерей в младшем возрасте (Johnson, 1987).

При перемещениях по саванне взрослые самцы обычно следуют впереди стада и в числе замыкающих, а молодые самцы – в центре. Во главе стада чаще всего находится альфа-самец, нередко в паре с самцом-субдоминан-

том, либо несколько высокоранговых самцов. В последнем случае вожак держится в середине стада. Самки с детёнышами более или менее равномерно распределяются по всему стаду, либо идут вместе с замыкающими. Молодые особи чаще следуют группами среди своих сверстников. Готовые к спариванию самки обычно окружены самцами-ухажёрами. При появлении хищника вожак вместе с другими взрослыми самцами бросается в его сторону, прикрывая собой стадо и давая возможность самкам с детёнышами и молодым особям найти безопасное укрытие (Rhine, Owens, 1972; Lejeune, 1986b).

Наиболее типичные взаимодействия между членами одного стада – взаимные чистки. Они являются важной формой общения между самками и детёнышами, между разнополюми партнёрами, между взрослыми и молодыми особями, а также между взрослыми самцами. В целом, высокоранговые особи менее общительны и более агрессивны в сравнении с низкоранговыми членами стада (Buirski et al., 1973; Lejeune, 1986c). Считается, что социальная организация стад анубиса является типичным примером эволюции группового образа жизни у приматов под влиянием пресса хищников.

Разнообразие социальных систем в разных таксономических группах приматов

У полуобезьян (подотряд Prosimii) Азии, Африки и Мадагаскара, характеризующихся небольшими размерами тела, ночной активностью и насекомоядностью, различия в социальной организации не очень велики: они ведут либо одиночный, либо семейно-групповой образ жизни (Petter, Hladik, 1970; Charles-Dominique, 1974).

Мелкие виды древесных обезьян Нового Света с дневной активностью (роды *Callicebus*, *Callithrix*, *Saguinus* и *Saimiri*) питаются в основном сочными плодами и насекомыми. Представителям родов *Callicebus*, *Callithrix* и *Saguinus* свойствен семейно-групповой образ жизни. У единственного мелкого вида тропических лесов Старого Света – талапоина (*Miopithecus talapoin*) – социальная структура такая же, как у белчьего саймири, с преобладанием сложных группировок (multi-male groups), в которых насчитывается до сотни особей; эти группировки во время дневной кормёжки разделяются на мелкие подгруппы по возрастным классам (Gautier-Hion, 1966; Eisenberg et al., 1972).

У лесных видов Азии, Африки и Южной Америки, отличающихся крупными размерами тела, наиболее распространенный тип группировок – гаремы. Среди видов, населяющих африканский континент, гаремная структура группировок характерна для родов *Cercopithecus* и *Colobus*. На азиатском континенте такая же структура отмечена у тонкотелов *Presbytis cristatus*, *P. johni* и *P. senex*. К видам с аналогичной социальной структурой, обитающим в Центральной Америке, относятся ревуны (*Alouatta* spp.), обыкновенный капуцин, *Cebus capucinus*, и коата Жоффруа, *Ateles geoffroyi* (Eisenberg et al., 1972). Особое место среди лесных приматов занимает орангутан (*Pongo*

rugmaeus) – единственный вид с дневной активностью, ведущий одиночный образ жизни (van Hooff, 1988). Основу питания этого вида составляет высококалорийная пища – сочные плоды различных видов деревьев. Полагают, что для орангутана, отличающегося крупными размерами тела, конкуренция за корма, неизбежно связанная с групповым образом жизни, потребовала бы чрезвычайно высоких и невозможных затрат энергии. Хищники практически не угрожают этим крупным приматам, поэтому, во избежание обострения внутривидовой конкуренции за источники корма, орангутаны ведут одиночный образ жизни (van Hooff, 1988).

У других видов приматов, обитающих в тропических лесах, обнаруживаются либо группировки с несколькими самцами, либо семейные пары с детёнышами (DeVore, 1963; Crook, Gartlan, 1966). К первым можно отнести, в частности, мангабеев (*Cercocebus* spp.) и красного колобуса, *Colobus badius*, ко вторым – черно-белого колобуса, *C. guereza*, и прыгуна-молоха, *Callicebus moloch*. У некоторых видов лесных обезьян, например, у коронованной мартышки, *Cercopithecus mitis*, и гривастого тонкотела, *Presbytis cristatus*, преобладают гаремные группы (Bernstein, 1968). У тонкотелых обезьян (*Presbytis* spp.) размеры группировок зависят от числа входящих в них самцов. В частности, у гульмана, *Presbytis entellus*, существуют крупные группировки со многими самцами (Jay, 1965; Hladik, 1975) и небольшие группы с одним взрослым самцом (Yoshida, 1968). В одних и тех же биотопах, где обитают большие группировки гульмана, встречаются и небольшие по составу группы белобородого тонкотела, *P. senex*, с одним взрослым самцом (Hladik, 1975).

Полуназемные виды приматов населяют различные биотопы, а по типу питания относятся либо к фруктоядным, либо к всеядным. В сравнении с древесными обезьянами той же весовой категории, у полудревесных обезьян формируются более крупные группировки с несколькими самцами, хотя у некоторых видов, как, например, у гульмана в Индии, описаны и гаремные группы (Yoshida, 1968).

Тенденция формирования крупных группировок с несколькими самцами при переходе от древесного к наземному образу жизни выявлена и у мангабеев. У полуназемного вида – воротничкового мангабея (*Cercocebus torquatus*) – в составе группировок насчитывается несколько самцов, тогда как в популяциях симпатричного древесного вида (*C. albigena*) отмечены преимущественно гаремные группы (Jones, Sabater, 1968), хотя на территории Уганды у этого вида описаны и сложные группировки с несколькими самцами (Chalmers, 1968a). Указанная тенденция обнаруживается и при сравнении древесных и полуназемных видов обезьян, относящихся к родам *Macaca* и *Mandrillus* (Gartlan, 1970; Eisenberg et al., 1972).

У некоторых видов павианов (*Papio anubis*, *P. cynocephalus*, *P. ursinus*) и макак (*Macaca mulatta*, *M. fuscata*), которые в поисках корма перемещаются преимущественно по земле, формируются крупные группировки сложного состава (Hall, DeVore, 1965; Southwick et al., 1965; Altmann, Altmann, 1970). Среди социологов прочно укрепились мнение, что такие группировки

необходимы, в первую очередь, для коллективной защиты от наземных хищников (Eisenberg et al., 1972).

Некоторые виды наземных приматов, такие как гелады и гамадрилы, обитают в экстремальных условиях засушливых саванн, и у них во время кормёжки отмечается тенденция разделения крупных сложных группировок на небольшие группы самок с детенышами и одним взрослым самцом, которые, однако, собираются вместе на местах ночёвок. Такое поведение (fission-fusion strategy) связывают с необходимостью ослабления конкуренции за корма (Crook, Gartlan, 1966; Crook, 1970a).

Макака-резус, *Macaca mulatta*, как и все другие виды макак, живёт группами, в состав которых входит несколько взрослых самцов (Aldrich-Blake, 1980; Lindburg, 1971; Dittus, 1975; Makwana, 1978; van Schaik, van Hooff, 1983). Во время кормёжки группа либо равномерно распределяется в пространстве, либо разделяется на обособленные подгруппы, которые вновь объединяются перед ночёвкой. Это позволяет думать, что приматы способны находить определённый баланс между необходимостью защищаться от хищников и минимизировать уровень конкуренции за корма. Подобной стратегии поведения, кроме упомянутых выше видов, придерживаются и некоторые другие, в частности, коаты (*Ateles spp.*, Klein, Klein, 1975), очковый тонкотел, *Presbytis obscura* (Hunt et al., 1978b) и шимпанзе, *Pan troglodytes* (Wrangham, 1977b).

В целом необходимо отметить, что изменчивость социальной структуры у приматов очень широка, и в популяциях одного и того же вида могут существовать разные типы группировок.

1.1.4. Функциональная связь между социальной организацией и размером группы у приматов (group-size evolution)

Во многих социоэкологических моделях, описывающих и объясняющих вариации социальных систем приматов, размер группы рассматривается как важный фактор модуляции поведения и индивидуальной приспособленности (Wrangham, 1977a, 1980; van Schaik, 1983; Janson, Goldsmith, 1995; Sterck et al., 1997; Koenig, 2002). Поэтому эволюцию социальных структур у приматов напрямую связывают с такой характеристикой, как размер группы. На высокую степень корреляции между типом социальной организации, свойственной виду, и размером репродуктивных группировок указывают многие данные.

Анализ функциональной связи между типом социальной организации и размером групп у приматов неизбежно ставит перед исследователями вопрос о причинно-следственной связи: чем детерминируется размер группы – самой социальной системой или же какими-то внешними факторами? Если допустить, что именно внутренние (социальные) факторы ответственны за всё разнообразие в структуре группировок приматов, то необходимо признать, что социальная организация предопределяет и размер этих групп. Именно такой точки зрения придерживается ряд социоэкологов (Freeland,

1976; Wittenberger, 1980; Wrangham, 1983), полагающих, что оптимальный размер группировок зависит от типа социальной организации.

Однако если рассматривать число особей в группе как независимую переменную, необходимо признать, что социальная организация является производной от некоторого оптимального размера группы, детерминируемого внешними факторами. Разработана и соответствующая теоретическая модель, названная гипотезой оптимального размера группы (*optimal-group-size-hypothesis*, Terborgh, Janson, 1986). Согласно этой теоретической концепции, оптимальный размер группы у приматов, предопределяющий тип социальной структуры, в свою очередь, является производной двух независимых тенденций: тенденции к образованию агрегаций в целях наиболее эффективного избегания хищников и тенденции к разделению больших группировок на относительно мелкие, которая ослабляет внутrigрупповую конкуренцию за кормовые ресурсы (Terborgh, 1983; van Schaik, van Hooff, 1983). Таким образом, в гипотезе оптимального размера группы (ОРГ) традиционно признаются главными два экологических фактора, ответственных за эволюцию социальности у приматов – пресс хищников и распределение кормовых ресурсов.

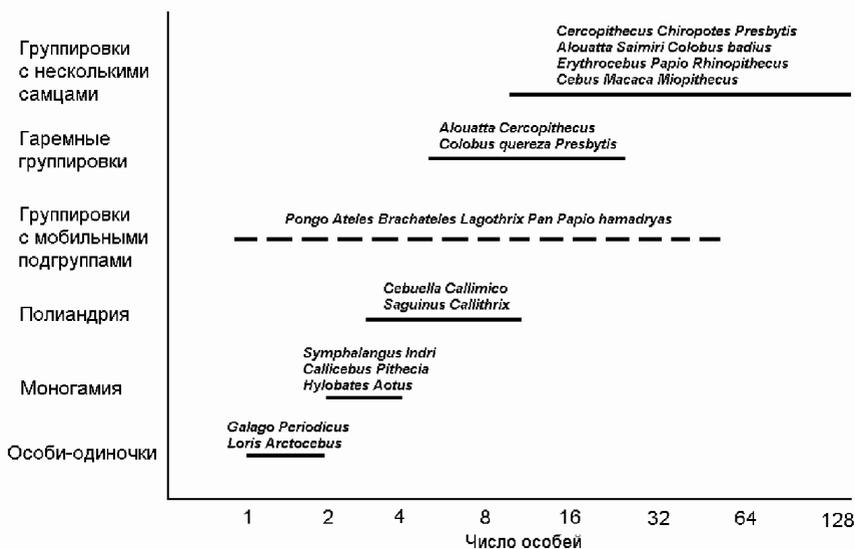


Рис. 1.1.4.1. Взаимосвязь социальной структуры с размерами группы у приматов, принадлежащих к разным видам и родам. Горизонтальными линиями показаны пределы изменчивости показателей, характеризующих размер группы (по: Terborgh, Janson, 1986, с изменениями).

Наличие хорошо выраженной корреляции между социальной структурой и размерами групп у приматов отражено на рис. 1.1.4.1. Следует, однако,

обратить внимание на то, что у многих видов обнаруживаются одновременно два, а то и три разных типа социальной структуры.

ОРГ–гипотеза позволяет сделать несколько предсказаний (Terborgh, Janson, 1986).

Предсказание 1: Если формированию крупных группировок приматов способствует пресс хищников, то при их отсутствии должно уменьшаться среднее число особей в группах, либо должна увеличиваться дисперсия этого показателя.

Следует отметить, что наибольшее разнообразие по такому показателю, как размер группы, демонстрируют виды, у которых крупные группировки периодически разделяются на относительно обособленные, мобильные подгруппы (fission-fusion strategy, четвертый тип на рис. 1.1.4.1). Это позволяет виду минимизировать конкуренцию за корма в том случае, если кормовые ресурсы распределены мозаично в виде изолированных локусов (patches) разного размера (Wrangham, 1977a; Ghiglieri, 1984; Rodman, 1984). Однако в такой ситуации небольшие группы или одиночные особи оказываются в значительной степени уязвимыми для хищников. Можно предположить, что подобной стратегии поведения будут придерживаться в основном крупные виды приматов, у которых не так много естественных врагов.

Это предположение, как показывают соответствующие полевые исследования, в целом подтверждается (Terborgh, Janson, 1986). В частности, для оценки влияния хищников на размеры группировок приматов были проведены сравнительные исследования в двух популяциях макака–крабоеда, *Macaca fascicularis* (van Shaik, van Noordwijk, 1985). На острове Суматра, где врагами этого примата являются несколько видов кошачьих, в том числе тигр (*Panthera tigris*) и леопард (*Panthera pardus*), в группах *M. fascicularis* насчитывалось в среднем от 9 до 24 особей. В другой популяции, на одном из удаленных островов, где указанные хищники отсутствовали, число особей в группах было существенно меньшим и варьировало в среднем от 6 до 9. Эти данные свидетельствуют о том, что ОРГ–гипотеза имеет право на существование.

Наибольшую опасность для наземных видов приматов представляют как наземные, так и пернатые хищники. В связи с этим многие исследователи полагают, что крупные группировки у этих видов формируются под давлением прессы хищников, поскольку группа может защищаться от них гораздо эффективнее, чем особь-одиночка (DeVore, 1963; Hall, 1965b; Crook, Gartlan, 1966; Clutton-Brock, Harvey, 1977).

У ночных приматов размеры тела существенно меньше, чем у дневных, и для них характерен одиночный либо семейно-групповой образ жизни (Eisenberg et al., 1972; Charles-Dominique, 1975). Более низкий уровень социальности ночных приматов в сравнении с дневными одни исследователи объясняют их более примитивным филогенетическим положением (Crook, Gartlan, 1966; Eisenberg et al., 1972), а другие считают, что ночная активность и низкая частота социальных взаимодействий обусловлены малыми размерами тела (Clutton-Brock, Harvey, 1977). Существует широко распро-

страненное мнение, согласно которому мелкие млекопитающие вообще, и не только приматы, предпочитают вести ночной образ жизни потому, что в тёмное время суток гораздо легче скрываться от хищников (Charles-Dominique, 1975; Emmons et al., 1983; Clarke, 1983).

Ночные хищники в поисках жертвы полагаются, в основном, на слух, и им гораздо легче обнаружить скопление животных, на которых они охотятся, чем одиночную жертву. В связи с этим любые группировки более уязвимы для ночных хищников, чем особи—одиночки. Это правило подтверждается, в частности, исследованиями на мирикинах, для которых, как показано выше, характерен семейно-групповой образ жизни. Так, в пойменных лесах Амазонки, где обитает множество разных видов дневных хищников, но отсутствуют крупные совы, мирикины активны сугубо в ночное время. Однако в лесах Парагвая, где распространена крупная сова *Bubo virginianus*, которая обычно охотится на кроликов и других млекопитающих сходного с ними размера, в том числе приматов, у мирикин обнаруживается смещение суточной активности: они чаще кормятся в светлое время, а ночью отдыхают, скрываясь в густых кронах деревьев (Terborgh, Janson, 1986).

Таким образом, результаты полевых исследований, свидетельствующие о влиянии хищников на сообщества приматов, вполне согласуются с ОРГ-гипотезой: если пресс хищников невелик, отмечается тенденция уменьшения числа особей в группировках; у наземных видов, более уязвимых в отношении хищников, группировки значительно крупнее, чем у древесных; у ночных видов группы малочисленны, поскольку крупные группировки подвергаются большему риску при нападении хищников, ориентирующихся в темноте на слух.

Предсказание 2: Экологические условия, обостряющие или ослабляющие внутривидовую конкуренцию за кормовые ресурсы, должны, соответственно, приводить к уменьшению или увеличению размеров группы.

Внутривидовая конкуренция за кормовые ресурсы обостряется в том случае, если кормовые объекты распределены редко и мозаично, а энергетические затраты на переходы от одного места кормёжки к другому значительны (Altmann, 1974; van Schaik, 1983). И хотя количественно оценить эту зависимость крайне сложно, имеются косвенные подтверждения. В частности, исследование на зелёных мартышках, *Cercopithecus aethiops*, показало, что доминирующие самки добывают корм вдвое быстрее подчинённых, если деревья с излюбленными для них плодами располагаются группами, а не относительно равномерно (Whitten, 1983). В группировках капуцина-фавна, *Cebus apella*, подчинённые особи тратят на кормёжку существенно меньше времени, если регулярно подвергаются нападкам со стороны самцов—доминантов. Агрессия со стороны последних наблюдается особенно часто, если ощущается недостаток кормов (Janson, 1985). Эти факты находят логичное объяснение в рамках ОРГ-гипотезы.

Предсказание 3: Репродуктивный успех самок должен быть максимальным в группах, размер которых является среднестатистическим для вида (Wittenberger, 1980).

Данные многолетних исследований в популяциях павианов (Altmann et al., 1985) подтверждают справедливость этого правила: гибель детёнышей в группах среднего размера отмечается реже, чем в более крупных группировках, что свидетельствует о более высоком репродуктивном успехе самок в этих группировках и вполне согласуется с соответствующим предсказанием ОРГ-гипотезы.

1.1.5. Взаимосвязь между размерами группы, социальной структурой и экологией вида

Сравнительный анализ показывает, что размер группировок приматов увеличивается при переходе от одиночного образа жизни к моногамии или полиандрии (Terborgh, Goldizen, 1985), и далее – к гаремным (uni-male) и сложным (multi-male) группировкам (Southwick, Siddiqi, 1974; Terborgh, 1983; Terborgh, Janson, 1986).

С эволюцией моногамии многие исследователи связывают такие эколого-поведенческие характеристики, как территориальность при низкой плотности населения (Clutton-Brock, Harvey, 1977; Rutberg, 1983), участие самцов в воспитании детёнышей (Clutton-Brock, Harvey, 1976; Kleiman, 1977; Hrdy, 1981; Wright, 1984) и малые размеры группы (Terborgh, 1983). Однако данные полевых исследований, свидетельствующие о наличии разных систем спаривания, включая полиандрию и полигинию, в популяциях тамаринов *Saguinus mystax* и *S. fuscicollis* (Garber et al., 1984; Terborgh, Goldizen, 1985), ставят под сомнение такую причинно-следственную связь. Существует другая точка зрения (Terborgh, Janson, 1986), согласно которой в эволюции моногамии у приматов существенное значение приобретает соотношение выгод и затрат (benefits and costs), связанных с поведенческими стратегиями самцов и самок. В частности, особи обоих полов могут получать селективное преимущество в зависимости от того, заботятся ли они о потомстве, а также относятся ли терпимо к присутствию особи противоположного пола. Авторы этой точки зрения полагают, что моногамия закрепляется естественным отбором только в том случае, если: 1) совокупный успех выживания потомства благодаря заботе обоих родителей перевешивает репродуктивный успех особей-одиночек, не заботящихся о своём потомстве; и 2) выгоды от спаривания с одним партнёром (в равной степени для самцов и самок) перевешивают недостатки, связанные с постоянным присутствием полового партнёра и ограничением свободы контактов с другими партнёрами. В связи с этим территориальность рассматривается как один из механизмов, ограничивающих возможность спаривания партнёров “на стороне”. Полагают также, что забота о потомстве у самцов закрепляется естественным отбором только в том случае, если благодаря этому успех выживания детёнышей значительно повышается.

Однако наиболее интригующими следует признать различия, связанные с системой спаривания в гаремных и сложных группировках (Terborgh, Janson, 1986). Гаремные группировки обычно невелики по размерам, и это

означает, что число самок, которых самец способен монополизовать, т.е. оградить от контактов с другими особями своего пола, строго ограничено (van Schaik, van Hooff, 1983). Именно поэтому, например, у самцов гелады вероятность потери крупного гарема значительно выше, чем небольшого (Dunbar, 1984, цит. по: Terborgh, Janson, 1986). Возникает вопрос: если охрана самок столь обременительна, почему их число в гаремных группировках разных видов варьирует от 2 (*Alouatta seniculus*, Crockett, Sekulic, 1984) до 12 (*Theropithecus gelada*, Dunbar, 1986)?

Выделяют несколько факторов, которые оказывают влияние на способность самцов держать под контролем меньшее или большее количество самок. Во-первых, компактные группы самок контролировать легче, нежели рассеянные (van Schaik, van Hooff, 1983). Во-вторых, если эструс у самок синхронизирован, то самец может контролировать большее число самок (Hrdy, 1977; Dunbar, 1983; Andelman, 1985, цит. по: Terborgh, Janson, 1986). Это подтверждается, в частности, данными наблюдений за двумя видами мартышек, *Cercopithecus ascanius* (Cords, 1984) и *C. mitis* (Tsingalia, Rowell, 1984). В-третьих, если затраты времени и сил на добывание корма велики, самец не может эффективно кормиться и одновременно контролировать несколько самок. Именно поэтому среди плодоядных приматов доля видов с гаремными группировками невелика (около 15%), тогда как у листовых видов составляет почти половину (Clutton-Brock, Harvey, 1977a, 1977b).

В сложных группировках контролированию спариваний с самками способствует кооперация среди самцов. Для объяснения эволюции кооперации предложена теоретическая модель, согласно которой отсутствие острой конкуренции за корма благоприятствует тому, что у самок не возникает предпочтений в спариваниях с самцами (Janson, 1986). Если все самцы в группе имеют приблизительно равное число потомков, они действуют согласованно во всём, что обеспечивает благополучное существование группы. Подобная ситуация описана, в частности, у белолобого капуцина, *Cebus albifrons* (Janson, 1986). Если же большая часть детёнышей является потомством меньшего числа самцов, необходимость в кооперации отпадает, как, например, у капуцина-фавна, *C. apella* (Janson, 1984, 1986).

Оптимальный размер группы можно также рассматривать как компромисс между преимуществами, которые получают крупные группировки, конкурирующие за кормовые ресурсы с мелкими группами, и затратами, связанными с обострением внутривидовой конкуренции за корма (Isbell, 1991; Majolo et al., 2008). В крупных группировках конкуренция за пищу выражена в большей степени, чем в небольших группах, но риск попасть в лапы хищникам существенно ниже и, к тому же, менее остра межгрупповая конкуренция за корма. Таким образом, крупные группировки имеют свои преимущества (Wrangham, 1980; van Schaik, 1983; Janson, van Schaik, 1988; Isbell, 1991; Sterck et al., 1997).

Важно, однако, понимать, что баланс между преимуществами и недостатками существования особей в крупных группировках варьирует у разных видов и даже в разных популяциях одного и того же вида (van Noordwijk,

van Schaik, 1987; van Schaik, 1989; Isbell, 1991; Janson, Goldsmith, 1995). Если выгоды от ослабления межгрупповой конкуренции перевешивают затраты от обострения внутригрупповой конкуренции, можно ожидать повышение успеха фуражирования и снижение соответствующих энергетических затрат у особей, живущих небольшими группами. В результате различия в индивидуальной приспособленности между группами разного размера могут стать более значительными (Whitten, 1983; van Schaik, 1989; Koenig, 2002). Однако ситуация меняется кардинально, если баланс между внутригрупповой и межгрупповой конкуренцией смещается в другую сторону.

Наряду с этим, как показывает сравнительный анализ полевых исследований, различия в размерах групп связаны с особенностями поведения и демографическими характеристиками. Особи в крупных группировках перемещаются за сутки на большее расстояние и затрачивают на кормёжку больше времени, чем в небольших группах. В крупных группировках плодовитость самок снижается, но выживаемость детёнышей сохраняется на том же уровне, что и в небольших группах. Выявленные закономерности не зависят от климатических особенностей, пресса хищников, экологии вида и его социальной структуры, если сравнивать гаремные группы со сложными группировками. Некоторые предсказания социозэкологических моделей в равной степени сбываются и у плодоядных, и у листоядных приматов. Вы сказано предположение, что затраты на существование в крупных группировках либо уравниваются соответствующими выгодами, либо перевешивают их: имеется в виду, что повышенная внутригрупповая конкуренция за кормовые объекты не уравнивается пониженной межгрупповой конкуренцией и снижением риска гибели от хищников. Особи в крупных группировках больше времени уделяют аллогрумингу и меньше отдыху, чем в небольших группах (Dunbar, 1992; Henzi et al., 1997; Lehmann et al., 2007). Напрашивается вывод, что у видов, для которых типичны крупные группировки, затраты энергии на добывание пищи и размножение выше, чем у видов, живущих небольшими группами. Неясным, однако, остается вопрос о том, какие факторы определяют минимальный размер группы.

Наряду с ОРГ-гипотезой существует и множество других социозэкологических концепций. В частности, хорошо известна гипотеза, объясняющая формирование различных группировок процессами, связанными с межгрупповой конкуренцией за кормовые ресурсы (between-group feeding competition, Wrangham, 1977a, 1977b, 1980). Согласно этой гипотезе, самки распределяются в пространстве таким образом, чтобы использовать кормовые ресурсы наиболее эффективно, а распределение самцов является отражением их индивидуальных способностей к монополизации особей противоположного пола. Родственные самки объединяются в группы, чтобы охранять изолированные локусы с кормовыми ресурсами от других объединений самок, и размер группы определяется обилием кормов в каждом охраняемом локусе. Моногамия возникает в тех случаях, когда размеры локусов настолько малы, что могут обеспечить кормами только пару взрослых особей и их потомство. Таким образом, согласно этой гипотезе, основным факто-

ром, способствующим эволюции социальности у приматов, является эффективное использование кормовых ресурсов за счёт кооперации самок, объединяющихся в группы, чтобы успешнее конкурировать с другими особями своего вида за корма; крупные группировки в этой ситуации оказываются более конкурентоспособными, чем мелкие. Влияние пресса хищников в этой гипотезе не рассматривается, и этот фактор считается второстепенным в процессах формирования группировок у приматов. Эту гипотезу некоторые приматологи (Terborgh, Janson, 1986) подвергают критике из-за недооценки роли хищников, а также потому, что, как показывают полевые исследования, у самок редко отмечается не только охрана участков обитания, но и межгрупповые агонистические взаимодействия.

Одна из гипотез (Freeland, 1976), рассматривающая взаимосвязь внешних факторов с размерами групп у приматов, ставит во главу угла процессы размножения и иммиграции. Особи, входящие в состав крупных группировок, обеспечивают себе преимущество в конкурентной борьбе с другими группами и успешнее избегают потерь при встрече с хищниками. Однако при истощении кормовых ресурсов члены крупных группировок страдают в большей степени, чем особи, входящие в состав небольших групп. Еще один фактор, ограничивающий размер группы у приматов – инфекционные и паразитарные заболевания, которые обуславливают выселение полувзрослых особей из больших группировок и способствуют образованию новых, относительно мелких групп (Freeland, 1979).

Среди других можно отметить и так называемую теорию оптимального фуражирования (*optimal foraging theory*, Stephens, Krebs, 1986; Stephens et al., 2007), согласно которой групповой образ жизни сам по себе может быть фактором, влияющим на выработку видоспецифических стратегий фуражирования, и действие этого фактора зависит от размера внутривидовых группировок (Giraldeau, Caraco, 2000; Giraldeau, 2008). Эта теория, однако, не столь хорошо разработана, как другие, и имеет малое число последователей.

Согласно еще одной теоретической модели, названной гипотезой экологических ограничений (*ecological constraints hypothesis*, Chapman, 1990; Wrangham et al., 1993; Chapman et al., 1995; Chapman, Chapman, 2000; Gillespie, Chapman, 2001; Chapman, Pavelka, 2005), увеличение размеров группы неизбежно приводит к обострению внутривидовой конкуренции за корма. Во избежание этого члены группы вынуждены рассредоточиваться и заниматься поиском и добычей корма на участках большей площади. В результате затраты энергии на фуражирование увеличиваются, а это, в свою очередь, приводит к сокращению размеров группы.

В двух последних гипотезах видоспецифическая стратегия фуражирования рассматриваются либо как независимый фактор эволюции социальности у приматов, либо, напротив, как производное от размера группировок, формирование которых происходит под влиянием других факторов естественного отбора. В качестве примера, иллюстрирующего влияние разных стратегий фуражирования и пищевой специализации на социальную организацию приматов, можно привести сравнительное исследование, объекта-

ми которого служили два вида африканских колобусов – красный и чёрно-белый (Clutton-Brock, 1974b; Struhsaker, Oates, 1975).

Чёрно-белый колобус, или гвереча, широко распространён в экваториальной части Африки и относится к довольно крупным приматам: вес самцов варьирует от 9.3 до 13.5 кг, вес самок – от 7.8 до 9.2 кг, длина тела составляет в среднем 62 см для самцов и 58 см для самок. Ареал этого вида простирается от Нигерии и Камеруна на западе континента до Эфиопии, Кении, Уганды и северной Танзании на востоке. Гверечи населяют как листопадные, так и вечнозелёные леса, а также саванны и горные леса. Встречаются в различных типах первичных и вторичных лесов, таких как тугайные и галерейные леса. Чаще всего их можно обнаружить вблизи озёр, рек и на возвышенностях (Napier, Napier, 1967; Соколов, 1973, 1990; Dorst, Dandelot, 1973; Oates, 1994a).

Гверечи – древесные приматы, однако нередко они спускаются на землю в поисках пищи и воды, а также для перемещения между группами деревьев. Они активны исключительно в светлое время суток, при этом половину дня обычно отдыхают. Ночуют на деревьях; ранним утром покидают ночлег и возвращаются обратно ближе к закату. В течение дня у них бывают большие промежутки времени между периодами активного поиска корма. Обладая многокамерным желудком, гверечи эффективно переваривают грубую растительную пищу. Круглый год они питаются почти исключительно листьями определённых видов деревьев, отдавая предпочтение молодой листве. Дополнением к рациону служат плоды и кора деревьев и кустарников, цветы, водные растения, побеги, почки, а также беспозвоночные животные. Состав рациона варьирует в зависимости от места обитания и времени года. Гверечи постоянно нуждаются в питьевой воде, поэтому их относительно небольшие участки обитания обычно располагаются вблизи водоёмов (Napier, Napier, 1967; Clutton-Brock, 1974b, 1975a; Oates, 1977a, 1994b; Громов, 1989; Harris, Chapman, 2007).

Гверечи живут группами, в которых насчитывается от 3 до 15 особей. В группе чаще бывает один взрослый самец, несколько взрослых самок и разновозрастное потомство. Таким образом, для этого вида типична полигиния, хотя в некоторых популяциях существуют группировки с несколькими самцами (Dunbar, Dunbar, 1976; Громов, 1989). В таких группах один из самцов становится доминантом, ведёт себя агрессивно по отношению к другим самцам и может изгнать их из группы. Изгнанные самцы живут либо поодиночке, либо присоединяются к другим группам. Самки редко покидают свою группу, самцы же зачастую уходят из группы при достижении половой зрелости. Львиная доля половых контактов происходит внутри группы, однако зафиксированы также случаи спаривания особей из разных групп. Беременность длится в среднем 158 дней, промежутков между родами составляет 16-22 месяца. Детёныш целиком зависит от матери и сразу после рождения цепляется за неё. Другие самки в группе также могут заботиться о детёныше, но они не интересуются им, пока детёнышу не исполнится 4-5 недель. В возрасте 8-9 недель детёныши начинают употреблять в пищу ли-

стью, а к году отлучаются от материнской груди (Horwich, Manski, 1975; Dunbar, 1976, 1987; Oates, 1977b, 1994c).

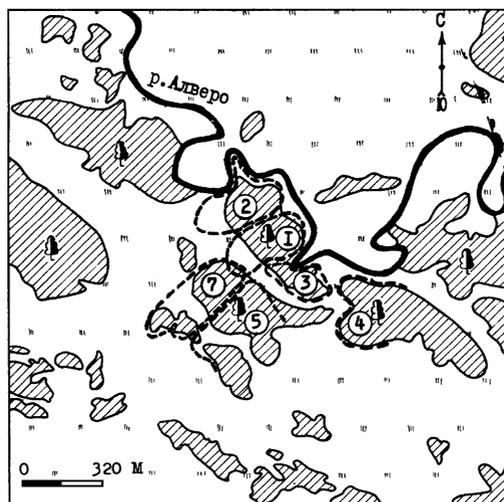


Рис. 1.1.4.2. Участки нескольких групп (1-5, 7) чёрно-белого колобуса, *Colobus guereza*, в долине р. Алверо, юго-западная Эфиопия (по: Громов, 1989).

Участки обитания чёрно-белых колобусов относительно невелики: их площадь редко превышает 10 га, хотя в некоторых случаях достигает 32 га (von Ullrich, 1961; Marler, 1969; Clutton-Brock, 1974b; Oates, 1977b; Громов, 1989; Harris, Chapman, 2007). Участки обитания строго охраняются, и их границы, как правило, не перекрываются (рис. 1.1.4.2).

В некоторых популяциях группы могут защищать лишь ключевые районы кормёжки, составляющие небольшую часть охраняемой территории. Между соседними группами зачастую вспыхивают конфликты, которые проявляются в виде внешней демонстрации силы, устрашающих криков и имитации погони, но редко доходят до прямого физического контакта (Громов, 1989; von Hippel, 1996; Gromov, 1997). Действенным сигналом для обозначения занятости участка обитания у колобусов служит их контрастная чёрно-белая окраска (von Ullrich, 1961), благодаря которой они хорошо заметны другим особям своего вида. Во время территориальных демонстраций, когда гверецы возбужденно прыгают в кронах деревьев и издают специфические голосовые сигналы (рёв), они становятся еще более заметными для других групп, которые таким путем получают информацию о занятости территории (Громов, 1989; Gromov, 1997; Schel et al., 2009).

Социальная организация у чёрно-белых колобусов довольно своеобразна, и характер их взаимоотношений во многом зависит от размеров и поло-

возрастного состава группы. Наблюдения за несколькими группами в юго-западной Эфиопии (Громов, 1989; Gromov, 1997) показали, что подавляющее большинство внутригрупповых взаимодействий (91.5%) можно отнести к миролюбивым (неагонистическим); из них 12.9% приходится на социальные чистки (аллогруминг). Среди агонистических взаимодействий зарегистрированы выпады, избегание и угрожающее оскаливание.

В небольших группах с одним взрослым самцом и одной–двумя взрослыми самками зарегистрированы только миролюбивые взаимодействия (чаще всего, тактильные контакты и аллогруминг). Самая продолжительная чистка, отмеченная между самцом и самкой, во время которой партнёры неоднократно менялись ролями, продолжалась около 9 минут.

В группах с одним самцом и несколькими взрослыми и полувзрослыми самками характер отношений меняется. В таких группах самец держится обособленно и мало контактирует с членами группы, за исключением взрослой самки с детёнышем. Между самками могут возникать конфликты, и их взаимодействия определяются возрастом и отношениями с взрослым самцом. Самка, пользующая расположением последнего, занимает более независимое и высокое социальное положение. Однако строгой иерархии доминирования среди самок не выявлено.

В состав одной из находившихся под наблюдением групп входили четыре взрослых самца, взрослая самка с детёнышем, полувзрослый самец и несколько молодых особей. Эта группа в периоды дневной активности разделялась на две подгруппы: одну (главную) составляли взрослые самцы и самка с детёнышем, другую (подчинённую) – взрослый и полувзрослый самцы с молодыми особями. В главной подгруппе наиболее высокое социальное положение занимал самый крупный и, по-видимому, старший по возрасту альфа–самец, который чаще всего контактировал с самкой и её детёнышем. Других самцов самка к детёнышу не подпускала. Если альфа–самец приближался к другим самцам в своей подгруппе, даже не проявляя признаков агрессии, они принимали позу подчинения и оскаливались. Полувзрослый самец и молодые особи при приближении альфа–самца чаще всего обращались в бегство. Особи из подчинённой подгруппы обычно держались на расстоянии 10–15 м от главной подгруппы. Агонистических взаимодействий между ними не отмечено. Взрослый самец в подчинённой подгруппе обычно держался обособленно и в контакты с другими членами своей подгруппы вступал крайне редко.

Таким образом, в группах чёрно-белого колобуса линейная иерархия доминирования отсутствует, а обладателем наиболее высокого социального ранга является самый крупный и, видимо, старший по возрасту самец. Среди остальных членов группы особи старшего возраста обладают более высоким статусом, чем молодые особи. Самки с детёнышами, пользующиеся расположением альфа–самца, занимают более высокое социальное положение среди других самок (Громов, 1989; Gromov, 1997). Полагают, что группировки разного состава и размера отражают различные стадии генезиса социальной структуры у этого вида (Dunbar, Dunbar, 1976).

Красный коlobус распространён в тропических лесах экваториальной части Африки от Сенегала до Занзибара (Rahm, 1970; Соколов, 1973, 1990). Самцы этого вида весят от 9 до 12.5 кг, самки – от 7 до 9 кг. Ареал красного коlobуса почти полностью перекрывается с ареалом чёрно-белого коlobуса, однако красный коlobус предпочитает более влажные участки тропического леса (Kingdon, 1971; Clutton-Brock, 1974b, 1975b).

Красные коlobусы активны в светлое время суток и употребляют в пищу преимущественно молодые побеги различных видов деревьев и кустарников, их цветки и плоды. При недостатке наиболее предпочитаемых кормов в пищу идёт листва некоторых видов деревьев. В связи с тем, что плодовые деревья распределены в лесу неравномерно и плодоносят не круглый год, в определённые сезоны года возникает дефицит наиболее предпочитаемых кормов. Поэтому красные коlobусы вынуждены в разные сезоны года кормиться в разных местах, и им требуются участки обитания гораздо большей площади, чем чёрно-белым коlobусам. Как показывают наблюдения, красные коlobусы живут большими группами (от 40 до 82 особей), в которых присутствует несколько взрослых самцов, а также самки с разновозрастным молодняком. Соотношение полов в группах смещено в пользу самок. Группы занимают обширные, неохраняемые участки обитания площадью до 114 га. Около 30% времени активности красные коlobусы кормятся, половину времени отдыхают в кронах деревьев и приблизительно 10% времени затрачивают на перемещения к местам кормёжки и отдыха. Остальное время уходит на другие виды активности и общение между членами группировки (Toshisada, 1972; Clutton-Brock, 1974b, 1974c, 1975a, 1975b; Struhsaker, 1974; Starin, 1981).

Полагают, что для красного коlobуса более выгодны крупные группировки, поскольку, во-первых, присутствие других особей может указывать на наличие наиболее предпочитаемого корма, и, во-вторых, такой группировке легче заниматься поисками пищи и обороняться от хищников (Kummer, 1971). Во время кормёжки группировка может перемещаться как единое целое, либо разделяться на подгруппы, самостоятельно перемещающиеся в одном направлении. Подгруппы, в состав которых входят преимущественно самки, могут сохранять относительную автономность в течение нескольких дней (Clutton-Brock, 1975b; Starin, 1981).

Взаимоотношения внутри группировок красного коlobуса преимущественно миролюбивые. Среди социальных взаимодействий преобладают груминг и игровые контакты. Самцы имеют приоритетный доступ к наиболее предпочитаемым кормам (Clutton-Brock, 1974c). Агонистические взаимодействия редки и ограничиваются, главным образом, угрожающей мимикой и вокальными сигналами. Взрослеющие самки и, в особенности, самцы покидают родительские группировки. Самки уходят добровольно и обычно присоединяются к другим группировкам, где их принимают вполне охотно и миролюбиво. Самцы же, как правило, изгоняются из своих группировок, а вхождение в состав других групп сопряжено для них с определёнными трудностями (Starin, 1981).

Наблюдения показывают, что взаимодействия между членами разных группировок, как правило, агрессивны, однако группировки не делят между собой территорию и сосуществуют в пределах широко перекрывающихся участков обитания. В агрессивных стычках между группировками участвуют только взрослые и полувзрослые самцы. В результате таких столкновений одни группировки вытесняют других с наиболее предпочитаемых мест кормёжки, что может свидетельствовать о доминировании определённых группировок в популяциях красного колобуса (Struhsaker, 1974).

Таким образом, у листовидного чёрно-белого колобуса формируются преимущественно небольшие гаремные группировки, а у красного колобуса, рацион которого состоит, главным образом, из плодов деревьев и кустарников, существуют крупные группировки с несколькими самцами. Однако различия в социальной структуре этих двух видов могут быть связаны не только с особенностями питания (Clutton-Brock, 1974b), но и с влиянием хищников, поскольку известно, что популяции чёрно-белого колобуса меньше страдают от хищников, чем популяции красного колобуса (Jones, 1981).

Сравнительные исследования показывают, что различия в числе взрослых самцов, входящих в состав группировок у разных видов приматов, помимо прочего, могут объясняться также разными возможностями монополизации самок, которые, в свою очередь, зависят от влияния внешних условий и ряда других факторов. Существует точка зрения, согласно которой особое значение для понимания эволюции социальных систем приматов могут иметь разные репродуктивные стратегии самцов и самок (Janson, 1986).

В общих чертах, репродуктивные стратегии млекопитающих, в том числе приматов, зависят от плотности населения и дисперсии особей в популяции, которые, в свою очередь, зависят от пространственного распределения и динамики кормовых ресурсов. Пространственное распределение ресурсов непосредственно влияет на размеры участков обитания. Если важнейшие ресурсы сосредоточены в пределах ограниченных и удаленных друг от друга локусов и их обилие непредсказуемо, особи занимают обширные участки обитания (Altmann, 1974; Clutton-Brock, 1974b). Если же ресурсы распределены равномерно и их обилие предсказуемо, особи занимают небольшие, зачастую охраняемые участки обитания, при условии, что кормовая база достаточно богата (Clutton-Brock, Harvey, 1978).

Существует и такая точка зрения, согласно которой межвидовые различия в размерах группировок у приматов объясняются не теми или иными преимуществами группового образа жизни, а его недостатками. Так, например, групповое фуражирование нередко ведёт к тому, что особи препятствуют друг другу в добывании корма, и количество потребляемой пищи, соответственно, уменьшается (Alexander, 1974; Wrangham, 1977a). Подобная ситуация исключена при обилии кормов.

Полагают, что пространственное распределение кормовых ресурсов предопределяет также тип системы размножения и структуру группировок (Clutton-Brock, Harvey, 1977a). Если самцы имеют возможность монополи-

зирать ресурсы, привлекательные для нескольких самок, либо способны охранять нескольких особей противоположного пола, возникают предпосылки для формирования полигинических (гаремных) группировок. Возможность монополизации ресурсов, привлекательных для нескольких самок, возникает у самцов только в двух ситуациях: (1) при равномерном распределении богатых кормовых ресурсов, (2) при неравномерном (сгруппированном) распределении ресурсов, обилие которых должно быть предсказуемым на протяжении годового цикла размножения. При равномерном, но разреженном распределении кормовых ресурсов распределение самок в пространстве также становится разреженным, и каждому самцу не удается монополизировать более одной самки. Наконец, при крайне сгруппированном, разреженном и слабо предсказуемом распределении кормовых ресурсов самцам также не удается монополизировать и охранять корма, достаточные для нескольких самок. В этой ситуации самцы либо охраняют группы самок (как у патаса и гамадрила), либо, если объединения самок очень велики и с трудом поддаются монополизации, допускают присутствие в группах других самцов и пытаются контролировать доступ к рецептивным самкам через систему отношений доминирования–подчинения (как у большинства павианов и макак).

Ограничения для полигинии и, соответственно, формирования гаремных группировок могут быть обусловлены необходимостью заботы о детёнышах со стороны самцов: в этом случае число самок, с которыми спаривается самец, ограничивается числом выводков, за которыми он способен ухаживать. Моногамия проявляется в разных формах. У большинства моногамных видов самец участвует в охране ресурсов, используемых самкой и его потомством. У многих видов самцы проявляют прямую заботу о потомстве. У некоторых полигамных видов самцы могут иногда носить детёнышей на себе и защищать их, но этим их забота о потомстве и ограничивается. Возникновение моногамии, однако, трудно связать с необходимостью заботы о потомстве у самцов, поскольку отцовское поведение эволюционировало в условиях, когда формирование гаремных группировок стало невозможным по другим причинам (Clutton-Brock, Harvey, 1978).

Еще один взгляд на эволюцию социальности у приматов заключается в том, что она рассматривается как компромисс экологических и социальных адаптационных стратегий (van Hooff, 1988). Согласно этой концепции, каждая особь стремится создать вокруг себя оптимальную социальную среду, т.е. налаживает отношения со своими сородичами таким образом, чтобы эффективнее добиваться определённых целей, связанных с удовлетворением своих жизненных потребностей и размножением, которые способствуют повышению индивидуальной приспособленности. Индивидуальные поведенческие стратегии в совокупности оказывают влияние на характер взаимодействий между особями в группировках и, в конечном итоге, определяют общие черты социальной организации вида. Отсюда автор концепции делает вывод, что на социальную организацию существенное влияние оказывают не только экологические факторы, но и социальные (van Hooff,

1988). К этому можно добавить, что у многих видов Старого Света обнаруживается значительное сходство в социальной организации, хотя условия обитания у них существенно различаются. Это свидетельствует о том, что социальная организация сама по себе может быть исключительно консервативной (Silk, 2001).

Подводя итог обсуждению социологических гипотез, необходимо отметить, что наиболее дискуссионным, всё-таки, остается один вопрос: главными селективными факторами, ответственными за формирование группировок у приматов, являются внешние, к которым, прежде всего, относятся характер распределения кормовых ресурсов и пресс хищников, или же внутренние (социальные), такие как конкуренция за ресурсы, в том числе, за половых партнёров, повышение индивидуальной приспособленности и кооперация? Приверженцы приоритета внешних факторов (Crook, Gartlan, 1966; Eisenberg et al., 1972; Freeland, 1976; Rowell, 1979) приводят одни доводы в пользу своих взглядов, о чём подробно говорилось выше, а их оппоненты – другие, не менее веские аргументы (Goss-Custard et al., 1972; Alexander, 1974; Altmann, 1974; van Hooff, 1988). В результате, полного единодушия во взглядах на эволюцию социальности у приматов среди социологов нет до сих пор.

К тому же, анализируя влияние различных социальных факторов, к которым, в частности, относят плотность населения, стратегии выбора половых партнёров, наличие и прочность парных связей, проявление заботы о потомстве, уровень миролюбивых и агрессивных взаимодействий, филопатрию, преемственность опыта взрослых особей, социальное подавление репродуктивных функций у молодняка, многие исследователи явно недооценивают роль кооперации. Однако этот фактор может играть одну из ведущих ролей в эволюции социальности у приматов. Приматологи признают, что формирование крупных группировок у видов, приспособившихся к условиям обитания в обширных саваннах, тесно связано с выработкой коллективных способов защиты от хищников, т.е. с кооперацией. Кооперация подразумевает определённую согласованность в действиях, которой невозможно достичь без развития интеграционных форм поведения, способствующих увеличению сплочённости группировок, а также различных способов коммуникации. Следовательно, такой внешний фактор, как пресс хищников, может стимулировать появление сложных форм поведения и, соответственно, усложнение социальной организации, если под его влиянием формируются группировки, у которых вырабатываются коллективные способы защиты. Этому аспекту, к сожалению, не уделено должного внимания ни в одной из существующих концептуальных моделей эволюции социальности у приматов.

Ещё раз хотелось бы подчеркнуть – в большинстве концептуальных моделей, опирающихся на полевые исследования, превалирует точка зрения, согласно которой эволюция социальных систем у приматов находится под контролем экологических факторов (Crook, Gartlan, 1966; Crook, 1970a; Eisenberg et al., 1972; Clutton-Brock, 1974b; Clutton-Brock, Harvey, 1977;

Wrangham, 1983; Silk, 2001; Krause, Ruxton, 2002). Однако, как признают сами приматологи, правдоподобие теоретических построений ещё не означает, что они полностью неуязвимы для критики. Зачастую оказывается невозможным подтвердить ту или иную гипотезу эмпирическими данными и точными количественными расчётами. Так, например, многие параметры в наиболее популярных гипотезах, объясняющих преимущества и недостатки (benefits and costs) одиночного и группового образа жизни, практически не поддаются количественной оценке. Допускается также, что какие-то элементы социальной структуры подвержены влиянию экологических факторов, а другие остаются неизменными (van Schaik, van Hooff, 1983). Но если это так, требуются соответствующие пояснения и доказательства. Кроме того, простого перечисления селективных факторов совершенно недостаточно для объяснения существования той или иной социальной системы. Следует точно оценить степень воздействия этих факторов и определить уровень, на котором осуществляется отбор. Необходим также тщательный анализ того, как влияют на индивидуальную приспособленность изменения тех или иных форм поведения, комбинация которых обуславливает формирование социальной организации. Важно также определить величину и пределы изменчивости экологических и социальных факторов, от которых зависит индивидуальная приспособленность: например, сокращение потребления корма из-за внутригрупповой или межгрупповой конкуренции, степень влияния хищников, успех спаривания у самцов (в идеале – число выживших детёнышей), синхронность эструса у самок, эффект помощничества (alloparenting), инфантицида, расселения молодняка и т.п. Кроме того, необходимо установить, в какой степени каждый из этих факторов зависит от экологических переменных: пространственного распределения кормовых ресурсов и хищников, структуры биотопа, сезонных вариаций в обилии кормов и т.п. Иными словами, подтверждение теоретических построений эмпирическими данными – задача чрезвычайно сложная и не всегда выполнимая.

В заключение остается добавить, что, несмотря на отсутствие единства взглядов на эволюцию социальности у приматов, подавляющее большинство социологов сходится во мнении, что социальная организация любого вида формируется под влиянием сложного комплекса экологических и социальных факторов и, к тому же, является отражением его филогенетической истории. У одних видов ярче проявляется действие экологических факторов, у других на первый план выступают факторы социальные. Нельзя сбрасывать со счетов и вклад физиологических факторов, связанных с пищевой специализацией, которая в значительной степени предопределяет тип социальной структуры. Совершенно бесспорно также, что переход от одиночного образа жизни к групповому сопровождается усложнением социальной организации вида. В целом, однако, нельзя не согласиться с тем, что эволюцию социальности у приматов вполне правомерно называть процессом, способствующим формированию крупных группировок (group-size evolution).

1.2. Социоэкология копытных

Наиболее известные и общепризнанные социоэкологические концепции, имеющие отношение к копытным, базируются на представлениях о том, что социальная организация и поведение особей любого вида формируется под влиянием сложного комплекса экологических факторов, таких как разнообразие, продуктивность и биомасса растительных сообществ, пространственное распределение кормовых ресурсов, содержание протеинов и клетчатки в потребляемых кормах, трёхмерная структура биотопов, а также видовое разнообразие и плотность популяций хищников. Эти факторы оказывают либо прямое, либо косвенное влияние на видоспецифические стратегии избегания хищников, систему коммуникаций, частоту агрессивных и миролюбивых взаимодействий между особями, процессы формирования как небольших семейных группировок, так и крупных стад, расселение молодняка, использование пространства, систему спариваний, иерархическую структуру и пластичность социальной организации вида в целом. Связь между экологическими факторами и поведением закрепляется естественным отбором, при этом поведенческие реакции характеризуются в той или иной степени выраженным консерватизмом (Crook, 1970a; Estes, 1966, 1974; Geist, 1974; Jarman, 1974; Clutton-Brock, Harvey, 1978).

1.2.1. Теоретические аспекты взаимосвязи между экологией и социальной организацией у копытных

Самыми основательными социоэкологическими исследованиями, имеющими отношение к копытным, признаются работы Джармена (Jarman, 1974) и Гейста (Geist, 1974). Последний, для лучшего понимания взаимосвязи между экологией и социальным поведением копытных, апеллирует к принципу Джармена–Белла (Jarman, 1968; Bell, 1971), согласно которому размеры тела и биомасса популяций копытных являются производными от содержания в корме клетчатки и протеинов, а также от обилия кормов. Этот принцип важен ещё и потому, что размеры тела копытных напрямую или косвенно обуславливают проявление многих форм поведения, в том числе миграционную активность и акустическую сигнализацию, преобладание во внутривидовой коммуникации акустического или ольфакторного канала связи, стратегию борьбы с хищниками, а также социальные взаимодействия.

Принцип Джармена–Белла количественно выражается следующим образом: суточная потребность копытного животного в энергии и протеинах прямо пропорциональна массе тела, возведенной в степень 0.75. Из этого, в частности, следует, что потребность в белках у мелких копытных существенно выше, чем у крупных. Высокий уровень метаболизма мелких копытных может поддерживаться только благодаря потреблению легко перевариваемых кормов с высоким содержанием белка. Корма, удовлетворяющие этому условию (молодые побеги, цветки, семена, плоды), составляют крайне малую часть общей биомассы растительности и распределены в про-

странстве неравномерно. Следовательно, биомасса копытных, специализирующихся на легко перевариваемых кормах с высоким содержанием протеинов, также относительно мала (Bourlière, 1965).

Принцип Джармена–Белла, помимо прочего, помогает понять, почему мелкие копытные, такие как дукеры (сем. *Cephalopinae*) и оленьки (сем. *Tragulidae*) употребляют в пищу, наряду с растениями, и животные корма (Kurt, 1963; Walker, 1964; Grim, 1970). Кроме того, в соответствии с этим принципом, при употреблении одних и тех же кормов биомасса парнокопытных всегда превышает биомассу непарнокопытных, а участки обитания последних занимают гораздо большую площадь, чем, например, у полорогих или оленей.

Джармен (Jarman, 1974), анализируя и сравнивая особенности биологии и поведения различных видов африканских копытных, связанные с потреблением определённых кормовых растений, отметил, что одни виды можно считать исключительно пастбищными (*grazers*), поскольку в их рацион питания входят различные виды трав и злаков, потребляемых во время пастыбы, другие, называемые браузеры (*browser* – ощипывающий побеги), очень разборчивы в пище и предпочитают молодые побеги и листья кустарников, а также цветки и плоды (злаки практически не входят в состав их рациона), и, наконец, третьи составляют обширную группу видов с промежуточным типом питания, склоняющимся либо в одну сторону (*browser-grazers*), либо в другую (*grazer-browsers*).

Всего выделено пять (А–Д) типов питания (Jarman, 1974):

А) высокая избирательность пищевых объектов при широком спектре потребляемых видов растений, находящихся в пределах небольшого участка обитания особи; виды с таким типом питания относятся исключительно к браузерам и используют в пищу цветки, верхушки побегов, плоды, плодовые почки и даже кору, т.е. те части растений, которые отличаются высокой питательной ценностью и содержат много белков и углеводов; некоторые виды используют в пищу и животные корма; этот тип питания характерен для дукеров (*Cephalophus* spp.), дикдигов (*Madoqua* spp.), стенбока (*Raphicerus campestris*), грисбока (*Raphicerus melanotis*) и карликовых антилоп (*Neotragus* spp.);

Б) предпочтение некоторых видов злаков либо высокая избирательность при широком спектре потребляемых в пищу видов растений; особи при таком типе питания круглогодично используют одни и те же постоянные участки обитания; пищевые объекты характеризуются высокой питательной ценностью, а их видовой состав может меняться по сезонам года; такой тип питания характерен, в частности, для бушбока (*Tragelaphus scriptus*), геренука (*Litocranius walleri*), малого куду (*Tragelaphus imberbis*) и ориби (*Ourebia ourebi*);

В) умеренная избирательность при широком спектре потребляемых в пищу растений либо предпочтение некоторых видов злаков; особи и их группировки используют участки обитания большой площади; рацион в значительной мере зависит от сезона года; такой тип питания характерен

для большого куду (*Tragelaphus strepsiceros*), водяного козла (*Kobus ellipsiprymnus*), ньялы (*Tragelaphus angasi*), импалы (*Aepyceros melampus*), газели Гранта (*Gazella granti*) и газели Томсона (*Gazella thomsoni*);

Г) рацион питания состоит преимущественно из злаков, при этом в пищу употребляются только определённые части растений либо растения на определённой стадии роста (молодые побеги); отмечаются сезонные миграции в поисках пастбищ с молодой травой; для видов с таким типом питания – голубой гну (*Connochaetes taurinus*), бубал Хантера (*Damaliscus hunteri*), топи (*Damaliscus lunatus*), беломордый бубал (*Damaliscus dorcas*) – характерно отсутствие постоянных участков обитания;

Д) в рацион питания входят многие виды трав и злаков; пищевая избирательность не выражена; у особей и их группировок отмечаются сезонные перемещения в пределах обширных участков обитания; этот тип питания характерен, в частности, для канны (*Tragelaphus oryx*) и африканского буйвола (*Syncerus caffer*).

Сравнительный анализ показывает, что способ питания и пищевые предпочтения копытных тесно связаны с такими особенностями их биологии, экологии и поведения, как масса тела (рис. 1.2.1.1), биотопическая привязанность, характер пространственного распределения особей в популяции, которые во многом определяют видоспецифические черты социальной организации (Jarman, 1974).

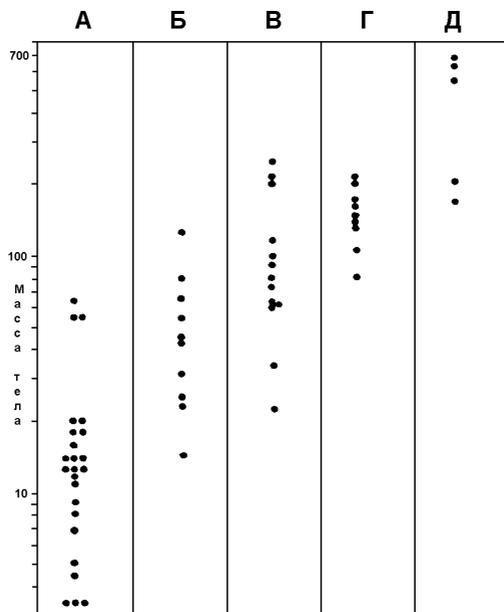


Рис. 1.2.1.1. Зависимость массы тела (вертикальная шкала, кг) от типа питания (А-Д) у различных видов африканских копытных (по: Jarman, 1974, с изменениями).

1.2.2. Изменчивость социальной структуры у копытных

В своём исследовании Джармен (Jarman, 1974) разделил изученные виды африканских копытных на 5 категорий (типов) в соответствии с характеристиками их социальной структуры.

Тип I объединяет мелкие виды антилоп, таких как дукеры (*Cephalophus* spp.) и дикдики (*Madoqua* spp.), а также всех представителей подсемейства карликовых антилоп (Neotraginae), за исключением ориби (*Ourebia ourebi*). Для этих видов характерен либо одиночный образ жизни, либо моногамия. Особи–одиночки и семейные пары занимают пространственно обособленные и охраняемые участки обитания. В охране территории активное участие принимают и самцы, и самки. У некоторых видов образуются группы, объединяющие особей–родителей с потомством. В составе таких групп не бывает более трёх особей, включая единственного детёныша, хотя у некоторых видов существуют исключения, и самцы могут объединяться с двумя взрослыми самками. При благоприятных условиях формируются даже небольшие группы, такие как у видов с социальной организацией типа II (см. ниже). Характерный тип питания – А.

Один из типичных представителей этой категории видов – обыкновенный дикдик, *Madoqua kirkii*. Его ареал находится в восточной и юго-западной частях африканского континента. Масса тела у этой мелкой антилопы составляет в среднем около 5.5 кг, а высота в холке – около 40 см. Обыкновенный дикдик предпочитает кустарниковые заросли и разреженные леса с богатым разнообразием кормовых растений, но нередко встречается и в местах со скудной травянистой растительностью. Спектр питания дикдика достаточно широк, но, как типичный браузер, он использует в пищу только наиболее питательные, легко перевариваемые и богатые белком части растений. Дикдики активны преимущественно в светлое время суток, но при высокой дневной температуре предпочитают отдых в тени под покровом растительности, а на кормёжку выходят в утренние и вечерние часы, иногда даже и в ночное время (Kellas, 1955; Tinley, 1969; Hendrichs, Hendrichs, 1971; Соколов, 1979, 1990).

Обыкновенный дикдик считается моногамным видом, и у него формируются семейные пары с прочными социальными связями, сохраняющимися на протяжении всей жизни половых партнёров. Семейные пары занимают охраняемые и маркируемые участки обитания, площадь которых составляет в среднем 3.5 га (максимум – 7 га). В охране и маркировке территории наибольшую активность проявляют самцы. Частота взаимодействий между самцом и самкой в семейных парах относительно низка, и моногамию у обыкновенного дикдика считают факультативной, хотя ни самцы, ни самки практически не делают попыток спариваться с другими партнёрами. Генетические исследования показывают, что все детёныши у дикдика являются потомством постоянных половых партнёров (Tinley, 1969; Hendrichs, Hendrichs, 1971; Hendrichs, 1975; Kranz, 1991; Brotherton, Rhodes, 1996; Brotherton et al., 1997; Brotherton, Manser, 1997).

Тем не менее, в популяциях обыкновенного дикдика встречаются и гаремные группы, в составе которых, наряду с самцом, могут быть две взрослых самки. Такие гаремные группы, образующиеся путём присоединения к семейной паре молодой (возрастом менее 1 года) мигрирующей самки, могут существовать длительное время (до полутора лет), пока одна из самок не погибнет. Гаремные группы также занимают отдельные охраняемые участки обитания. Как показывают исследования, самцы дикдика способны охранять территорию, в пределах которой могут прокормиться не одна, а несколько самок, и, тем не менее, полигиния в популяциях этого вида является не правилом, а исключением (Brotherton, Manser, 1997).

У самок обыкновенного дикдика ежегодно рождается по одному детёнышу. Самцы не проявляют никакой заботы о потомстве. Когда молодая особь достигает возраста 6-7 месяцев, взрослый самец изгоняет её со своей территории. Точно так же поступают и взрослые самки в отношении своих взрослеющих дочерей. Молодые самцы начинают искать себе партнёров ещё до наступления половой зрелости, и в это время у них отмечаются первые проявления территориального и маркировочного поведения. Половая зрелость у самок наступает в возрасте 6 месяцев, у самцов – в возрасте 12 месяцев (Hendrichs, Hendrichs, 1971; Brotherton, Rhodes, 1996; Brotherton, Manser, 1997).

Из-за малых размеров дикдики легко становятся добычей наземных и пернатых хищников. В связи с этим у них сформировалась специфическая стратегия поведения при опасности: они замирают на месте и некоторое время стоят неподвижно. Самцы могут поворачивать голову и оглядываться по сторонам, контролируя обстановку, а самки совершенно не делают никаких движений. Если хищник приближается на некоторое критическое расстояние, антилопы стремительно убегают, делая резкие прыжки из стороны в сторону. Найдя подходящее убежище, выжидают, пока опасность не минует (Kellas, 1955; Tinley, 1969).

Существование моногамных отношений у обыкновенного дикдика вызывает множество вопросов, поскольку две основные предпосылки эволюции моногамии среди млекопитающих – проявление заботы о потомстве у самцов либо неспособность последних к охране участков обитания с несколькими самками – не имеют к этому виду никакого отношения (Kleiman, 1977; Wittenberger, Tilson, 1980; Clutton-Brock, 1989; van Schaik, Dunbar, 1990). Высказано предположение, что причиной возникновения моногамии у дикдика служит особая стратегия поведения самцов, охраняющих самок как своих постоянных половых партнёров (Brotherton, Manser, 1997). Это, однако, означает, что социальная организация данного вида сформировалась не в результате влияния экологических факторов, связанных с распределением кормовых ресурсов или прессом хищников, а является производной социальных отношений, что, в общем-то, не вполне согласуется с традиционным социоэкологическим подходом.

Тип II объединяет такие виды, как косуля антилопа (*Pelea capreolus*), редунка (*Redunca arundinum*), ориби (*Ourebia ourebi*), геренук (*Litocranius*

walleri), малый куду (*Tragelaphus imberbis*), бушбок (*Tragelaphus scriptus*) и ситатунга (*Tragelaphus spekii*). У этих видов формируются небольшие группы, в состав которых входит в среднем от 3 до 6 особей (максимум – 12). Размер группы может незначительно варьировать в разные сезоны года. У каждой группы имеется свой участок обитания, границы которого у некоторых видов охраняются (например, у геренука, редунки, бушбока и ориби). В охране территории принимают участие только взрослые самцы. Молодые самцы могут длительное время оставаться в составе группы, занимая подчинённое положение. Некоторые из них покидают свои группы и объединяются в холостяцкие стада. Встречаются также взрослые одиночные самцы. При истощении кормовых ресурсов охрана территории теряет смысл, и отдельные территориальные группировки объединяются в более крупные кочующие стада, как, например, у редунки. Характерный тип питания – Б.

Один из типичных представителей этой категории видов – ориби, *Ourebia ourebi* – является самой крупной из карликовых антилоп: длина тела – до 1 м, высота в холке – до 70 см, масса тела – до 20 кг. Встречается преимущественно в африканских саваннах южнее Сахары – от Мали, Сенегала и Эфиопии на севере до пустыни Калахари на юге. Основу рациона питания ориби составляют травянистые растения и листья некоторых видов кустарников (Соколов, 1979, 1990; Arcese et al., 1995).

Социальная структура группировок ориби очень изменчива: семейные пары этого вида соседствуют с гаремными группами, а также со сложными группировками, в состав которых входят от двух до четырёх самцов и от одной до шести самок, а также молодые особи. Максимальное число особей в группировках – 12. Семейные пары преобладают в годы низкой численности, а более крупные группировки – при высокой плотности населения. И семейные пары, и группировки сложного состава занимают обособленные, маркируемые и строго охраняемые участки обитания (рис. 1.2.2.1). В сложных группировках с несколькими самцами устанавливается иерархия доминирования. Наибольшую активность в охране и маркировке участков обитания проявляет доминирующий самец (Arcese, 1994; Arcese et al., 1995; Bra-shares, Arcese, 1999a, 1999b).

В отличие от других видов антилоп со сходной социальной организацией, у ориби нет группировок, состоящих исключительно из самцов. Молодые самцы либо остаются в составе своей группы с особями–родителями, либо покидают её, чтобы присоединиться к другой группе – в обоих случаях они занимают подчинённое социальное положение. В старшем возрасте они отделяются от группы, осваивают свободные участки обитания и начинают их охранять и маркировать, когда находят себе самку, подходящую для образования пары (Arcese et al., 1995).

Сезонность размножения у ориби не выражена, и спаривания самцов с самками происходят круглогодично. Доминирующий самец, несмотря на свой высокий социальный статус, не в состоянии контролировать всех самок в группе, и с ними могут спариваться подчинённые самцы. Самки играют активную роль при выборе партнёра и подходящей территории. Как

правило, они остаются с выбранным партнёром или на облюбованном ими участке обитания не менее года (Jongejan et al., 1991; Arcese et al., 1995; Arcese, 1999).

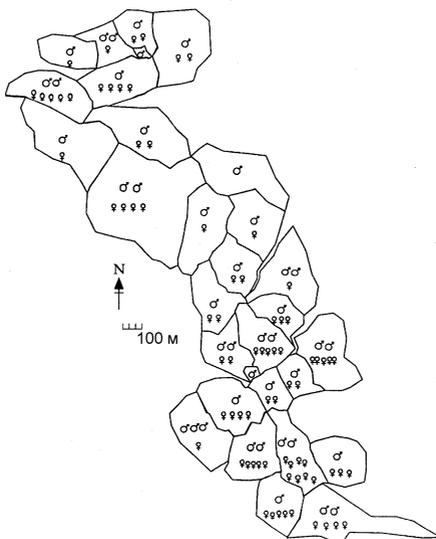


Рис. 1.2.2.1. Территории семейных пар, гаремных групп и сложных группировок ориби, *Ourebia ourebi*, в одном из районов исследований в Национальном парке Серенгети, Танзания. Число самцов и самок в группах показано соответствующими символами (по: Brashares, Arcese, 1999a).

Тип III объединяет такие виды африканских антилоп, как водяной козел (*Kobus ellipsiprymnus*), коб (*Kobus kob*), пуку (*Kobus vardoni*), личи (*Kobus megaceros*), спрингбок (*Antidorcas marsupialis*), газели (*Gazella* spp.), импала (*Aepyceros melampus*), ньяла (*Tragelaphus angasi*) и большой куду (*Tragelaphus strepsiceros*). У этих видов формируются небольшие группы и стада, в составе которых насчитывается от 6 до 60 особей. При определённых условиях в составе стада может быть до 200 животных, однако такие крупные агрегации нестабильны и для них не характерны прочные социальные связи. Наряду с группировками, в популяциях перечисленных видов присутствуют и взрослые самцы-одиночки. Средний размер группировок и стад у разных видов варьирует в зависимости от региона и по сезонам года. В определённые сезоны, совпадающие с периодом спариваний, часть взрослых самцов начинает охранять занимаемые участки обитания. У некоторых видов самцы охраняют свою территорию во все сезоны года. Охрана территории осуществляется с помощью агрессивных форм поведения и акустической сигнализации и неразрывно связана с запаховой маркировкой границ охраняе-

мого участка секретом специфических желез, мочой и пометом. Территориальные самцы стараются удержать на своём участке группировку (гарем) самок и получают исключительное право на спаривание с ними. Тем не менее, взрослые самки вольны покидать свою гаремную группу и переходить в другую. Взрослые самцы, не имеющие своей территории, объединяются с полувзрослыми и молодыми самцами в холостяцкие стада, состав которых непостоянен. Самки, в зависимости от вида, объединяются в группы или крупные стада, в составе которых насчитывается от 6 до 150 особей. Прочных родственных связей между самками не обнаруживается. Беременные самки перед родами покидают стадо и возвращаются обратно, когда телёнку исполняется несколько дней. Телята одного возраста стараются держаться в стаде отдельной группой. Характерный тип питания – В.

Один из видов этой категории – импала – распространён на африканском континенте от Кении и Уганды до Анголы и северных районов ЮАР. Это относительно крупная антилопа: длина тела самцов достигает 148 см, высота в холке – до 91 см; длина тела самок – до 128 см, высота в холке – до 86 см; масса тела взрослых особей варьирует от 40 до 80 кг. Места обитания импалы – открытые и кустарниковые саванны, а также галерейные леса. В рационе питания присутствуют листья, почки и побеги кустарников, а также молодая трава, в особенности после сезона дождей. Животные кормятся преимущественно в утренние и вечерние часы, не удаляясь далеко от водоёмов, а в жаркое время дня отдыхают и пережёвывают жвачку в тени кустов или акаций (Schenkel, 1966a; Leuthold, 1970; Соколов, 1979, 1990).

Сезон размножения импалы в Юго-Западной Африке – февраль-март, в Восточной Африке – октябрь-ноябрь. Длительность беременности – 6,5 мес. У самки рождается, как правило, один детёныш. Незадолго до родов самка отделяется от стада и вновь присоединяется к нему, когда детёнышу исполняется несколько дней. В этот период телята очень уязвимы для хищников, и половина из них гибнет в течение нескольких недель после появления на свет. Телёнок сосёт молоко матери до 4,5-6 месяцев. У импалы существуют так называемые “детские сады”, в которых за группой телят присматривает несколько самок. В возрасте 8 месяцев молодые самцы покидают стадо. Молодые самки становятся половозрелыми в возрасте 1,5 года, молодые самцы – в возрасте около 1 года, но до четырёх лет не участвуют в размножении из-за конкуренции с более взрослыми самцами (Schenkel, 1966a; Leuthold, 1970; Jarman, 1970, 1972, 1979).

Взрослые самки с молодняком объединяются в группы (стада) численностью обычно от 6 до 15, но иногда до 100 особей, и держатся в пределах определённого участка обитания площадью от 80 до 180 га. Выявленная географическая и сезонная изменчивость размера группировок и стад обусловлена различиями в пространственном распределении наиболее предпочитаемых кормов. Во влажный сезон размер группировок увеличивается, а в другие сезоны года, соответственно, уменьшается (Schenkel, 1966a; Leuthold, 1970; Jarman, 1970, 1972, 1974). Особенностью социальной структуры этих группировок является то, что они непостоянны, и у самок отсутствуют

прочные социальные связи (Jarman, 1979). Это объясняется, в основном, тем, что самки не состоят в близком родстве (Murray, 1981; Mooring, 1995).

Многие самцы репродуктивного возраста (старше 4 лет) занимают обособленные, охраняемые участки обитания и монополизируют всех самок, находящихся на их территории. У таких самцов, фактически, образуются группировки, подобные гаремным. В некоторых популяциях самцы охраняют территорию круглогодично, в других – только в определённые сезоны, совпадающие с периодом гона. Подростающие самцы изгоняются из гаремных группировок территориальными самцами. Полувзрослые самцы (в возрасте до 4 лет), а также взрослые самцы, не имеющие своей территории, объединяются в отдельные холостяцкие стада. В таких стадах формируются отношения доминирования–подчинения, и социальный ранг самца зависит от его возраста. Доминирующие самцы со временем получают шанс захватить освободившуюся после гибели какого-либо взрослого самца территорию и стать обладателями гарема самок (Schenkel, 1966a; Leuthold, 1970; Jarman, 1970, 1972, 1979; Murray, 1982).

Взрослые самки регулярно контактируют с самцами из холостяцких стад, и наиболее интригующей формой их взаимодействий является взаимный груминг, который представляет собой прикусывание резцами головы и шеи партнёра. Взаимный груминг отмечается также и у самцов, входящих в состав холостяцких стад (Hart, Hart, 1992; Mooring, Hart, 1995).

В южной и восточной частях ареала в поведении импалы обнаруживаются некоторые различия: на юге ареала в сухой сезон самки и самцы собираются большими стадами, в которых насчитывается до нескольких сотен особей, а на востоке ареала особи склонны к территориальности. Самцы используют разные способы охраны территории и находящихся на ней самок, в том числе агонистические взаимодействия, ритуализованные формы поведения, акустическую сигнализацию и запаховую маркировку секретом пахучих желез, экскрементами и мочой (Jarman, 1972, 1979).

Среди копытных Палеарктики социальная организация типа III характерна, в частности, для сибирской косули, *Capreolus pygargus* – вида, распространённого в лесной и лесостепной зонах России и Казахстана от Поволжья на западе до Приморского края на востоке, а также в некоторых районах Центрального и Северо-Восточного Китая. Сибирская косуля – относительно крупное животное: у самцов длина тела варьирует в среднем от 127 до 144 см, высота в холке – от 83 до 95 см, масса тела – от 35 до 48 кг (максимум – 70 кг); самки отличаются несколько меньшими размерами. Типичные места обитания сибирской косули – таёжные смешанные и широколиственные леса. Нередко косулю можно встретить и в лесостепи, а также в степных биотопах на участках с высокой травой и кустарниковыми зарослями. Рацион её питания достаточно широк и включает в себя до 140 видов травянистых растений и кустарников. Сибирскую косулю отличает также высокая пищевая избирательность: в пищу идут, как правило, наиболее питательные части растений с низким содержанием клетчатки. В зимний период косули переходят на питание ветвями кустарников и пожухлой травой,

которую выкапывают из-под снега. В летний (бесснежный) период для сибирской косули характерен оседлый образ жизни, а весной и осенью отмечаются миграции в районах, где снежный покров относительно высок (более 40-50 см). Тип активности этого вида – полифазный: в среднем 5-8 периодов активности в сутки с пиками в утренние и вечерние часы. Основной гон приходится на конец августа–сентябрь, а в ноябре–декабре отмечается дополнительный период гона. Беременность, с учетом латентного периода, длится от 6 до 10 месяцев. Массовый отёл происходит в конце мая–июне. У самки обычно рождается два детёныша, реже – один или три. Половой зрелости молодые особи достигают на втором году жизни, но самцы принимают участие в размножении, как правило, в возрасте 2-3 лет (Соколов, Данилкин, 1981; Громов, 1986).

Взрослые самцы и самки сибирской косули в летний период (с мая по сентябрь) ведут одиночный образ жизни. Самцы занимают обособленные, охраняемые от других особей того же пола участки обитания, площадь которых составляет в среднем 50-70 га, но может достигать 300 га. Самки также занимают охраняемые участки обитания, площадь которых весной и в начале лета не превышает нескольких гектаров, а к концу лета, по мере подрастания телят, увеличивается до 15-35 га. Участки обитания территориальных самцов перекрывают участки обитания, как правило, одной или двух взрослых самок с потомством (рис. 1.2.2.2).

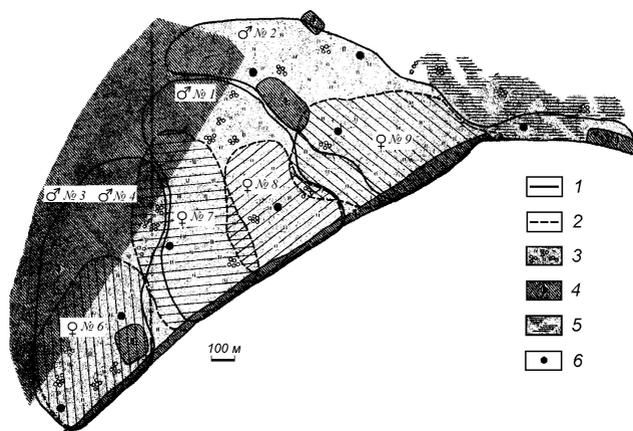


Рис. 1.2.2.2. Территории самцов (1) и участки обитания самок (2) сибирской косули (*Capreolus pygargus*) в летний период (по: Соколов, Данилкин, 1981). 3 – луг, 4 – лес, 5 – болото, 6 – местонахождение нетерриториальных самцов.

Семейные группы – самки с потомством – в летний период занимают обособленные территории. Период территориальности заканчивается с на-

ступлением осени, и в сентябре начинается образование сложных группировок. Каждая такая группировка (стадо) формируется на основе одной–двух семейных групп, к которым присоединяются холостые самки и годовалые особи. Позднее к сформировавшейся группе могут присоединяться и взрослые самцы, но многие из них в зимний период продолжают вести одиночный образ жизни. В стадах сибирской косули выделяются вожаки, при этом чаще всего ими становятся старшие по возрасту и наиболее опытные самки, реже – самцы. Опыт вожakov чрезвычайно важен для выбора наиболее подходящих кормовых участков в зимний период, а также для координации действий группы при опасности (Соколов, Данилкин, 1981).

Сложные группировки в популяциях сибирской косули существуют до марта–апреля, а затем начинают распадаться на мелкие группы. В мае взрослые особи вновь переходят к одиночному образу жизни (Соколов, Данилкин, 1981). Переход от одиночного образа жизни в летний период к стадности зимой у сибирской косули, несомненно, связан с сезонными изменениями в обилии и качестве кормов.

Тип IV объединяет всех представителей подсемейства *Alcelaphinae*, за исключением бубала Хантера (*Damaliscus hunteri*), а именно голубого гну (*Connochaetes taurinus*), белохвостого гну (*Connochaetes gnou*), топи (*Damaliscus lunatus*) и беломордого бубала (*Damaliscus dorcas*). У этих видов группировки могут быть двух категорий: 1) репродуктивные, к которым относятся как гаремные (с одним самцом), так и смешанные (объединяющие нескольких самцов и самок), и 2) нерепродуктивные (холостяцкие), объединяющие только самцов. Кроме того, в популяциях этих видов встречаются самцы–одиночки. Гаремные группы могут занимать охраняемые участки обитания либо входить в состав мобильных агрегаций (стад), в которых насчитывается несколько сотен особей. В некоторых популяциях небольшие группы и стада объединяются в крупные агрегации из нескольких тысяч животных. В таких крупных агрегациях, тем не менее, поддерживается высокая координация взаимодействий, и они разделяются на мелкие стада только во время пастбы. В благоприятных экологических условиях, характеризующихся, в основном, обилием корма, крупные агрегации могут существовать круглогодично. В других условиях крупные агрегации формируются исключительно в определённые сезоны года, либо отсутствуют вообще. У каждого вида существуют как оседлые, так и мигрирующие (номадные) популяции. В номадных популяциях выделяются отчётливые периоды оседлости и миграции. Средний размер группировок и стад варьирует в разных географических регионах и в зависимости от сезона года.

В периоды оседлости многие взрослые самцы занимают обособленные, строго охраняемые участки обитания. Территориальные самцы стараются удержать в пределах своего участка группировку (гарем) самок, получая исключительное право на спаривание с ними. На участке каждого самца имеется особо охраняемая и маркируемая зона (core area) с наилучшими кормовыми угодьями. Между территориальными самцами–соседями нередко возникают конфликты. Самцы, не имеющие своей территории, объеди-

няются в холостяцкие стада. В таких стадах устанавливается иерархия доминирования, и наиболее высококоранговые самцы при благоприятных условиях могут стать обладателями охраняемого участка обитания с гаремом самок. Группы самок имеют, как правило, постоянный состав и перемещаются в пределах обширных участков обитания, перекрывающих территории, охраняемые самцами. Молодые самки остаются с матерью в течение 2-3 лет. Молодые самцы, достигшие половой зрелости, изгоняются из группы либо матерью, либо территориальным самцом.

В периоды миграции антилопы, естественно, не привязаны к определённым участкам обитания. Они собираются в слабо структурированные стада, в которых ранее существовавшие группировки перемешиваются. Определённая структурированность мигрирующего стада сохраняется лишь за счёт некоторой части взрослых самцов, оставляющих за собой право на преимущественное спаривание с самками. Эти самцы отвоёвывают себе небольшие участки местности при периодических остановках мигрирующего стада и опекают гаремы самок. Основная стратегия поведения взрослых самцов в периоды миграции заключается, скорее, в монополизации самок, а не в охране территории, обеспечивающей им преимущество перед другими самцами в периоды оседлости. Отсутствие иерархии доминирования между самцами в мигрирующих стадах нередко приводит к тому, что на одну и ту же группировку самок на временной территории может одновременно претендовать пара взрослых самцов. Оба самца следуют за группой самок и не отходят от неё во время остановок мигрирующего стада. Для указанных видов характерен тип питания Г.

Один из типичных видов этой категории – голубой гну, *Connochaetes taurinus* – населяет Восточную и Южную Африку, и почти не встречается севернее широты озера Виктория. Это крупная антилопа: высота в холке у взрослых самцов составляет 130-145 см, а масса тела – 165-290 кг. Излюбленные места обитания голубого гну – саванны и обширные низкотравные равнины. Однако нередко можно встретить гну и среди зарослей колючих кустарников, а также в сухих разреженных лесах. Питается гну молодым подростом определённых видов травянистых растений (преимущественно злаков) высота которых, как правило, не превышает 10 см. Поэтому стада гну ведут преимущественно кочевой образ жизни, дважды в году совершая миграции в отдалённые районы, где прошли дожди и есть подходящий корм. Однако, наряду с мигрирующими, существуют и оседлые популяции. Размножение гну не приурочено к строго определённому времени года. В период гона, который длится около 3 недель, у самцов происходят ожесточённые схватки за обладание гаремом самок. Наиболее сильные и выносливые самцы отвоёвывают по 10-12 самок. Беременность длится 8.5 месяца, самки чаще приносят по одному телёнку, реже двух (Watson, 1969; Соколов, 1979, 1990; Knight, 1992; Mduma et al., 1999).

Голубой гну – вид, у которого образуются, пожалуй, самые крупные стада, состоящие из взрослых и молодых разнополых особей. По составу их можно разделить на две категории: 1) стада, состоящие из самок с телятами,

и 2) стада, объединяющие самцов в возрасте от 1 года и старше. В популяциях этого вида присутствуют также взрослые самцы—одиночки, занимающие охраняемые участки обитания площадью 2.5-3 га (Estes, 1966).

Изучение одной из популяций голубого гну в кратере Нгоронгоро в Танзании показало, что большинство особей объединяется в крупные стада, в которых насчитывается от нескольких десятков до нескольких сотен голов, нередко более тысячи. Помимо крупных, существуют и мелкие стада, объединяющие в среднем около 10 взрослых самок, годовалых особей и телят. Небольшие стада, доля которых составляет около 20-30% от их общего числа, обычно перемещаются между охраняемыми территориями самцов—одиночек (Estes, 1966).

Мелкие стада, как показали наблюдения, образуются благодаря тому, что самки с телятами держатся вместе. Этому способствуют и прочные социальные связи между взрослыми самками и их подростками дочерьми. Чужие самки обычно изгоняются из таких стад. Во влажный сезон каждое небольшое стадо держится в пределах ограниченной территории площадью около 2.5 км². В сухой сезон мелкие стада могут объединяться в крупные агрегации при пастбы на участках с наиболее сочной травой, но в конце светового дня каждое стадо возвращается на отдых на свою территорию.

Крупные стада также состоят из относительно обособленных мелких стад, но они более мобильны. В течение одного—двух месяцев крупные стада концентрируются в пределах самых лучших пастбищ, куда ежедневно совершают переходы с мест ночного отдыха. Во время переходов антилопы движутся плотными колоннами, и такими же колоннами, до десяти особей в ряд, укладываются на ночлег, когда возвращаются назад. Подобное поведение, характерное также и для мигрирующих стад, отличает их от небольших стад, типичных для оседлых популяций этого вида (Estes, 1966).

Основными врагами голубого гну являются лев (*Panthera leo*), пятнистая гиена (*Crocuta crocuta*) и гиеновая собака (*Lycan pictus*). На молодых гну нападают леопард (*Panthera pardus*) и гепард (*Acinonyx jubatus*). Немалое их число гибнет и при переправах через реки по вине крокодилов. При атаке крупного хищника гну, как правило, разбегаются враспыльную. Это дезориентирует хищника и позволяет выиграть время, чтобы остаться в живых. Мелких хищников, таких как шакалы или гиеновые собаки, стадо гну может атаковать единым фронтом, принуждая к отступлению (Jarman, 1974; Knight, 1992; Mduma et al., 1999).

Наличие двух социальных систем, адаптированных к разным экологическим условиям, в популяции голубого гну в кратере Нгоронгоро объясняется особенностями местной экосистемы. С одной стороны, пространство кратера вмещает ограниченное число крупных стад, но, с другой стороны, продуктивность его пастбищ настолько высока, что на этой территории может прокормиться значительно большее число особей. В этих условиях местная популяция голубого гну разделилась на две неравные части: меньшую, демонстрирующую оседлый тип социальной структуры, и крупную, с социальной организацией, типичной для мигрирующих стад.

Наличие двух разных социальных систем отмечено и у других видов копытных, например, у бубала, *Damaliscus korrigum* (Estes, 1966). Это свидетельствует о том, что разные социальные системы у копытных не наследуются, а формируются в определённых экологических условиях.

Среди непарнокопытных к типу IV можно отнести бурчеллову, или саванную зебру, *Equus burchelli*. Этот вид распространён в юго-восточной Африке от Южной Эфиопии до востока ЮАР и Анголы и относится к категории крупных представителей копытных: длина тела составляет 2-2.4 м, высота в холке – до 1.4 м, вес – 290-350 кг; самцы на 10% крупнее самок. Бурчеллова зебра населяет саванны и степи, предпочитая злаковые и злаково-кустарниковые пастбища, расположенные на холмах и пологих склонах невысоких гор. Встречается также и на частично облесённых участках с высокой травой. Как правило, стада саванной зебры первыми осваивают высокотравье, а другие африканские копытные (газели, гну, ориксы и прочие антилопы) появляются вслед за ними. На ночь зебры откочёвывают на открытые участки, где меньше укрытий для хищников. Рацион питания саванной зебры включает в себя около 50 видов травянистых растений, в основном злаков. Дополнением к нему служат листья и побеги некоторых видов кустарников. Саванные зебры постоянно нуждаются в воде, посещая ближайшие водоёмы от 1 до 5 раз в день. Поэтому они никогда не удаляются от источников воды на значительное расстояние. Места пастбы и водопоя относительно постоянны, но не защищаются членами табуна от других особей своего вида (Соколов, 1979, 1990; Andersen, 1992). У саванной зебры нет определённого сезона размножения. Самцы становятся половозрелыми в возрасте 3 лет, но из-за конкуренции с матёрными жеребцами становятся обладателями собственного гарема лишь в возрасте 5-6 лет. Самки приносят первого жеребёнка в возрасте 3-3.5 года. Беременность длится в среднем 370 дней. Пик родов приходится на начало сезона дождей (декабрь–январь). В помёте чаще всего бывает один жеребёнок, реже – два. Уже через 10-15 минут после появления на свет жеребёнок самостоятельно встаёт на ноги, через 20 минут делает первые шаги, а через 30-45 минут следует за своей матерью. Первые дни самка никого не подпускает к новорожденному. Уже через неделю после рождения жеребёнок начинает щипать траву, но молочное вскармливание длится до 12-16 месяцев. В природе продолжительность жизни саванной зебры достигает 30 лет (Andersen, 1992).

Саванная зебра – стадное животное. В популяциях этого вида выделяются две категории группировок. Первая – репродуктивные (гаремные) группы, называемые табунами. Каждый табун держится в границах определённого участка обитания, площадь которого составляет от 30 до 620 км². Во главе табуна находится жеребец–вожак в возрасте 5-6 лет, остальные члены табуна – самки и молодняк. Обычно численность табуна не превышает 9-10 особей. Начало табуна даёт молодой жеребец, когда выбирает себе пару. Через некоторое время к ним присоединяется ещё несколько самок, и далее все члены табуна, за редкими исключениями, держатся вместе до конца жизни. Вожак обладает исключительными правами на спаривание с самка-

ми. Состав табуна постоянен, хотя при нападении хищников или во время миграций он может временно распадаться, либо объединяться с другими табунами в крупные стада размером от десятков до нескольких сотен особей. Члены табуна узнают друг друга даже на значительном расстоянии. Среди самок табуна формируется иерархия доминирования, и социальный ранг самки положительно коррелирует с её возрастом. Соответственно, самое высокое место в этой иерархии занимает старейшая самка. Молодые жеребцы изгоняются из табуна в возрасте 1-3 лет. Старые, больные особи также изгоняются. Вторая категория – холостяцкие группировки, или косяки, объединяющие молодых самцов, изгнанных из семейных табунов, а также взрослых жеребцов, не обладающих собственным табуном.

Кроме этих двух категорий группировок, в популяциях саванной зебры присутствуют взрослые жеребцы–одиночки. Они при определённых обстоятельствах способны отбить самку из семейного табуна и покрыть её, но последняя после спаривания обязательно возвращается в свой табун (Andersen, 1992).

Для многих популяций саванной зебры типичны сезонные миграции в связи с периодическими изменениями кормовых условий, и в сухой сезон формируются крупные стада, откочёвывающие в более влажные районы. В засушливых регионах, например в национальном парке Серенгети (Танзания), протяжённость ежегодного миграционного пути зебр составляет более 800 км. Но в кратере Нгоронгоро, где постоянно сохраняются условия повышенной влажности, популяция саванной зебры круглый год живёт оседло (Andersen, 1992).

Тип V объединяет такие виды африканских копытных, как канна (*Tragelaphus oryx*), орикс (*Orix gazella*) и африканский буйвол (*Syncerus caffer*). В стадах этих видов репродуктивные группировки могут быть как гаремными (с одним самцом), так и сложными (с несколькими самцами). При благоприятных условиях формируются крупные стада, в которых насчитывается до 2 тысяч особей. Размеры группировок почти не зависят от сезона года. Характерный тип питания – Д.

Один из типичный видов этой категории – канна – распространён в Центральной, Восточной и Южной Африке. Это одна из самых крупных антилоп: у самцов длина тела достигает 3.5 м, высота в холке – 1.8 м, масса тела – 1000 кг; у самок длина тела – до 2.7 м, масса тела – до 600 кг. Места обитания этого вида – саванны и кустарниковые пустоши, предгорные луга, а также сухие степи и полупустыни. Питается канна многими видами травянистых растений, а также листвой определённых видов деревьев и кустарников. Беременность длится 8-9 месяцев, и по её окончании у самки рождается обычно один телёнок, реже двойня. Большинство родов приурочено к началу влажного сезона (Соколов, 1979, Buys, 1988; Buys, Dott, 1991).

В стадах канна насчитывается в среднем 8-10 особей, иногда – до 25, но во время миграций животные собираются в крупные агрегации, объединяющие до 700 особей. Такие агрегации – временные образования, и прочные социальные связи в них отсутствуют. Миграции начинаются с наступ-

лением сухого сезона, когда основная масса антилоп сосредоточивается в окрестностях речных долин с наиболее продуктивными пастбищами. Во влажный сезон канны предпочитают холмистые районы и нередко пасутся на местах бывших степных пожаров, зарастающих молодой травой. При отсутствии таковой канны переходят на питание листвой кустарников и охотно поедают плоды многих диких растений. Пасущиеся канны часто объединяются со стадами зебр, вместе с которыми иногда совершают и дальние миграции (Buys, 1988).

В состав типичного стада входит один взрослый самец, несколько взрослых самок и молодых самцов, а также телята. В редких случаях в составе стада может находиться несколько взрослых самцов. В таких стадах среди самцов устанавливается иерархия доминирования, чему предшествуют ожесточённые схватки, приводящие иногда к серьезным увечьям соперников. Каждое стадо занимает охраняемый участок обитания, который наиболее активно маркируется взрослыми самцами (Buys, 1988).

Помимо человека, взрослым особям канны может угрожать только лев. Что касается молодых животных, то они нередко становятся жертвой леопардов, гепардов и гиеновых собак. В связи с этим у канны выработались эффективные способы защиты от хищников. Известны случаи, когда группа взрослых самок в «сомкнутом строю» прогоняла нападавших на них гепардов (Buys, 1988).

Африканский буйвол, *Syncerus caffer* – вид, не менее крупный, чем канна: вес взрослых самцов достигает 1200 кг, высота в холке – 1.8 м, длина тела – 3.4 м. Этот вид распространён от Сенегала и Южной Эфиопии до Южной Африки. Сезонности размножения у африканского буйвола нет, но наибольшее число детёнышей рождается в дождливый период. Беременность длится 10-11 месяцев, и у самок появляется на свет, как правило, по одному телёнку (Jarman, 1974; Sinclair, 1977; Соколов, 1990). Привязанность телят к матерям сохраняется, по крайней мере, в течение 2-3 лет, а половозрелыми они становятся в возрасте 3.5-5 лет (Sinclair, 1970, цит. по: Jarman, 1974; Соколов, 1990).

Наиболее многочисленные популяции этого вида обитают в кустарниковых саваннах, где имеются непересыхающие водоёмы. Африканский буйвол в целом весьма разборчив в еде. В рацион его питания входят многие виды травянистых растений с большим содержанием клетчатки, однако предпочтение отдаётся определённым видам, которые буйвол потребляет в течение всего года, переходя на другой корм лишь вынужденно. Кустарниковая растительность составляет примерно 5% от общего количества съедаемого корма. В сутки взрослая особь потребляет количество пищи, равное 2% массы тела. Продолжительность жизни африканских буйволов в природе составляет в среднем 15-16 лет, но в неволе они доживают до 30 лет (Соколов, 1979, 1990; Sinclair, 1977; Mloszewski, 1983).

У африканского буйвола образуются стада двух категорий: репродуктивные (смешанные), в состав которых входят взрослые особи обоих полов, и холостяцкие, состоящие исключительно из самцов (чаще всего по 3-4 осо-

би). В репродуктивных стадах, объединяющих обычно по 20-30 особей, присутствует несколько взрослых самцов, а число взрослых самок всегда остаётся постоянным. Многие из взрослых самцов остаются в смешанных стадах длительное время, но некоторые уходят и присоединяются к холостяцким стадам. Возраст самцов в таких стадах обычно составляет от 4 до 12 лет. Самцы из холостяцких стад могут время от времени переходить в смешанные стада (Соколов, 1979, 1990; Sinclair, 1977; Mloszewski, 1983).

Каждое репродуктивное стадо перемещается в пределах своего практически обособленного от других участка обитания. Охрана границ участка не зафиксирована, однако степень перекрытия соседних участков невелика. Репродуктивные стада, как показывают исследования, распределены в пределах ареала вида относительно равномерно (Jarman, 1974; Sinclair, 1977; Mloszewski, 1983). У самцов в репродуктивных стадах, а также в холостяцких группах, формируется иерархия доминирования. Доминирующие самцы получают преимущество в спариваниях с самками, которые происходят с марта по май (Sinclair, 1970, цит. по: Jarman, 1974). Между быками в это время возникают ритуализованные поединки, которые внешне выглядят очень грозно и эффектно, но редко приводят к серьёзным травмам соперников. Некоторые косвенные данные указывают на то, что многие особи остаются в составе стада, в котором родились, длительное время. В сухой сезон, когда наступает период бескормицы, репродуктивное стадо может разделиться на небольшие группы, не покидающие, однако, пределов участка обитания всего стада, а при изменении условий в лучшую сторону группы вновь объединяются в одно стадо (Jarman, 1974).

В стадах африканского буйвола, встречающихся в лесных биотопах, насчитывается в среднем меньшее число особей, чем в стадах, обитающих в саванне. Наиболее крупные стада, в которых зафиксировано до 1500 голов, собираются в заповеднике Серенгети. Подобная изменчивость объясняется, прежде всего, различиями в пространственном распределении наиболее предпочитаемых кормов (Jarman, 1974; Sinclair, 1977; Соколов, 1990).

1.2.3. Социоэкологические концепции, объясняющие разнообразие социальных систем у копытных

В большинстве социоэкологических концепций обосновываются результаты воздействия на социальную организацию копытных таких экологических факторов, как продуктивность растительных сообществ, характер пространственного распределения наиболее предпочитаемых кормов, а также сезонные и многолетние колебания их обилия и распределения (Geist, 1974). Согласно одной из гипотез (Geist, 1967, 1971), условия, типичные для устойчивых, самовосстанавливающихся климаксных экосистем способствуют формированию прочных социальных связей с ярко выраженным лидерованием, в том числе долговременных связей между самками и молодняком. Напротив, в условиях саванн и засушливых степных экосистем, периодически подверженных непредсказуемым катастрофическим явлениям (навод-

нения, пожары, снежные лавины и т.п.), создаются предпосылки формирования социальной организации с ранним расселением молодняка.

Сравнительный анализ социальной структуры разных видов копытных показывает, что связь с экологическими факторами прослеживается, прежде всего, в отношении избирательности предпочитаемых кормов. Территориальная обособленность семейных пар, равно как и одиночный образ жизни многих лесных видов копытных, объясняется, прежде всего, распределением кормовых объектов, которые, с одной стороны, широко рассеяны в пространстве, а с другой стороны, размещены крайне неравномерно. С другой стороны, формирование крупных стад у видов, населяющих открытые ландшафты, связывают с необходимостью защиты от хищников и отсутствием надёжных укрытий. Номадный (кочевой) образ жизни ряда видов копытных объясняется, прежде всего, обширностью занимаемых территорий и сезонной сменой наиболее предпочитаемых кормов (Jarman, 1974).

Социоэкологи полагают, что характер пространственного распределения кормовых ресурсов оказывает прямое воздействие на социальные отношения у копытных. Так, неравномерное, мозаичное распределение богатых протеинами кормов способствует формированию социальной структуры, основанной на агрессивных взаимодействиях, способствующих обособлению и охране занимаемых участков обитания, т.е. территориальности, тогда как относительно равномерное распределение скудных кормов благоприятствует взаимоотношениям, которые практически исключают проявление агрессии. Однако агрессия закрепляется естественным отбором как средство борьбы за кормовые ресурсы только в том случае, если последние полностью восполняют затраты энергии, расходуемой во внутривидовых конфликтах (Geist, 1974). Если же затраты энергии не компенсируются, то охрана территории становится бессмысленной, особенно для самок, вынашивающих или выкармливающих потомство. Именно этим объясняются толерантные отношения между самками у некоторых видов копытных, которые собираются группами при пастьбе (Hunter, 1962; Kurt, 1968).

У многих видов копытных средний размер группировок и стад варьирует в зависимости от сезона года и в разных географических популяциях. Считается, что это также обусловлено особенностями пространственного распределения наиболее предпочитаемых кормов. Кроме того, средний размер группировок рассматривается и как производное от выработанной в процессе эволюции видоспецифической стратегии борьбы с хищниками. Во всяком случае, полагают, что именно этой стратегией определяется минимальный размер группировок у многих видов копытных (Jarman, 1974).

Сезонные и многолетние циклы в обилии и доступности кормов являются причиной периодических изменений в социальной организации. Наиболее контрастные перемены обнаруживаются у видов, ведущих одиночный образ жизни, таких как европейская и сибирская косули (*Capreolus capreolus*, *C. pygargus*), белохвостый олень (*Odocoileus virginianus*) и большой редунка (*Redunca arundinum*): в зимний период, со сменой кормов, они объединяются в группы и переходят к стадному образу жизни (Соколов, Данил-

кин, 1981; Соколов, 1990). Лоси, кормящиеся на обширных лесных пожарах молодой растительностью, собираются в группы, в которых насчитывается до 30-40 особей (Geist, 1974). У многих видов африканских копытных также отмечена тенденция увеличения размеров стада в периоды, связанные с дефицитом кормов (Bourlière, Hadley, 1970; Estes, 1974).

Возвращаясь к территориальности, следует отметить, что она, как полагают многие исследователи, типична для тех видов, которые обитают в условиях экосистем, характеризующихся широким видовым разнообразием и высокой продуктивностью растительных сообществ, благодаря чему даже малые участки обитания обеспечивают взрослых особей необходимыми кормами и убежищами (Brown, 1964; Geist, 1974). Согласно гипотезам Крукса (Crook, 1970a) и Эйзенберга (Eisenberg, Lockhart, 1972), если самец кормится на одной территории с самкой, вынашивающей или выкармливающей его потомство, то охрана участка обитания от самцов-конкурентов способствует повышению его индивидуальной приспособленности.

Климатские сообщества дождевых тропических лесов характеризуются стабильными и богатыми кормовыми ресурсами, и в этих условиях также возникают предпосылки для территориальности: только охрана территории с жизненно необходимыми ресурсами гарантирует успешное выживание и размножение; особи же, неспособные отстоять собственную территорию в жесткой борьбе с конкурентами, вытесняются в менее благоприятные биотопы. Так естественный отбор закрепляет территориальное поведение и, помимо прочего, минимизирует различия, обусловленные половым диморфизмом, поскольку самкам в этих условиях выгоднее быть похожими на самцов, охраняющих территорию, и, тем самым, экономить энергию, необходимую для вынашивания и выкармливания потомства. Что касается территориальных самцов, то их репродуктивный успех повышается благодаря охране кормовых ресурсов, необходимых для роста и развития потомства. Помогая самкам охранять территорию, они, к тому же, сводят к минимуму вероятность прерывания беременности и гибели потомства в результате случайных контактов самок с другими особями противоположного пола. Самцам, с одной стороны, необходимо быть достаточно крупными, чтобы успешно защищать свою территорию от конкурентов, но, с другой стороны, они должны быть и относительно мелкими, чтобы затраты энергии на охрану территории не превышали энергетической ценности кормов, находящихся в пределах охраняемых участков обитания (Geist, 1974).

В описанной ситуации оптимальным было бы соотношение полов среди взрослых особей, равное 1:1, что, в свою очередь, способствовало бы эволюции моногамных отношений. В пользу такой концепции, объясняющей возникновение моногамии, приводятся следующие соображения (Geist, 1974). Присутствие более чем одной самки на территории, охраняемой самцом, нежелательно, так как другие самки могут поставить под угрозу успешное появление на свет и выкармливание потомства самца. Поэтому последний должен уверенно отличать свою партнёршу от других самок. Кроме того, самцу необходимо подходить к выбору самки очень ответственно,

поскольку она, вероятнее всего, будет оставаться его единственной спутницей жизни, и неудачный выбор пары фатально скажется на репродуктивном успехе самца. Поэтому самцы моногамных видов не спешат с выбором новой партнёрши после гибели прежней. Такое поведение отмечено, в частности, у обыкновенного дикдика (Hindrichs, Hindrichs, 1971). У полигамных видов подобной проблемы не возникает.

Если обилие и доступность кормов меняется из года в год, защита территории для самцов теряет всякий смысл. В этой ситуации они стремятся к повышению своего репродуктивного успеха иным способом – за счёт спаривания с максимально возможным числом самок. Если ширина колебаний внешних условий, связанных с обилием кормов, столь велика, что самки теряют преимущество от спариваний с одним самцом, то территориальное поведение самцов перестаёт поддерживаться естественным отбором, и среди особей этого пола формируется иная система взаимоотношений – иерархическая. Если же самки всё-таки получают выгоду от спаривания с территориальными самцами, то в популяции складывается система охраняемых территорий самцов, перекрывающих участки обитания нескольких самок. В обоих случаях отбор идёт на крупных, агрессивных самцов, которые по внешним признакам заметно отличаются от самок. Острая конкуренция за самок приводит к интенсификации агрессивных взаимодействий между самцами. Самцы, потерпевшие поражение в схватках, вытесняются в менее благоприятные биотопы, и срок их жизни существенно сокращается. В результате соотношение полов сдвигается в пользу самок, и, значит, возникают предпосылки для закрепления полигинической системы спаривания (Geist, 1974).

Описанные выше моногамные и полигинические системы спаривания наиболее характерны для копытных, обитающих в тропических лесах. И, поскольку экосистемы тропических лесов признаются наиболее древними (Baker, 1970), напрашивается вывод: территориальность и иерархия доминирования являются двумя исходными формами взаимоотношений у копытных, и ни одна из них не является производной от другой (Geist, 1974).

У обитателей открытых ландшафтов, характеризующихся большой ёмкостью местообитаний либо мозаичным распределением кормовых ресурсов, половой диморфизм практически не выражен. В крупных стадах самцам трудно оградить большие гаремы самок от ухаживания других самцов; самкам же, в свою очередь, выгоднее быть внешне похожими на особей противоположного пола, так как это помогает им избегать ненужных домогательств (Brown, 1969). Вследствие этого у многих видов стадных копытных самки по внешним признакам слабо отличаются от самцов либо очень на них похожи (Estes, 1974). Подобное сходство обнаруживается у бизонов, буйволов, северных оленей, газелей и антилоп (Geist, 1974). Иными словами, половой диморфизм отсутствует как у моногамных, так и у стадных (высоко социальных) видов копытных, и, напротив, хорошо выражен у тех видов, группировки которых относительно невелики и занимают промежуточное положение на шкале социальности.

При мозаичном распределении кормовых ресурсов, обилие которых ограничивается коротким сезоном вегетации, формируется социальная организация, при которой самки не просто становятся внешне похожими на самцов, но и доминируют над ними (Geist, 1974).

Если в условиях стабильных экосистем существует широкий градиент продуктивности растительных сообществ, как, например, на маршевых болотах (Verner, Willson, 1966), естественный отбор идёт в направлении снижения агрессивности самок; самцы добиваются максимального репродуктивного успеха, монополизируя участки обитания с наилучшей кормовой базой, и привлекают на них особей противоположного пола. Репродуктивный успех последних повышается, если они выбирают участки обитания с максимальной продуктивностью растительности, либо, если речь идёт о нетерриториальных видах, самцов с высоким социальным статусом (доминантов). В этих условиях естественный отбор способствует, с одной стороны, объединению неагрессивных, толерантных друг к другу самок на участках обитания с наилучшей кормовой базой, и, с другой стороны, появлению крупных, агрессивных самцов, которые внешне заметно отличаются от самок и тоже выбирают оптимальные в отношении обилия кормов участки. Самцы изгоняют с этих участков других самцов, но делают исключение для самок. Если последним не требуется самец, ограждающий их от притязаний других самцов, они выбирают себе партнёра, ориентируясь на высокий социальный статус доминанта. Эта гипотеза, в целом, объясняет эволюцию полигамии у копытных, и, в частности, поведение тех видов, у которых в период гона самцы устраивают турниры, добиваясь расположения готовых к спариванию самок (Orians, 1969).

Приведённые выше примеры указывают на возможные причинно-следственные связи, объясняющие возникновение поведенческих адаптаций и формирование разных типов социальной организации у копытных, населяющих разнообразные биотопы – от дождевых тропических лесов до заполярной тундры. Тем не менее, за рамками этих гипотез остаётся целый ряд явлений, до сих пор не получивших удовлетворительного объяснения. В частности, нет внятного ответа на вопрос, почему у большинства видов оленей Старого Света существуют постоянные гаремные группы, тогда как у оленей Нового Света самцы охраняют самок только в период гона (Geist, 1974).

Формирование различных типов социальной организации у копытных некоторые авторы пытаются объяснить в рамках теории оптимального фуражирования (*optimal foraging theory*, Stephens, Krebs, 1986), которая подразумевает наличие тесной взаимосвязи между социальным поведением, характером распределения кормовых ресурсов и прессом хищников (Focardi, Paveri-Fontana, 1992). Авторы этой концепции полагают, что тип питания, свойственный видам, склонным к группированию, является преадаптацией, способствующей формированию крупных стад, и только обширные пространства, изобилующие кормовыми растениями, дают возможность совместно пастись множеству особей без обострения внутривидовой конкуренции

за корма. Основная идея этой концепции заключается в том, что животные в разные сезоны собираются в большие или меньшие по размерам группы с целью повышения индивидуальной приспособленности и, соответственно, максимизации репродуктивного успеха. И хотя стратегии поведения, направленные на повышение репродуктивного успеха и вероятности выживания, тесно взаимосвязаны, это, тем не менее, разные стратегии, и они реализуются через разные формы поведения, в результате чего у каждого вида формируется своя специфическая социальная организация (Focardi, Paveri-Fontana, 1992). Групповое фуражирование нередко ведёт к тому, что особи препятствуют друг другу в добывании корма, и количество потребляемой пищи, соответственно, сокращается (Alexander, 1974; Jarman, 1974). Подобная ситуация исключена при обилии кормов. Поэтому среди африканских копытных дукеры, ориби, дикдики, геренуки и куду, относящиеся к браузерам и узкоспециализированным пастбищным фуражирам, ведут либо одиночный образ жизни, либо собираются небольшими группами, а у типично пастбищных копытных, например, антилопы гну, зебры, топи и буйвола, образуются крупные стада (Jarman, 1974; Owen-Smith, 1977).

Ряд социозэкологических гипотез сфокусирован на роли хищников в эволюции группового образа жизни у копытных. В основе этих гипотез лежит ряд допущений. Одно из этих допущений заключается в том, что группа особей обнаруживает хищников быстрее и эффективнее, чем это делают особи-одиночки; к тому же, члены группы могут использовать коллективные способы предупреждения об опасности (Powell, 1974; Lazarus, 1979; Kiltie, 1980; Kiltie, Terborgh, 1983). Другое допущение заключается в том, что для особей, объединившихся в группы, риск попасть в лапы хищнику существенно снижается, поскольку вероятность успешной атаки хищника обратно пропорциональна числу особей в группе. Кроме того, уменьшается соотношение успешных и неудачных попыток захвата добычи из-за неуверенности хищника (так называемый 'confusion effect' – эффект замешательства) в присутствии множества потенциальных жертв (Landeau, Terborgh, 1986). Некоторые исследователи даже полагают, что эффект замешательства является одним из самых мощных факторов эволюции социальности (Milinski, Curio, 1975; Landeau, Terborgh, 1986).

Многие наблюдатели отмечают, что африканские хищники зачастую ведут себя нерешительно перед нападением на крупное, сплочённое стадо копытных (Kruuk, 1972; Schaller, 1972). Они пытаются сначала рассеять стадо, чтобы затем напасть на какую-то одну, отделившуюся от него, особь. Однако если в стаде присутствуют животные, заметно отличающиеся от своих сородичей по каким-то внешним признакам (так называемые «белые вороны»), то это вселяет в хищников большую уверенность и способствует более успешной охоте. Подтверждением этому служат эксперименты с антилопами гну, рога которых окрашивали белой краской: именно они чаще всего подвергались нападению львов (Kruuk, 1972).

Взаимосвязь между размерами тела и поведением при нападении хищников выражена у копытных вполне отчётливо (Eisenberg, Lockhart, 1972,

цит. по: Geist, 1974): чем крупнее размеры особей, тем вероятнее, что при встрече с хищником они будут атаковать его либо активно защищаться, но не спасаться бегством. Такая стратегия поведения описана, в частности, у овцебыков, *Ovibos moschatus*, при нападении волков (Pedersen, 1958; Tener, 1965), у африканских буйволов, атакованных львами (Schaller, 1972; Sinclair, 1974), а также у многих других представителей парно- и непарнокопытных.

Способы избегания хищников у разных видов копытных во многом зависят от трёхмерной структуры биотопа. В густом лесу приближающийся объект легче услышать, чем увидеть, а в открытых биотопах – наоборот, поэтому у копытных, обитающих в лесах или кустарниковых зарослях, выработались приёмы практически незаметных и бесшумных перемещений. Мелкие копытные, неспособные оказать активное сопротивление хищнику, при встрече с ним, как правило, затаиваются (Eisenberg, Lockhart, 1971, цит. по: Geist, 1974). Такая стратегия поведения подразумевает заметное ограничение или даже полное исключение акустических сигналов из внутривидовой коммуникации (на первое место при этом выступает ольфакторная сигнализация), переход к одиночному образу жизни или, в крайнем случае, к моногамии, смену дневной активности на ночную, появление защитной окраски, а из поведенческих реакций – замирание при обнаружении опасности (Estes, 1974; Jarman, 1974; Caro et al., 2004).

У многих видов, социальная организация которых относится к типам I и II, периоды активности приходятся на тёмное время суток или сумеречные часы. При сохранении дневной активности особи обычно кормятся под покровом леса либо вблизи кустарниковых зарослей, где они мгновенно скрываются в случае опасности (Jarman, 1974). У копытных, населяющих открытые биотопы, например, саванны, первостепенную роль в обнаружении хищников играет не слух, а зрение, и у многих из них хорошо развита звуковая коммуникация, в том числе акустические сигналы, обозначающие приближение хищника (Estes, 1969). Особи таких видов как ориби, при обнаружении хищника ложатся на землю и затаиваются, прячась среди растительности. Если хищник приближается на некоторое критическое расстояние, животное вскакивает и стремительно убегает. Однако ни ориби, ни другие мелкие антилопы не полагаются на скорость и выносливость, чтобы уйти от опасности: отбежав на безопасное расстояние, они вновь ложатся на землю и затаиваются (Jungius, 1970; Jarman, 1974; Caro et al., 2004).

У видов, социальная организация которых относится к типу III, выработались разные способы избегания встречи с хищниками. Особи лесных видов, таких как большой куду и ньяла, обнаружив хищника, замирают в неподвижности, но если хищник подходит к ним слишком близко, спасаются бегством. Обитатели саванн, такие как импала, водяной козел или газель Томсона, обнаружив хищника на безопасном расстоянии, медленно уходят прочь от него либо идут следом, не упуская хищника из виду. При нападении крупного хищника все антилопы спасаются бегством. Мелких хищников, таких как шакалы, они могут атаковать, особенно, если речь идёт о самках, защищающих своё потомство (Jarman, 1974).

Для видов, социальная организация которых относится к типу IV, при встрече с крупным хищником наиболее типична реакция бегства, но мелким хищникам они, как правило, дают отпор. Чаще всего так поступают самки, защищающие детёнышей. У голубого и белохвостого гну бывают успешные групповые атаки даже против таких крупных кошачьих, как гепард или лев (Jarman, 1974).

Для крупных копытных с социальной организацией, относящейся к типу V, таких как буйвол или канна, реальную опасность представляет только африканский лев. Стадо буйволов, атакованное львами, действует очень слаженно и способно затоптать насмерть не только молодого, но и взрослого хищника (Makacha, Schaller, 1969; Jarman, 1974). Заслышав тревожный крик телёнка, к нему на выручку бросается не только его мать, но и всё стадо (Sinclair, 1970, цит. по: Jarman, 1974).

Таким образом, можно говорить о существовании вполне определённой закономерности: чем крупнее размеры тела у копытных, тем эффективнее они защищаются от хищников (Jarman, 1974; Caro et al., 2004).

Ещё одна закономерность заключается в том, что в тех регионах, где плотность популяций и видовое разнообразие хищников высоки, у копытных вырабатываются ритуализованные формы агонистического поведения, направленные на смягчение внутривидовых конфликтов (Estes, 1969). Если же плотность населения и разнообразие хищников невелики, как, например, в северных и умеренных широтах, смертность от ран, полученных в жесточайших схватках с сородичами, в популяциях копытных существенно возрастает (Geist, 1971; Bergerud, 1974; Hindrichs, Hindrichs, 1971).

Хищники могут и напрямую влиять на формирование социальной структуры у копытных. Об этом, в частности, свидетельствуют наблюдения за некоторыми видами африканских антилоп в долине р. Кариба (Родезия), показавшие, что в сухой сезон гаремные группировки сосредоточиваются в речной долине, где в это время года больше подходящего корма, а самцы-одиночки вытесняются в менее благоприятные биотопы, удалённые от реки, где высок риск нападения хищников. В результате самцы гибнут чаще самок, и соотношение полов в популяции сдвигается в пользу последних, что, в свою очередь, благоприятствует образованию гаремных группировок (Jarman, 1968, цит. по: Crook, 1970).

Подводя итог, остается отметить, что основными экологическими факторами, оказывающими прямое либо косвенное влияние на социальную организацию копытных, большинством исследователей признаются пространственное распределение кормовых ресурсов и пресс хищников. Вместе с тем, согласно принципу Джармена-Белла, различные стороны биологии копытных, в том числе и поведение, определяются уровнем метаболизма. Поэтому можно с уверенностью утверждать, что на социальную организацию копытных первоочередное влияние оказывают физиологические факторы, определяющие, в том числе, их пищевую специализацию, а экологические факторы, связанные с распределением кормовых ресурсов и прессом хищников, оказываются на вторых ролях.

Несмотря на то, что у многих видов копытных тип социальной организации считается видовой характеристикой, такую точку зрения нельзя признать абсолютно бесспорной, поскольку у целого ряда видов существует не один, а два или даже три варианта социальной структуры. Один из примеров – обыкновенный дикдик, который, по мнению многих исследователей, считается моногамным видом, хотя в его популяциях присутствуют и гаремные группы. Другой пример – голубой гну, у которого описаны оседлые и мигрирующие популяции, и даже отдельные стада с разной социальной структурой в составе одной популяции.

Наконец, остаётся добавить, что, поскольку стадные виды признаются более социальными, чем виды условно одиночные или моногамные, эволюция социальности среди копытных, как и среди приматов, также шла в сторону образования крупных группировок (group-size evolution).

1.3. Социэкология хищных

Представители отряда хищных демонстрируют широкое экологическое разнообразие, обитая в суровых условиях Заполярья, таёжных и широколиственных лесах умеренной климатической зоны, степях и прериях Евразии и Северной Америки, африканских саваннах и влажных тропических лесах. Некоторые из них, например, кошачьи (сем. Felidae), исключительно плотоядны. Другие, как псовые (сем. Canidae), медведи (сем. Ursidae) и ряд видов мангустов (сем. Viverridae), всеядны. Существуют и насекомоядные виды, в частности, суриката (*Suricata suricata*), а также фруктоядные (среди виверровых), и даже травоядные, как, например, большая и малая панды, *Ailuropoda melanoleuca* и *Ailurus fulgens* (Ewer, 1973; van Valkenburgh, 1989; Соколов, 1979, 1990). Экологическая пластичность хищных проявляется и в размерах их участков обитания: например, у самки горностая, *Mustela erminea*, площадь участка обитания не превышает 4 га, а у стаи гиеновых собак, *Lycan pictus*, достигает 1000 км² (Frame et al., 1979). У некоторых видов исключительно пластична и пространственно-этологическая структура. Например, площадь участков обитания обыкновенной лисицы, *Vulpes vulpes*, варьирует в широких пределах – от 10 до 1000 га (Macdonald, 1983). У барсука, *Meles meles*, среднее число особей в группах колеблется от 3.0 до 7.6, а средняя площадь участков обитания – от 22 до 200 га (Cheeseman et al., 1981; Kruuk, Parish, 1982; Da Silva et al., 1993). В стаях волка, *Canis lupus*, насчитывается от 2 до 20 особей, а площадь охраняемых ими территорий колеблется от 50 до 1000 км² (Mech, 1970, 1973). Не менее широка изменчивость пространственно-этологической структуры и у многих других видов. Значительные вариации обнаруживаются также в социальной организации и связанном с ней поведении. Например, у пятнистой гиены, *Crocota crocuta*, наряду с крупными социально устойчивыми матриархальными группировками существуют мелкие агрегации, состав которых непостоянен (Kruuk, 1972; Bearder, Randall, 1978).

1.3.1. Изменчивость социальной организации хищных

Широту изменчивости социальной организации хищных легко показать на примере представителей двух семейств – Canidae и Felidae, поскольку у них имеются хорошо выраженные различия в социальном поведении, которое формировалось в процессе эволюции независимо в каждом семействе (Kleiman, Eisenberg, 1973). Предковые формы кошачьих и псовых известны палеонтологам с Эоцена. Позднее, в Оligоцене, эти два семейства оформились окончательно и разделились таксономически. Согласно палеонтологическим исследованиям, современные виды кошачьих берут своё начало в Миоцене, тогда как предки ныне существующих видов псовых появились в среднем Плиоцене (Thenius, 1969). Крупные кошачьи (род *Panthera*) дифференцировались позднее других представителей своего семейства, а именно в середине Плиоцена (Hemmer, 1966, цит. по: Kleiman, Eisenberg, 1973). В некоторых особенностях их поведения, например, таких, как позы угрозы, с одной стороны, обнаруживается значительное сходство с другими видами кошачьих, а с другой стороны, – ярко выраженный консерватизм (Leyhausen, 1971, цит. по Kleiman, Eisenberg, 1973).

В Плиоцене адаптивная радиация видов, принадлежащих к роду *Panthera*, равно как и представителей семейства Canidae, происходила одновременно с увеличением видового разнообразия парнокопытных (Thenius, Hofer, 1960). Этому процессу способствовало появление в конце Миоцена – начале Плиоцена степей, прерий и саванн (Axelrod, 1958; Pearson, 1964). Иными словами, эволюция псовых и крупных кошачьих развивалась на фоне одних и тех же трансформаций среды обитания, однако у представителей этих двух семейств выработались совершенно разные поведенческие стратегии охоты. Полагают, что крупные кошачьи изначально населяли влажные тропические леса, а в более позднее историческое время приспособились к условиям обитания в сухих тропических лесах (как, например, леопард, *Panthera pardus*) и лесах умеренной климатической зоны (как, например, тигр, *Panthera tigris*). Обширные пространства сухих саванн способствовали появлению такого крупного хищника, как лев, *Panthera leo* (Hemmer, 1966, цит. по: Kleiman, Eisenberg, 1973). Параллельно, приспособившись к охоте на копытных, населяющих прерии и саванны, эволюционировали такие виды стайных хищников, как волк, гиеновая собака и красный волк, *Canis alpinus*.

Поведенческая специализация

Кошачьи

Все представители кошачьих успешно охотятся на животных, равных себе по весу, а таким, как лев, тигр, и леопард доступны и более крупные копытные животные (Estes, 1967; Schaller, 1967, 1972). Охота начинается с того, что хищник незаметно подбирается к жертве, полагаясь, в основном, на своё острое зрение и слух, а затем делает стремительный бросок вперёд и

хватает жертву лапами, оснащёнными длинными и острыми когтями. Преследование жертвы на длительное расстояние не характерно для крупных кошачьих, за исключением гепарда, *Acinonyx jubatus*. Лесные виды кошачьих охотятся на многих животных, в том числе птиц, гнездящихся на земле и деревьях, мелких млекопитающих, включая летучих мышей и приматов, а также грызунов, зайцеобразных и детёнышей копытных (Leopold, 1959; Соколов, 1979, 1990). В отличие от многих видов псовых, рацион которых включает в себя плоды различных растений и некоторые виды трав, кошачьи – исключительно плотоядные хищники (Martin et al., 1951; Соколов, 1979, 1990).

Большинство видов кошачьих изначально охотились в одиночку. Кооперация при охоте, типичная, в частности, для многих видов псовых, для них не характерна. Львы – немногие из представителей кошачьих, которые организуют охоту группой, однако на заключительном этапе охоты жертву убивает, как правило, только один из членов прайда (Guggisberg, 1961; Schaller, Lowther, 1969). В отличие от псовых, кошачьи обычно не запасают пищу впрок. Лишь леопард делает нечто подобное, когда затаскивает труп убитого им животного на дерево либо забрасывает его сверху листьями, ветками и землёй (Turnbull-Kemp, 1967). Похожее поведение отмечено у домашней кошки, *Felis catus*, и пумы, *F. concolor* (Young, Goldman, 1946). Крупные хищники, в том числе леопард, несколько дней проводят рядом с трупом убитого им животного и поедают его по мере надобности (Eisenberg, Lockhart, 1972).

Стратегия охотничьего поведения кошачьих приводит к тому, что у каждой взрослой особи имеется свой, более или менее обособленный, участок обитания. Вследствие этого домашняя кошка, *Felis catus*, рысь, *F. lynx*, красная рысь, *F. rufus*, канадская рысь, *F. canadensis*, пума, тигр, гепард, леопард и многие другие виды кошачьих ведут одиночный образ жизни (Leyhausen, Wolff, 1959; Schaller, 1967; Hornocker, 1969, 1970; Eaton, 1970; Eisenberg, Lockhart, 1972; Соколов, 1979, 1990). Если у кошачьих встречается группа особей, то это, как правило, – самка с детёнышами. Лев – единственный вид, у которого формируются группы (называемые прайдами), объединяющие нескольких взрослых самцов и самок, которые вместе охотятся, кормятся и отдыхают. Основу прайда составляют находящиеся в родственных отношениях взрослые самки и их потомство. Самцы обычно держатся обособленно и независимо от других членов прайда. От сплоченности подгруппы самцов зависит их способность контролировать территорию, занимаемую прайдом, и успешно изгонять чужаков. Парные связи и взаимоотношения между самцами и самками в прайде не являются ключевым фактором, определяющим формирование и поддержание социальной организации у этого вида (Schenkel, 1966b; Schaller, 1972).

Одиночный образ жизни характерен и для гепарда, хотя у этого вида кошачьих могут формироваться временные охотничьи группы, объединяющие нескольких взрослых самок, к которым на время охоты присоединяются молодые и полувзрослые самцы (Eaton, 1970; Schaller, 1970).

Псовые

Все представители псовых приспособлены к передвижению исключительно по земле и во время охоты не пытаются скрытно подобраться к намеченной жертве. Свою добычу они находят, ориентируясь преимущественно на слух, а также запах следов и различных экскретов добычи. Для стайных хищников существенное значение приобретают и зрительные стимулы (Österholm, 1964; Estes, 1967; Mech, 1970). Мелкие виды псовых охотятся преимущественно в ночное время, тогда как типичные стайные хищные, к примеру, гиеновая собака и волк, наиболее активны в светлое время суток (Kleiman, Eisenberg, 1973).

Псовые – не такие облигатно плотоядные хищники, как кошачьи, и в рационе многих из них, в частности, у южноамериканских лисиц (*Ducicyon* spp.), гиеновой собаки, гривистого волка, *Chrysocyon brachiurus*, енотовидной собаки, *Nyctereutes procyonoides*, обыкновенной лисицы и некоторых представителей рода *Canis*, присутствуют фрукты, овощи и ягоды (Englund, 1965; Grafton, 1965; Burrows, 1968; van Lawick, van Lawick-Goodall, 1970; Соколов, 1979, 1990). С другой стороны, спектр видов, на которых охотятся псовые, не так широк, как у кошачьих, поскольку из него исключены виды, способные находить убежище в кронах деревьев. Многие мелкие виды псовых охотятся на грызунов и зайцеобразных, а некоторые разнообразят свой рацион птицами, рептилиями, насекомыми и рыбой (Walker, 1964; Соколов, 1979, 1990). В регионах, отличающихся широким видовым разнообразием хищных, псовые находят себе пропитание, похищая часть добычи у крупных хищников (Estes, 1967). Стайные хищные, например, волк или гиеновая собака, охотятся, в основном, на крупных копытных, таких как лоси (род *Alces*), олени (роды *Odocoileus*, *Cervus*, *Rangifer*, *Capreolus*), бараны (род *Ovis*) и антилопы (род *Gazella*), которые встречаются в их местах обитания (Estes, Goddard, 1967; Kruuk, Turner, 1967; Mech, 1970; van Lawick, van Lawick-Goodall, 1970; Корытин, Бибилов, 1985). В рацион волка, помимо копытных, включаются также зайцеобразные и грызуны (Mech, 1970).

Относительно широкая пищевая специализация псовых допускает существование у них такой поведенческой стратегии, как коммунальное фуражирование. В частности, у койота, *Canis latrans*, а также у обыкновенного и чепрачного шакалов (*Canis aureus*, *C. mesomelas*) описаны группы особей, совместно посещающих свалки с пищевыми отходами или растаскивающих куски добычи, припрятанной другими хищниками (Estes, 1967; van Lawick, van Lawick-Goodall, 1970; Kleiman, Eisenberg, 1973). Коммунальное фуражирование, исключающее обострение внутривидовых взаимоотношений, можно рассматривать как первый эволюционный шаг к кооперации во время охоты. Слаженность взаимодействий во время охоты на копытных, которую можно назвать кооперативной стратегией, особенно характерна для таких видов, как волк, гиеновая собака и красный волк (Корытин, Бибилов, 1985; Creel, Macdonald, 1995). Основное преимущество кооперативной охоты заключается в её большей эффективности в сравнении с охотой особей-одиночек. У чепрачного шакала, к примеру, эффективность охоты на детё-

нышей газелей в одиночку составляет лишь 16%, а у пары шакалов – 67% (Wuman, 1967).

Полагают, что образ жизни псовых с их исключительно наземным способом передвижения, широкой пищевой специализацией и высокой плодовитостью способствовал развитию толерантных отношений между разнополыми особями (Kleiman, Eisenberg, 1973). Именно поэтому социальная организация псовых основана на относительно прочных и долговременных (по крайней мере, сезонных) парных связях, как, например, у обыкновенной лисицы, песца, *Alopex lagopus*, и обыкновенного шакала (Storm, 1965; van Lawick, van Lawick Goodall, 1970; Eisenberg, Lockhart, 1972; Соколов, 1979, 1990). Стаи у псовых формируются на семейной основе благодаря тому, что подросший молодняк не расселяется, а длительное время остается в составе семьи. К таким стаям неродственные особи обычно не присоединяются (Kleiman, Eisenberg, 1973).

В стаях волка формируется линейная иерархия доминирования, причём отдельно у самцов и самок. В стабильных условиях доминирующее положение сохраняется за наиболее высокоранговыми особями (альфа-пара) в течение ряда лет (Овсяников и др., 1985). Стая на некоторое время может разделиться на мелкие группировки, но затем они вновь объединяются. Соотношение полов в стае приблизительно равно 1:1, а размер её может меняться очень значительно. Наибольшее число членов стаи (36 особей) зарегистрировано на Аляске (Rausch, 1967), хотя обычно в составе стаи не бывает более 7 особей (Mech, 1970). Главное в социальной организации стаи – интеграция взаимодействий между её членами, которые не просто вместе охотятся, отдыхают и передвигаются, но действуют скоординированно. В роли вожака выступает, как правило, альфа-самец: он является организатором охоты, поднимает стаю после отдыха, направляет её движение. Функцию лидера в определённых ситуациях принимает на себя и альфа-самка (Mech, 1970; Fox, 1971). В размножении обычно участвуют самые высокоранговые члены стаи. При недостатке пищи спаривается с самцами и приносит потомство только альфа-самка. Однако известны случаи, когда в стае присутствовало несколько беременных самок (Rausch, 1967; Овсяников и др., 1985). В период гона низкоранговые особи обычно отделяются от стаи (Zimen, 1976).

В стаях гиеновой собаки число самцов заметно превосходит число самок (Kühme, 1965; Estes, Goddard, 1967; van Lawick, van Lawick Goodall, 1970), а общее число особей значительно больше, чем в стаях волка. Связано это, по-видимому, с более высокой плодовитостью данного вида: если в выводках волка обычно бывает 4-5 детёнышей, то в выводках гиеновой собаки – 6-7, а максимально – до 16 (Brand, Cullen, 1967; van Lawick, van Lawick-Goodall, 1970). У самок в сезон размножения складывается строгая иерархия доминирования. Доминирующая самка активно препятствует спариванию подчинённых самок с самцами, убивает их детёнышей, если таковые рождаются, и может даже изгнать подчинённую самку из стаи при поддержке самцов (van Lawick, van Lawick-Goodall, 1970). Система взаимоотношений у

особей противоположного пола менее понятна, хотя среди них обычно выделяется доминирующий самец.

Существование строгой линейной иерархии доминирования среди самок, основанной на агрессии, а также высокая плодовитость и сдвиг соотношения полов в пользу самцов объясняют приспособлением этого вида к кочевому образу жизни. Стаи гиеновой собаки обычно следуют за мигрирующими стадами копытных, на которых они охотятся. Однако в период выкармливания щенков эти хищники вынуждены жить оседло, в результате чего испытывают недостаток корма. В таких условиях для успешного выживания стаи выгодно, чтобы потомство приносила только одна (доминирующая) самка, а другие особи были заняты добыванием пищи и охраной кормящей самки и её щенков. Подобная стратегия размножения гиеновых собак объясняет и относительную толерантность во взаимодействиях самцов, и ярко выраженную агрессивность в отношениях между самками. Большие размеры стаи объясняются также необходимостью защищать добычу от других хищников, например, пятнистых гиен (Estes, 1967).

Социальная организация

При сравнении социальных систем кошачьих и псовых возникают два основных вопроса: какова исходная структура социальных систем, и каковы внешние и внутренние факторы, обусловившие формирование группировок у разных видов кошачьих и псовых?

Примитивные хищные, как полагают, обитали в условиях низкой плотности населения, и взрослые особи конкурировали друг с другом за источники корма и жизненное пространство. Самцы и самки жили обособленно, занимая участки обитания, охраняемые от особей любого пола. Самки выкармливали детёнышей в одиночку, и молодняк расселялся по окончании периода молочного вскармливания во избежание обострения конкуренции за корма и жизненное пространство. Этому, возможно, способствовала и агрессивность в отношениях между родственными молодыми особями (Eisenberg, 1966).

Переход на более высокую ступень социальности произошёл благодаря появлению гаремных группировок, в которых индивидуальные участки половозрелых самок располагались в пределах территории, занимаемой взрослым самцом. Самец мог оплодотворить сразу несколько самок, если охранял их от других самцов. Взаимодействия между половыми партнёрами в период спариваний и ухаживания за потомством способствовали развитию ритуализованных и аффилиативных форм поведения, в частности, груминга (Eisenberg, 1973). Подобная социальная организация характерна для целого ряда современных видов кошачьих, например, красной рыси, европейской рыси, тигра, леопарда, пумы, а также, по-видимому, многих других более мелких видов (Hornocker, 1969, 1970; Eisenberg, 1973; Kleiman, Eisenberg, 1973).

Прочные парные связи не свойственны кошачьим, поэтому трудно представить возникновение у них сложной социальной организации, основу ко-

торой составляет элементарная семья, т.е. пара особей–родителей с потомством. Социальная структура прайдов льва базируется на исходно толерантных отношениях львицы с её повзрослевшими дочерьми (Kühme, 1966; Schenkel, 1966b). У гепарда и льва самцы, объединяющиеся в небольшие группы, являются потенциальными половыми партнёрами для самок (Schaller, 1968, 1972; Eaton, 1969, 1970). Существование этих групп свидетельствует о том, что и у самок, и у самцов могут формироваться толерантные отношения, которые обычно не характерны для кошачьих. Высокая эффективность коллективной охоты, по-видимому, также способствовала эволюции сложной социальной организации у льва и гепарда.

У псовых, в отличие от кошачьих, в основе сложной социальной организации лежат прочные парные связи, а также участие самцов в воспитании потомства, как, например, у многих представителей родов *Vulpes*, *Canis*, *Alopex*, *Dusicyon*. Пары обычно не распадаются по окончании сезона размножения, хотя, конечно, частота взаимодействий половых партнёров при этом заметно снижаются. Поскольку прочные парные связи характерны для видов, обитающих на разных континентах, можно полагать, что подобная социальная организация сформировалась в результате параллельной эволюции, либо является относительно древней в эволюционной истории псовых.

Социальная организация стайных хищников, таких как волк, гиеновая собака, красный волк и кустарниковая собака, *Speothos venaticus*, сформировалась благодаря укреплению социальных связей между особями–родителями и их потомством. В настоящее время этот процесс ещё не завершён, по-видимому, у койота (van Wormer, 1964) и обыкновенного шакала (van Lawick, van Lawick-Goodall, 1970; Eisenberg, Lockhart, 1972) и сопровождается снижением частоты агрессивных взаимодействий между половыми партнёрами, а также установлением отношений доминирования–подчинения между взрослыми и молодыми особями.

Таким образом, сформировавшаяся в процессе эволюции сложная социальная структура у кошачьих и псовых имеет разную основу: у одних она базируется на социальных отношениях, складывающихся между самками и детёнышами, у других – на прочных парных связях.

Отвечая на второй сформулированный выше вопрос, можно предположить, что разные типы сложной социальной организации у кошачьих и псовых сформировались в процессе эволюции как результат существующих между ними различий в пищевой специализации и охотничьем поведении. Для кошачьих типичны скрытные способы охоты, исключительная плотоядность и, как следствие, агрессивность по отношению к сородичам, сопряженная с пространственным разобщением индивидуальных участков обитания. Для псовых характерны широкий спектр питания, загонная охота и физические способности к продолжительному преследованию жертвы. Слабосоциальные виды псовых демонстрируют относительную толерантность к сородичам и коммунальное фуражирование, а социальные виды – хорошо выраженную кооперацию во время охоты. Следовательно, эволюции социальности у хищных способствуют прежде всего поведенческие механизмы,

повышающие эффективность добывания пищи, а именно – коммунальное фуражирование и кооперация при охоте. Кроме того, группировки защищают свою добычу от других хищников гораздо эффективнее, чем особи-одиночки (Kleiman, Eisenberg, 1973).

Формирование сложной социальной структуры у хищных находится под контролем ещё и такого фактора, как плотность популяций растительноядных видов, служащих добычей, которая, в свою очередь, зависит от характеристик биотопов и, прежде всего, от продуктивности растительных сообществ. Для экосистем с высоким уровнем продуктивности, например, африканских саванн, характерны не только высокая численность травоядных видов, но и широкое разнообразие поведенческих стратегий, связанных с потреблением и усвоением растительных кормов. Это, как полагают, также способствует увеличению видового разнообразия и плотности популяций хищников (Lamprey, 1964). Полагают также, что высокая численность копытных в степях и саваннах служит фактором, способствующим появлению такой поведенческой адаптации, как кооперативная охота. Последняя, в свою очередь, лежит в основе эволюции группового образа жизни некоторых видов псовых и, в особенности, кошачьих, среди которых лев отличается наиболее высоким уровнем социальности (Makacha, Schaller, 1969; Schaller, 1972; Caraco, Wolf, 1975; Packer et al., 1990). Не случайно размер и сплочённость прайдов льва во многом зависят от кормовой базы. Подтверждением тому служит факт, что в пустыне Калахари, где численность копытных невелика, встречаются либо мелкие прайды, либо особи-одиночки (Eloff, 1973, цит. по Kleiman, Eisenberg, 1973). При недостатке пищи в прайдах льва увеличивается частота агрессивных взаимодействий, негативно отражающихся на социальных отношениях. Известны случаи, когда в этих условиях самцы убивали львиц и детёнышей (Schenkel, 1966b).

Для стайных псовых, напротив, характерно проявление толерантности по отношению к молодым и полувзрослым особям, чему способствует задержка полового созревания последних, в особенности самцов (Rausch, 1967). В частности, у волка самки становятся половозрелыми в возрасте около 20 месяцев, а самцы приступают к размножению лишь на третьем году жизни (Zimen, 1971).

Таким образом, эволюционный тренд в сторону социальности среди кошачьих выражен гораздо слабее, чем среди псовых, поскольку этому препятствует более высокий уровень агрессивности в отношениях между конспецификами и, в особенности, между половыми партнёрами. В прайдах льва, к тому же, отсутствует интеграция взаимодействий между разнополюми особями, и нет разделения труда (Schaller, 1972).

В эволюции социальности гиеновых (сем. *Hyaenidae*) среда обитания и, в частности, богатая кормовая база, также, по-видимому, сыграла не последнюю роль, поскольку наиболее социальный вид – пятнистая гиена – предпочитает саванны с высокой численностью копытных. Полосатая и бурая гиены (*Hyaena hyaena*, *H. brunnea*), обитающие в условиях песчаных и глинистых пустынь, а также каменистых предгорий, где численность копытных

на порядок ниже, чем в саваннах, не относятся к социальным (Kruuk, 1966; van Lawick, van Lawick-Goodall, 1970; Kleiman, Eisenberg, 1973).

Подводя итог изложенному в этом разделе, можно заключить, что эволюция социальности среди псовых шла по пути расширения семейных групп, в основе формирования которых лежат прочные парные связи, а также устойчивые социальные отношения между взрослыми особями-родителями и их взрослеющим потомством. У кошачьих прочные парные связи отсутствуют, а самцы не обеспечивают кормом самок с детёнышами, как это отмечается у некоторых видов псовых. Поэтому у кошачьих естественный отбор в сторону социальности способствовал образованию группировок, объединяющих только самок с детёнышами. И даже у наиболее социального среди кошачьих вида – льва – самки воспитывают детёнышей без заметного участия самцов и других взрослых членов прайда.

1.3.2. Факторы, благоприятствующие формированию группировок

Некоторые исследователи полагают, что формирование группировок у хищных находится под контролем только двух факторов: первый из них – высокая численность (локальная плотность) видов, служащих кормовыми объектами, и/или высокая мобильность, позволяющая хищникам длительное время преследовать жертву, а второй – кооперация, благодаря которой у группы хищников повышается вероятность успешной охоты на крупную жертву, и, кроме того, обеспечивается эффективная защита добычи от конкурентов (Rasa, 1977; Gorman, 1979; Macdonald, 1983). В качестве примера чаще всего ссылаются на волка, который охотится стаями на крупных копытных, потому что последние в состоянии оказать активное сопротивление хищникам и, более того, ранить или даже убить кого-нибудь из них. Лисы, основной добычей которых являются грызуны, напротив, стараются скрытно подобраться к своей жертве, поэтому охота в одиночку для них гораздо более эффективна (Macdonald, 1983). Ещё один пример – мангусты, которые живут группами, поскольку это помогает им успешнее защищать добычу от конкурентов (Rood, 1974, 1978). Кооперация наиболее типична для псовых, так как они, в отличие от кошачьих, способны длительное время преследовать жертву во время охоты. И хотя эволюция социальности среди стайных видов псовых была независимой на разных континентах, она, в конечном итоге, привела к одинаковым результатам в Африке (гиеновая собака), Голландии (волк) и Азии (красный волк) (Macdonald, 1983).

Пространственное распределение кормовых ресурсов

Одним лишь влиянием факторов, связанных с кооперацией, невозможно, однако, объяснить, почему некоторые виды хищных живут группами, но охотятся при этом в одиночку, как, например, барсук, гигантская выдра, *Pteronura brasiliensis*, обыкновенная лисица, пальмовая циветта, *Nandinia binotata*, и бурая гиена (Charles-Dominique, 1978; Kruuk, 1978a, 1978b; Mills, 1978, 1982; Duplaix, 1980; Kruuk, Parish, 1981). Это свидетельствует о том,

что преимущества группового образа жизни не ограничиваются только выгодами от кооперации при охоте на крупных копытных, охране территории и защите добычи от других хищников, но распространяются, по-видимому, также на возможность обучения, перенимания опыта других особей, распределение поведенческих ролей и совместную заботу о потомстве. Однако все эти преимущества могут быть реализованы только при отсутствии недостатка в кормах. Поэтому пространственное распределение кормовых ресурсов зачастую оказывает существенное влияние на структуру группировок, изменение которой, однако, не приводит к усложнению социальной организации (Macdonald, 1983).

В поведенческой экологии давно признаётся существование тесной взаимосвязи между социальной организацией вида и пространственным распределением кормовых ресурсов (Crook, 1964; Horn, 1968; Bradbury, Vehrencamp, 1976; Clutton-Brock, Harvey, 1977a). Обилие кормов, как известно, способствует росту плотности населения и сокращению размеров участков обитания (Reiss, 1988; Johnson et al., 2002). Однако отсутствие недостатка в кормах само по себе не влияет на размер внутривидовых группировок, поскольку с повышением плотности населения участки обитания, богатые кормами, сокращаются либо делятся, поэтому обеспечение кормами в расчете на одну особь, в конечном итоге, остаётся постоянным (Kruuk, Macdonald, 1985). Если же кормовые ресурсы распределены в пространстве и времени неравномерно, то изобилие кормов не обязательно приводит к сокращению площади участков обитания, если обширные участки необходимы особям и в этих условиях. Следовательно, распределение кормовых ресурсов в пространстве и времени может оказывать существенное влияние на размер внутривидовых группировок, который считается общепринятым показателем социальности (Crook, 1964; Clutton-Brock, 1975a; Macdonald, 1983).

В соответствии с этими представлениями разработана теоретическая модель эволюции социальности у хищных, названная гипотезой пространственного распределения ресурсов (*resource dispersion hypothesis*, RDH, Macdonald, 1983). Автор этой гипотезы на примере двух видов хищных продемонстрировал, каким образом доступность и пространственное распределение кормовых ресурсов могут способствовать формированию группировок.

Пример 1. В морском порту города Портсмута (Великобритания) существовала популяция одичавших домашних кошек, в которой можно было выделить несколько групп (агрегаций) самок, занимавших широко перекрывающиеся индивидуальные участки обитания площадью в среднем 1.8 га. В составе агрегаций насчитывалось в среднем по 5.4 особи. Эти агрегации возникли благодаря тому, что в центре территории, занимаемой каждой агрегацией, располагались контейнеры с пищевыми отходами, к которым самки из других групп не допускались (Macdonald, 1983).

Пример 2. На территории одного из заповедников Израиля в местной популяции обыкновенного шакала сформировались две группировки (агрегации), в которых насчитывалось, по меньшей мере, 20 и 10 особей, соот-

ответственно. Более крупная группировка занимала охраняемый участок обитания площадью около 10 га, границы которого её члены регулярно метили кучками помета (рис. 1.3.2.1).

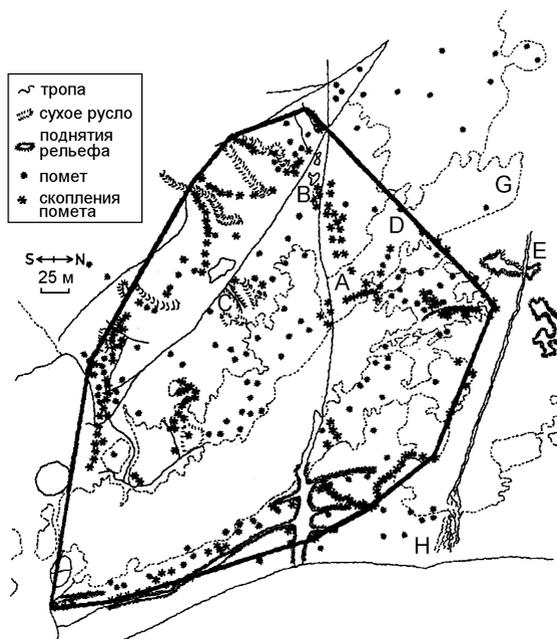


Рис. 1.3.2.1. Границы участка обитания доминирующей группировки обыкновенного шакала, *Canis aureus*, на территории одного из заповедников Израиля (по: Macdonald, 1979a, с изменениями).

В других условиях подобной кооперации, связанной с маркировкой территории, у шакалов не наблюдали. Обе группировки возникли благодаря тому, что сотрудники заповедника в определённых местах раскладывали подкормку – разрубленные на части коровьи и ослиные туши, а также забитых кур – по несколько сотен килограммов мяса еженедельно. Помимо этого, шакалов привлекала свалка с пищевыми отходами вблизи кафе, расположенного на территории заповедника. Места сосредоточения большого количества пищи были ограниченными по площади (не более 10 м^2), что неизбежно приводило к конфликтным ситуациям, если во время кормёжки встречались особи из разных группировок. Более крупная группировка монополизировала основное место кормежки, куда доставлялись мясные туши, а члены другой группировки посещали его только в периоды отсутствия своих главных конкурентов.

В состав доминирующей группировки входили несколько взрослых самок, регулярно приносивших потомство, что явно контрастирует с данными

о биологии этого вида в других частях ареала, где в группировках обычно размножается только одна (доминирующая) самка. Так, в саваннах Восточной Африки обыкновенные шакалы живут семейными парами, и если встречаются небольшие группы, то они представляют собой исключительно объединения особей–родителей с потомством, которое не участвует в размножении. Площадь участков обитания, занимаемых семейными группами, варьирует от 250 до 2300 га, тогда как охраняемые территории существенно меньше по размерам – от 11 до 315 га (Schaller, 1967; Wyman, 1967; Eaton, 1969; van Lawick, van Lawick-Goodall, 1970; Golani, Keller, 1975).

Выявленные различия в составе и размерах группировок обыкновенного шакала можно объяснить количеством и характером распределения кормовых объектов: в саванне шакалы добывают себе пищу охотой, тогда как в заповеднике их специально подкармливали. Поэтому компактная охраняемая территория и большое число особей в группировках шакала в заповеднике являются следствием сосредоточения значительных запасов корма на локальных участках местности (Macdonald, 1979a, 1983).

Автор RDH-гипотезы полагает, что и у одичавшей домашней кошки, и у обыкновенного шакала образование не свойственных этим видам группировок происходило под влиянием того, что обильный корм был доступен только в строго ограниченных местах, и коллективная охрана локусов, где располагались источники корма, давала существенные преимущества именно группам, а не особям–одиночкам. В связи с этим, кстати, нет смысла говорить и об однотипной социальной организации вида. Социальная организация многих видов чрезвычайно пластична, поэтому правильнее говорить о разных вариантах социальной организации, формирующейся под влиянием тех или иных условий или факторов (Macdonald, 1983).

Факторы, способствующие образованию группировок у других видов, таких, например, как обыкновенная лисица, гораздо менее понятны. В окрестностях Оксфорда (Великобритания) у этого вида описаны группы числом от 3 до 6 особей, в состав которых входили самец и несколько самок (в среднем 3.4 особи). Каждая группа занимала территорию площадью от 19 до 72 га (в среднем 45 га). Какой-либо зависимости между площадью занимаемой территории и размерами группы не обнаружено. Частота контактов между особями была низкой, но все они были дружелюбными. Основу питания лисиц составляли дождевые черви, а также пищевые отходы, которые они находили вблизи человеческого жилья, и падалица во фруктовых садах на приусадебных участках домов. Последние обозначались как “ключевые” биотопы. На соседних с ними полях с зерновыми культурами кормов было значительно меньше. Общая площадь “ключевых” биотопов составляла в среднем 10 га, и конфигурация групповых территорий была таковой, что они охватывали все “ключевые” биотопы. Наиболее стабильным показателем, характеризующим кормовую ценность угодий, было число приусадебных участков (в среднем 24). Доступность и локализация кормов в пространстве и во времени варьировала: червей лисы собирали, когда они в массе выползали на поверхность после дождя; пищевые отходы также появ-

лялись периодически, но не всегда и не везде, а фрукты изобиловали только осенью (Macdonald, 1983).

Автор RDH-гипотезы предположил, что в этих условиях паре взрослых особей необходим минимальный по размерам участок обитания, конфигурация которого должна постоянно меняться в зависимости от обилия и пространственного распределения кормов. Энергетические затраты на охрану такого участка для одной пары особей чрезвычайно высоки. Если же говорить о группах, то их размер определяется только кормовой ёмкостью местообитаний. В пределах участка обитания, занимаемого парой особей, кормов может быть достаточно для некоторого дополнительного числа особей, и эти особи могут мирно сосуществовать на одной территории с парой резидентов при условии, что обеспеченность кормами будет достаточно высокой и не приведёт к обострению внутривидовой конкуренции. Такие группировки были названы “пространственными”, в отличие от социальных, что подразумевает лишь наличие существенного (отличного от случайного) перекрытия индивидуальных участков обитания. При этом взаимодействия между членами “пространственной” группировки не обязательно должны быть частыми, но непременно миролюбивыми и, по возможности, взаимовыгодными. В “пространственных” группировках обыкновенной лисицы это выражалось в виде взаимопомощи при выкармливании детёнышей (alloparenting) и охране границ группового участка от чужаков (von Schantz, 1981; Macdonald, 1983).

Кормовые ресурсы, размер группы и площадь участков обитания

Основная идея RDH-гипотезы заключается в том, что размер группы и площадь занимаемого ею участка обитания зависят от обилия и пространственного распределения кормовых объектов. Однако точно оценить такие параметры, как обилие и распределение кормовых объектов, каковыми для хищных являются, в частности, копытные, грызуны или дождевые черви, крайне сложно. Поэтому в социоэкологических исследованиях допускаются косвенные оценки, получаемые на основе определённых характеристик биотопов. Например, можно с уверенностью утверждать, что на распаханых полях грызунов значительно меньше, чем на прилегающей к ним целине. Следовательно, площадь, занимаемая теми или иными биотопами в пределах участка обитания, может служить косвенной оценкой обилия кормов. Кроме того, можно достаточно точно определить площадь и конфигурацию занимаемой особью (или группой особей) территории, располагающейся в биотопах с наиболее богатой кормовой базой. Ниже приведены примеры, поясняющие, каким образом пространственно-временное распределение кормовых ресурсов оказывает влияние на размер группировок (агрегаций) и площадь участков обитания у четырёх видов хищных – барсука, песка, пятнистой и бурой гиен.

Исследование, проведённое в одной из популяций барсука на юге Англии в окрестностях Оксфорда (Kruuk, 1978a, 1978b; Kruuk, Parish, 1982), показало, что основным объектом питания этого вида являются дождевые

черви, *Lumbricus terrestris*. Учёт дождевых червей в различных биотопах позволил сделать вывод, что этот кормовой ресурс является практически неистощимым. Барсуки собирают червей на определённых участках низкотравных пастбищ, где их численность особенно высока и они периодически выползают на поверхность. В пределах территории, занимаемой барсуками, располагались, как правило, 4-5 таких кормовых участков (*worm-patches*).

Всего в исследуемом районе было обнаружено 14 группировок (кланов) барсука, в которых насчитывалось от 2 до 12 особей, и каждая группировка оккупировала достаточно большой “барсучий городок”, охраняя прилегающую к нему территорию, площадь которой составляла в среднем 87 га. Число выходов из нор в “барсучьих городках” варьировало от 3 до 21, и все выходы соединялись между собой подземными коммуникациями, а также наземными тропами. Кроме основных “барсучьих городков” на охраняемой территории располагались также относительно редко посещаемые норы с одним–двумя выходами. “Барсучьи городки” находились на расстоянии не менее 300 м один от другого. Взрослые особи в составе группировок занимали общую территорию, при этом участки самок составляли только часть этой территории. Границы своей территории барсуки метили секретом подхвостовой железы и помётом, оставляемым в углублениях (так называемых латринах). В некоторых группировках границы участков обитания самцов и самок полностью совпадали. В одной из группировок участки самцов перекрывали участки двух изолированных групп самок, обитавших в двух обособленных “барсучьих городках”. В состав самого мелкого клана, занимавшего территорию площадью 26 га, входили только самцы (всего 6, из них 2 старых, 1 среднего возраста и 3 молодых), но в других, более крупных группировках, преобладали самки. Ни в одной из группировок не было более одного выводка детёнышей. В других популяциях барсука, например, в Шотландии, самцы ведут бродячий образ жизни и не охраняют территорию.

Биомасса дождевых червей в районе исследований составляла в среднем 715 кг/га, при этом численность червей была наиболее высокой в зрелых лесных массивах и на пастбищах. Поскольку барсуки изымали лишь около 5% годовой биомассы дождевых червей (Kruuk, 1978a, 1978b), этот кормовой ресурс можно считать практически неистощимым. Однако его доступность была всё же довольно ограниченной, поскольку дождевые черви появлялись на поверхности почвы не каждую ночь, а их число на единицу площади (1 м^2) варьировало от 0 до 33. Кроме того, активность дождевых червей существенно зависела от влажности воздуха и осадков, т.е. от микроклиматических условий, которые, в свою очередь, связаны с микроландшафтом поселений барсука. Иными словами, только определённые локусы в пределах участков обитания барсука отличались высоким обилием дождевых червей (*worm-patches*). При относительно малых размерах этих локусов (приблизительно 20×20 м), число дождевых червей там было, тем не менее, достаточным, чтобы за одну ночь могли прокормиться более 30 взрослых особей. Как показали наблюдения, барсуки кормились дождевыми червями преимущественно в одиночку. Изредка вместе кормились только сам-

ки с детёнышами либо молодые особи из одного выводка. Помимо дождевых червей, барсуки использовали в пищу червей других видов, а также жёлуди, лесные орехи и пшеницу. Если погода была влажной, барсуки кормились в пределах небольших локусов (*worm-patches*), и их перемещения были ограниченными (рис. 1.3.2.2, А). В сухую погоду барсуки в поисках корма перемещались на значительно большие расстояния (рис. 1.3.2.2, Б).

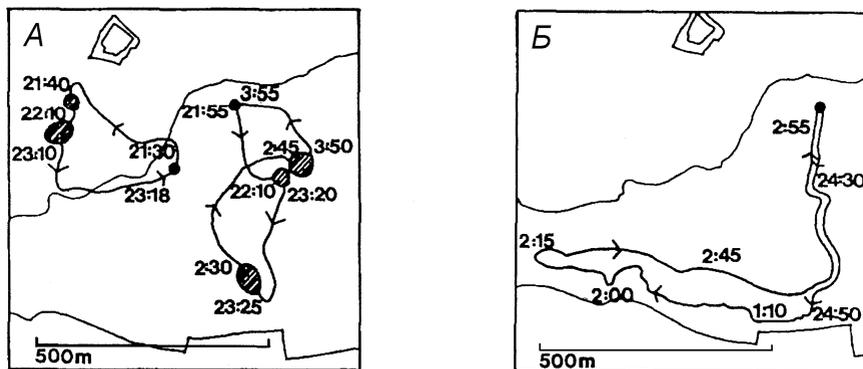


Рис. 1.3.2.2. Перемещения одной из особей в поселении барсука, *Meles meles*, во время кормёжки в течение двух ночей с осадками (А) и без осадков (Б). Чёрными точками обозначены “барсучьи городки”; заштрихованные участки – локусы с обилием дождевых червей (*worm-patches*) (по: Kruuk, 1978b, с изменениями).

Обилие и доступность дождевых червей в местообитаниях барсука существенно варьирует во времени и пространстве, а также зависит от сезона года и погодных условий. В этих условиях участки обитания, с одной стороны, должны быть минимальными по площади и топографически хорошо изученными, чтобы барсукам легче было находить оптимальные локусы для кормёжки (*worm-patches*); при этом необходима охрана территории, чтобы ограничить число особей, получающих доступ к местам кормёжки. С другой стороны, участок обитания должен охватывать биотопы с разными микроклиматическими условиями, чтобы члены группы были обеспечены кормом во все сезоны года и при любых погодных условиях. Таким образом, размеры участка обитания фактически определяются взаимодействием двух факторов – оптимизацией энергетических затрат на добывание корма и охраной территории.

Авторы исследования (Kruuk, 1978a, 1978b; Kruuk, Parish, 1982) полагают, что размер группы у барсука зависит от обилия пищи в локальных местах кормежки и их площади, т.е. от качества *worm-patches*. В свою очередь, площадь групповых участков обитания зависит от пространственного рас-

предела *worm-patches*. Корреляция между числом особей в группировках барсука и площадью участков обитания отсутствует. Однако плотность населения в популяциях барсука зависит также от биомассы дождевых червей, и число особей в группировках барсука коррелирует с биомассой дождевых червей в пределах группового участка обитания. Кроме того, площадь участков обитания определяется не общей биомассой дождевых червей, а пространственным распределением локусов, где дождевые черви наиболее доступны во время кормёжки (Kruuk, Parish, 1982).

Таким образом, влияние группировок барсука на популяцию дождевых червей является незначительным, тогда как обилие и доступность дождевых червей, напротив, существенно влияет на социальную организацию этого вида. В частности, обнаруживается хорошо выраженная корреляция между размерами клана и обилием дождевых червей. Маловероятно, что ведущим фактором, способствующим формированию группировок у барсука, является кооперация при добывании корма, как, например, у пятнистой гиены, льва или волка, либо обучение эффективным способам добывания корма через подражание другим особям, как, например, у птиц (Krebs et al., 1972) и приматов (Imanishi, 1960). Социальные взаимодействия в группировках барсука характеризуются миролюбием и чаще всего ограничиваются подходами и обнюхиваниями. В редких случаях отмечается демонстрация доминирования одного самца над другим или взрослой особи над детёнышем. Молодые самцы, а также взрослые, особенно кормящие, самки нередко обособляются и живут в отдельных норах. Конкуренция за корма отсутствует. Напротив, встреча с особью из другого клана неизбежно сопровождается проявлением агрессии. Следует особо подчеркнуть, что в городских условиях, где барсуки питаются не дождевыми червями, а пищевыми отходами из мусорных баков, у них нет ни групповой организации, ни охраняемых территорий (Kruuk, Parish, 1982).

Сравнение разных популяций пятнистой гиены свидетельствует о том, что обилие и доступность кормовых ресурсов также влияют на структуру группировок этого вида (Kruuk, 1972). В кратере Нгоронгоро у пятнистой гиены, благодаря высокой численности копытных, формируются крупные группировки постоянного состава (кланы), занимающие сравнительно небольшие охраняемые территории. В национальном парке Серенгети пятнистые гиены охотятся преимущественно на копытных, совершающих дальние миграции, поэтому участки обитания группировок занимают большую площадь, и охрана их границ выражена слабее. Гиены нередко следуют за мигрирующими стадами на десятки километров, пересекая территории, занятые другими кланами, по “тропам общего пользования” (Kruuk, 1972; Nofer, East, 1993). Члены разных кланов кормятся вместе и питаются падалью чаще, чем в кратере Нгоронгоро. На юге пустыни Калахари, где численность копытных существенно ниже, кланы пятнистой гиены самые малочисленные и занимают обширные участки обитания (Mills, 1989a, 1989b).

Выявлена также определённая связь между величиной временных охотничьих стай пятнистой гиены и размерами жертвы, на которую намечается

охота: самые крупные стаи (в среднем 10.8 особи) нападали на стада саванной зебры; для охоты на гну собирались стаи меньшего размера (в среднем 2.5 особи), а на газелей Томсона гиены охотились либо парами, либо в одиночку (в среднем 1.2 особи). Примечательно, что гиены нападают только на ту жертву, размеры которой соответствуют размерам охотничьей стаи, и практически не обращают внимания на других животных (Kruuk, 1972).

Бурая гиена, *Hyena brunnea* – ночной хищник, питающийся, в основном, тушами мёртвых копытных животных. Исследования, проведенные на юге пустыни Калахари, показали, что родственные особи этого вида могут объединяться в группы, занимающие либо обособленные, либо слабо перекрывающиеся, охраняемые и маркируемые участки обитания (рис. 1.3.2.3).

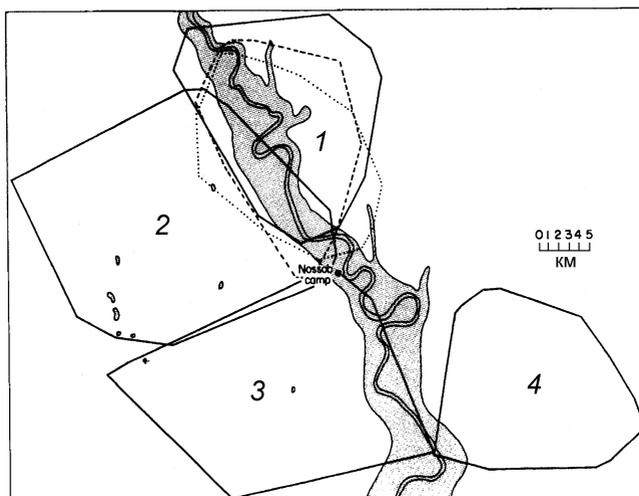


Рис. 1.3.2.3. Участки обитания четырёх группировок бурой гиены, *Hyena brunnea*, (1-4) вблизи речной долины (выделена заливкой), в том числе группы 1 за три периода наблюдений в 1975, 1976 и 1977 гг. (по Mills, 1982, с изменениями).

В составе группировок бурой гиены насчитывалось от 2 до 9 особей. Около 8% особей в популяции составляли бродячие взрослые самцы, принимавшие участие в размножении, но не имевшие постоянных участков обитания (Mills et al., 1980; Mills, 1982). В районе исследований бурые гиены питались, в основном, остатками трупов голубого гну (*Connochaetes taurinus*) и спрингбока (*Antidorcas marsupialis*), добытых львами и другими хищниками. Среднее число особей в группировках бурой гиены, собирающихся около трупов спрингбока, составляло 1.4 ($n = 17$), а около трупов антилопы гну – 3.6 ($n = 17$). Число взрослых особей в составе группировок варьировало от 2 до 4, при этом соотношение полов в большинстве случаев

было равным. Помимо взрослых особей, в этих группировках присутствовали от 1 до 5 полувзрослых гиен (Mills, 1982). Бурые гиены, как известно – одиночные хищники, поэтому формирование группировок у них не связано с кооперацией при добывании корма, типичной, например, для волка (Mech, 1970), льва (Schaller, 1972) или пятнистой гиены (Kruuk, 1975).

Можно полагать, что площадь участков обитания и размеры группировок бурой гиены определяются числом и пространственным распределением трупов копытных животных, служащих для них основным источником корма. Кроме того, обнаружена корреляция между размерами группировок и общей численностью антилоп гну в районе исследований. Наличие трупов крупных животных, включая жирафа (*Giraffa camelopardalis*), способствовало образованию наиболее крупных группировок. Взаимосвязь между размерами группировок и площадью участков обитания у этого вида не обнаружена (Mills, 1982).

Что касается песка, *Alopex lagopus*, то в исследовании, проведённом в Исландии, установлено, что семейные группы этого вида состояли из трёх взрослых особей – самца и двух самок. Площадь семейно-групповых участков варьировала от 8.6 до 18.5 км². Песцы питались в основном падалью (60-80% рациона), которую находили на определённых участках береговой линии залива. Несмотря на различия в размерах участков обитания, в пределах каждого из них протяженность наиболее кормных мест вдоль береговой линии была приблизительно одинаковой, и более того, количество падали, приносимой течением, в течение года было также относительно постоянным (Hersteinsson, Macdonald, 1982).

В другом исследовании, проведённом на Командорских островах (Плетенёв и др., 2016), установлено, что обилие кормовых ресурсов приводит к значительному (в 5-10 раз) сокращению площади семейно-групповых участков обитания, но при этом степень их перекрывания остаётся низкой, и обусловлено это необходимостью защиты выводков.

Таким образом, у песцов, живущих семейными группами на охраняемых участках обитания, концентрация кормов на ограниченных по площади локальных участках не приводит к кардинальному изменению социальной структуры, как это происходит у барсука и обыкновенной лисицы, чьи семейные группы, по-видимому, значительно менее консолидированы.

Вариации размеров участков обитания в различных биотопах

Даже в тех популяциях хищных, которые существуют в одинаковых биотопических условиях, обнаруживается относительно широкая изменчивость социальной структуры, выражающаяся в размерах группировок и площади групповых участков обитания. Что касается межпопуляционной изменчивости, обусловленной привязанностью к разным типам биотопов, то она может быть ещё более широкой. Например, в североамериканских прериях, характеризующихся биотопическим единообразием, у обыкновенной лисицы чаще всего обнаруживаются семейные пары, занимающие участки обитания площадью от 500 до 2000 га (Storm et al., 1976.). В более разнообраз-

разных и богатых кормом предместьях Оксфорда (Великобритания) формируются небольшие группы, оккупирующие участки обитания гораздо меньшей площади – от 10 до 100 га (Macdonald, 1983). В таёжных лесах на территории Швеции площадь групповых участков обитания относительно постоянна (в среднем около 700 га), тогда как размеры группировок варьируют в зависимости от популяционных циклов лесных полёвок, составляющих основу рациона обыкновенной лисицы (Lindstrom, 1980).

Не приходится сомневаться, что различия в размерах группировок и площади участков обитания обыкновенной лисицы обусловлены особенностями пространственного распределения и качества кормов. Если кормовые ресурсы распределены относительно равномерно, то на участке обитания минимальной площади, на котором может прокормиться лишь пара особей, дополнительных источников питания для других особей того же вида нет. Если же доступность и обилие кормов подвержены многолетней цикличности, как, например, в таёжных популяциях обыкновенной лисицы, то в годы высокой численности полёвок – основного источника корма для этого вида – на участках обитания минимальной площади корма вполне достаточно не только для одной пары, но и ещё для нескольких особей. Иначе говоря, возникают благоприятные условия для формирования группировок. В годы депрессии численности полёвок группировки распадаются, но это практически не отражается на размерах участков обитания. Распад группировок сопровождается обострением социальных отношений, и при недостатке корма из них, как показывают, например, наблюдения за стаями волка и группировками обыкновенной лисицы, изгоняются, в первую очередь, низкоранговые особи (Zimen, 1976; Packard et al., 1980; Macdonald, 1983).

Взаимосвязь между размерами группы и успешностью охоты

Кооперация во время охоты характерна только для трёх семейств хищных из семи, а именно псовых (Canidae), кошачьих (Felidae) и гиеновых (Hyaenidae). Среди псовых исключительно стаями охотятся гиеновая собака и красный волк (Frame, Frame, 1976; Jonsingh, 1980). У других видов псовых кооперация при преследовании дичи отмечается далеко не во всех случаях. Стайная охота на копытных периодически наблюдается у волка, койота, динго, *Canis dingo*, обыкновенного и чепрачного шакалов, а также у кустарниковой собаки, *Speothos venaticus* (Wyman, 1967; Mech, 1970; Moehlman, 1979; Bowan, 1981). У других видов псовых коллективная охота отмечается крайне редко.

У хищных, которые охотятся на крупных копытных, коллективная охота, являющаяся залогом успешной поимки добычи, способствует, как полагают, и эволюции социальности (Ewer, 1973; Kruuk, 1975; Lamprecht, 1978, 1981; Gittleman, 1989). Преимущества коллективной охоты при увеличении числа членов группы заключаются в следующем: 1) возрастает число успешных атак на выбранную жертву (Wyman, 1967; Kruuk, 1972; Fuller, Kat, 1990; Fanshawe, Fitzgibbon, 1993); 2) появляется возможность завладеть более крупной добычей: в частности, койоты охотятся на крупных копытных –

лосей и чернохвостых оленей – только стаями (Camenzind, 1978; Bekoff, Wells, 1980, 1982)); (3) увеличиваются шансы добыть нескольких копытных сразу (Caraco, Wolf, 1975; Packer, 1986; Fanshawe, Fitzgibbon, 1993). Таким образом, существует положительная корреляция между размерами группировок у некоторых видов хищных и успешностью охоты.

Многие факты и наблюдения подтверждают, что коллективная охота гораздо эффективнее, чем добывание пищи в одиночку. Так, например, пара чепрачных шакалов достаточно легко отгоняет самку газели от её детёныша, тогда как шакалу–одиночке это удаётся далеко не всегда (Wuman, 1967). Точно также пятнистые гиены, охотящиеся парами, без особого труда отбивают телёнка гну от его матери (Kruuk, 1972). Большие стаи койотов добывают большее число крупных копытных, например, оленей (Bowan, 1981). Успешная защита добычи от конспецификов и других хищников также может способствовать развитию кооперации во время охоты, однако на этот процесс накладываются определённые ограничения. Например, отсутствие крупных охотничьих стай у шакалов объясняется тем, что их физические размеры недостаточны, даже при наличии большого числа особей, чтобы оказать успешное противодействие крупным хищникам (Lamprecht, 1978). У последних крупные стаи образуются именно с целью эффективной защиты добычи от конкурентов (Lamprecht, 1981). Вместе с тем, коллективная охота – не единственное преимущество группового образа жизни. Так, у льва и пятнистой гиены размеры группировок (прайдов и кланов, соответственно) существенно превышают число особей в специализированных охотничьих стаях. И если в прайдах льва может насчитываться до 37 особей, то в охотничьи группы, входящие в состав прайда, редко входит более 4-5 особей (Gittleman, 1982).

Некоторые исследователи, тем не менее, полагают, что эволюция социальности среди хищных никак не связана коллективной охотой (Kruuk, 1975; Lamprecht, 1978; Packer et al., 1990; Caro, 1994). Более то, при определённых условиях охота особей–одиночек бывает эффективнее групповой охоты (Creel, Macdonald, 1995). Это позволяет говорить о том, что групповой образ жизни хищных сформировался в процессе эволюции не только под влиянием факторов, способствующих развитию кооперации при охоте или коллективной защите добычи, но и по другим причинам, которые, однако, не вполне ясны.

Конкуренция за добычу

Добычей крупных хищников нередко становится крупное копытное животное, труп которого невозможно утилизировать за короткий срок. В частности, тигру требуется несколько дней, чтобы полностью съесть добытого оленя (Sunquist, 1981). В африканских саваннах труп крупного копытного привлекает многих хищников (Packer, 1986; Mills, 1989a; Gasaway et al., 1991), поэтому конкуренция за добычу, особенно при высокой плотности популяции хищников, становится очень напряженной (Sunquist, Sunquist, 1989). Как показывают исследования, до 30% газелей Томсона, пойманных

чепрачными шакалами, становится добычей пятнистых гиен (Lamprecht, 1978). Последние отнимают до 86% добычи у гиеновых собак (Fanshawe, Fitzgibbon, 1993). Гепарды лишаются 12% своей добычи в пользу львов (Schaller, 1972), а те, в свою очередь, уступают до 44% добычи пятнистым гиенам (Schaller, 1972). Некоторые исследователи полагают, что именно острая внутри- и межвидовая конкуренция за кормовые ресурсы способствует образованию группировок, защищающих добычу общими усилиями, и, соответственно, благоприятствует эволюции социальности среди хищных (Kruuk, 1975; Lamprecht, 1981).

Групповая защита от хищников

Эволюции социальности среди мелких хищных могут способствовать не только экологические факторы, но и социальные, в частности, коллективная защита от крупных хищников (Rood, 1975, 1978; Rasa, 1986; Macdonald, 1992). Сравнительный анализ биологии разных представителей сем. Viverridae показывает, в частности, что для социальных видов характерны малые размеры тела, дневной образ жизни и предпочтение открытых биотопов (Rood, 1986). Единственное исключение из этого правила – кузиманзы (*Crossarchus* spp.), обитающие в тропических лесах Западной и Центральной Африки: они отличаются сравнительно крупными размерами тела, преимущественно ночной активностью и отлично приспособлены к перемещениям в кронах деревьев. Существует также мнение, что у мангустов, питающихся в основном насекомыми, формированию группировок способствует сочетание двух факторов: коллективная защита от крупных хищников и толерантность по отношению к особям своего вида благодаря богатым и быстро восстанавливающимся кормовым ресурсам (Gorman, 1979; Waser, Waser, 1985; Rood, 1986). Многие виды семейства куньих (Mustelidae), в сравнении с виверровыми, отличаются небольшими размерами тела, но, тем не менее, ведут одиночный образ жизни. Это объясняют тем, что основной объект питания куньих – мелкие позвоночные, и они существенно уступают насекомым, которыми питаются многие виверровые, по обилию и скорости восстановления численности (Macdonald, 1992).

Взаимосвязь между площадью участков обитания и размерами группы

У видов с хорошо выраженной кооперацией при охоте на копытных, таких как волк, койот, лев и пятнистая гиена, площадь участков обитания увеличивается пропорционально размерам группировок. Напротив, у таких видов, как барсук, обыкновенная лисица, чепрачный шакал и одичавшая домашняя кошка, которые могут жить группами, но охотятся в одиночку, никакой взаимосвязи между размерами группы и площадью групповых участков обитания не установлено (Macdonald, 1983).

Влияние родственных связей на социальную структуру

Группировки у большинства видов хищных состоят, в основном, из родственных особей. К таковым относятся лев (Bertram, 1976), волк (Zimen,

1976; Packard et al., 1980), койот (Camenzind, 1978; Bowan, 1981), гиеновая собака (Malcolm, Marten, 1982), динго (Wyman, 1967), одичавшая домашняя собака (Mech, 1970), пятнистая и бурая гиены (Kruuk, 1972; Mills, 1978), обыкновенный и чепрачный шакалы (Macdonald, 1979b; Moehlman, 1979), два вида лисиц (Macdonald, 1979b; Hersteinsson, Macdonald, 1982), два вида мангустов (Rood, 1974, 1978) и коати, *Nasua narica* (Russell, 1979).

У льва самцы объединяются в коалиции для обеспечения постоянного контроля над прайдом и удержания его в подчинении, при этом значительное число самцов в составе коалиций (58%) находится в родстве (Bygott et al., 1979; Packer, Pusey, 1982). Несмотря на это, между самцами постоянно происходят стычки, свидетельствующие об отношениях доминирования–подчинения, требующих периодического подтверждения социального статуса. Самцы–доминанты, занимающие высшее положение в иерархии, обеспечивают себе приоритет в спариваниях с самками.

Помощничество как фактор усложнения социальной организации

Сравнительный анализ разных систем спаривания и родительского поведения показывает, что эволюцию моногамии среди млекопитающих и птиц, при которой заботу о потомстве проявляют оба родителя, можно связать либо с высокими энергетическими затратами на производство и выкармливание потомства в неблагоприятных для вида условиях среды обитания (Lack, 1968; Emlen, Oring, 1977; Clutton-Brock, 1991; Davies, 1991), либо с напряжённой внутривидовой конкуренцией за ресурсы (Clutton-Brock, Harvey, 1977a; Kleiman, Malcolm, 1981; Malcolm, 1985; Clutton-Brock, 1991). В этих условиях молодняк, благодаря заботе двух родителей, выживает с большей вероятностью, чем в том случае, когда о детёнышах заботится исключительно самка.

Помощничество, под которым подразумевается поведение, обеспечивающее защиту и снабжение кормом чужого потомства, распространено и в сообществах хищных. Например, неполовозрелые самцы одичавшей домашней кошки иногда согревают в гнезде котят (Dards, 1978; Macdonald, Apps, 1978). В прайдах льва взрослые самки защищают чужих детёнышей, кормят их молоком и дают им другую пищу (Bertram, 1976). Подобное поведение отмечается и у многих представителей семейства Canidae (Mech, 1970; Macdonald, 1979b; Moehlman, 1979; Hersteinsson, Macdonald, 1982; Ryon, Fentress, 1982).

Известно, что коммунальное размножение способствует увеличению общего веса выводков, но при этом выводки состоят из большего числа относительно мелких детёнышей (Moehlman, 1986). В частности, у гиеновой собаки, которую нередко приводят в качестве примера вида с коммунальным размножением, в выводках может быть до 16 щенков (Creel, Creel, 1991). Все взрослые члены стаи или, по крайней мере, большинство из них, проявляют активную заботу о щенках, которая выражается в груминге (Rood, 1978), физической защите (Mills, 1983; Owens, Owens, 1984), доставке корма (Macdonald, 1979b; Moehlman, 1979) и кормлении молоком (Packer

et al., 1992). Члены стаи способствуют лучшему выживанию щенков, принося корм беременным и кормящим самкам (Malcolm, Marten, 1982; Moehlman, 1989). Это позволяет последним сохранять энергию для успешного вынашивания и выкармливания потомства (Gittleman, 1985; Oftedal, Gittleman, 1989), а также уделять больше времени и сил его физической защите (Malcolm, Marten, 1982).

Имеются доказательства, что помощничество оказывает положительный эффект и на репродуктивный успех других членов группы (Bygott et al., 1979; Macdonald, 1979b; Moehlman, 1979; Bekoff, Wells, 1982; Malcolm, Marten, 1982; Rood, 1990). Важно также отметить, что у социальных видов хищных высока степень родства между членами группы (Macdonald, 1980; Mills, 1985, 1989a, 1989b; Packer et al., 1991; Creel, Waser, 1994). В связи с этим существует мнение, что родственные связи вкупе с помощничеством играют важную роль в эволюции коммунального размножения у хищных (Creel, Macdonald, 1995).

Факторы, обуславливающие задержку расселения молодняка

Эволюцию социальности многие социозкологи тесно связывают с задержкой расселения молодняка, т.е. филопатрией (Brown, 1974; Waser, Jones, 1983). У целого ряда видов группировки с коммунальным размножением формируются именно благодаря задержке расселения молодняка, хотя у наиболее социальных видов в состав таких группировок входят и взрослые неродственные особи (иммигранты). Благодаря филопатрии существенно снижается уровень смертности молодняка, который очень высок среди расселяющихся особей (Waser et al., 1994). Дополнительным преимуществом филопатрии является наследование родительского участка обитания (Woolfenden, Fitzpatrick, 1984; Brown, 1987) и повышение индивидуальной приспособленности (fitness) за счет кооперации и помощничества (Hamilton, 1963, 1964; Brown, 1987).

Говоря об экологических факторах, способствующих задержке расселения молодняка (например, из-за непригодности для жизни окружающих биотопов), следует отметить, что на практике влияние этих факторов оценить крайне трудно, и соответствующие количественные расчёты в литературе практически отсутствуют (Waser et al., 1994). В частности, невозможно объективно оценить степень пригодности биотопов для благополучного существования того или иного вида. Кроме того, необходимо учитывать и возможную взаимосвязь между факторами, ограничивающими процесс расселения. Эти факторы можно выразить количественно в виде общей производной трёх переменных: 1) вероятность выживания в результате расселения, 2) вероятность успешного поиска полового партнёра и 3) ожидаемый репродуктивный успех после расселения (Emlen, 1991). Если эта производная меньше совокупной величины индивидуальной приспособленности нерасселившихся особей, то, как полагают, естественный отбор будет идти в сторону закрепления задержки расселения и филопатрии (Creel, Waser, 1994). Однако объективно оценить все эти вероятности на практике – задача

практически недостижимая, а многие математические модели, построенные на упрощенных оценках, имеют мало общего с реальностью и потому вызывают вполне обоснованную критику.

1.3.3. Социоэкологические гипотезы, относящиеся к хищным

Описанная выше RDH-гипотеза (Macdonald, 1983) позднее была доработана, и в неё ввели такие понятия, как социальное и несоциальное размножение, репродуктивные и нерепродуктивные (пространственные) группировки (Creel, Macdonald, 1995).

Социальное и несоциальное размножение

Большинству видов хищных свойствен одиночный образ жизни, при котором социальные взаимодействия ограничиваются спариванием партнёров в сезон размножения и материнской заботой о детёнышах, исключающей участие самцов (Gittleman, 1989; Sandell, 1989; Macdonald, 1992).

Что касается моногамных социальных связей, то они характерны преимущественно для представителей семейства Canidae. Благодаря размножению семейных пар, у некоторых видов псовых формируются относительно крупные группировки (Kleiman, Malcolm, 1981). Видам с крупными размерами тела, таким как волк, эфиопский шакал, *Canis simensis*, и гиеновая собака, более свойственна полиандрия (Kühme, 1965; Frame et al., 1979; Packard et al., 1983; Moehlman, 1986; Creel, Macdonald, 1995). Для мелких псовых, таких как лисы (*Vulpes vulpes*, *V. cana*), типична ограниченная моногамия или полигиния (Macdonald, 1979b, 1980; Geffen, Macdonald, 1992).

В отличие от приматов и копытных, размер группы у хищных считается не вполне подходящей характеристикой социальной структуры, поскольку у многих видов особи, входящие в состав группировок (пространственных агрегаций), кормятся или охотятся в одиночку. Поэтому для более корректной характеристики социальной структуры хищных предложено использовать такой параметр, как *размер репродуктивных группировок*, в состав которых включают только тех особей, которые занимают общий участок обитания, находятся в тесном контакте в период спариваний и принимают участие в выращивании потомства (Creel, Macdonald, 1995).

Репродуктивные группировки, в свою очередь, предложено разделять на три категории: 1) группировки, в которых о потомстве заботится единственный родитель (самка), 2) группировки с двумя родителями, совместно воспитывающими потомство, и 3) социальные репродуктивные группировки, в которых о детёнышах заботятся не только родители, но хотя бы ещё одна взрослая особь, независимо от её пола. Репродуктивные группировки, относящиеся к первым двум категориям, предложено считать “несоциальными” (Creel, Macdonald, 1995).

У некоторых видов хищных, особенно среди псовых, и, в частности, у обыкновенного и чепрачного шакалов, в одной и той же популяции могут присутствовать репродуктивные группировки, относящиеся к разным кате-

гориям (Moehlman, 1983). В социальных репродуктивных группировках наиболее распространена полигамия, в особенности полиандрия, характерная, например, для гиеновой собаки, которую упоминают чаще всего, когда речь заходит о коммунальном размножении (Malcolm, Marten, 1982).

Размер репродуктивных группировок широко варьирует даже в пределах одного семейства (Gittleman, 1989; Macdonald, 1992). Например, у мелких псовых, таких как обыкновенная лисица, обыкновенный и чепрачный шакалы, койот и большеухая лисица, *Otocyon megalotis*, в репродуктивной группировке, помимо семейной пары, редко присутствует более одной–двух взрослых особей (Macdonald, 1979b; Bekoff, Wells, 1980; Moehlman, 1983; Nel et al., 1984). Напротив, у крупных псовых, таких как волк, эфиопский шакал, красный волк и гиеновая собака, в состав репродуктивных группировок обычно входит несколько взрослых разнополых особей (Kühme, 1965; Mech, 1970; Johnsingh, 1982; Fuller et al., 1992; Gottelli, Sillero-Zubiri, 1992).

Крупные репродуктивные группировки типичны для мелких представителей сем. Viverridae, таких как карликовый мангуст, *Helogale parvula*, полосатый мангуст, *Mungos mungo*, суриката и кузиманзы, *Crossarchus* spp. (Ewer, 1973; Rood, 1975, 1983, 1986; Kingdon, 1977; Macdonald, 1986, 1992).

Виды с социальным размножением имеются и в тех семействах, для которых типичен одиночный образ жизни. К таковым в семействе Felidae относится лев (Bygott et al., 1979; Packer, 1986; Macdonald et al., 1987), в семействе Procyonidae – коати (Russell, 1983), а в семействе Mustelidae – барсук (Kruuk, 1978a, 1978b, 1989; Kruuk, Parish, 1982).

В репродуктивных группировках хищных некоторые особи, достигшие половой зрелости, не принимают участия в размножении, поскольку присутствие взрослых особей, приносящих потомство, оказывает подавляющий эффект на их репродуктивные функции (Rood, 1978, 1980; Macdonald, 1979b; Bekoff, Wells, 1982; Moehlman, 1983; Packard et al., 1983, 1985; Vehrencamp, 1983). У волка (Packard et al., 1983), гиеновой собаки (Creel, Macdonald, 1995), карликового мангуста (Rood, 1980) и обыкновенной лисицы (Macdonald, 1979b, 1980) взрослые доминирующие особи могут непосредственно препятствовать размножению подчинённых (молодых) особей. У гиеновой собаки, динго и карликового мангуста доминанты убивают детёнышей, появившихся на свет у подчинённых членов группы (Frame et al., 1979; Rood, 1980; Malcolm, Marten, 1982; Corbett, 1988).

Наряду с поведенческими действуют и физиологические (гормональные) механизмы подавления размножения молодняка. Так, например, у самок карликового мангуста низкий социальный ранг провоцирует снижение секреции эстрогена и частоты спариваний (Creel et al., 1993). При этом, однако, подавление размножения подчинённых особей никогда не бывает абсолютным (Keane et al., 1994). Об этом свидетельствуют факты множественного отцовства, обнаруженного в группировках целого ряда видов, в том числе у льва (Packer et al., 1991), эфиопского шакала (Gottelli et al., 1994), карликового мангуста (Keane et al., 1994), барсука (Da Silva et al., 1993), одичавших собак и домашних кошек (Georges et al., 1988).

Филогенетический анализ особенностей репродуктивной биологии более сотни видов хищных с социальным и несоциальным размножением, в котором учитывали вес новорожденных детёнышей, размер выводка, общую массу выводка, темпы роста эмбрионов, длительность беременности, длительность лактации, массу тела взрослых самцов и самок, возраст первого размножения, среднюю продолжительность жизни, соотношение массы тела самцов и самок, площадь участков обитания и тип питания, показал, что ни одна из этих переменных не может служить достоверным индикатором социальности, если под таковой понимается социальное размножение (Creel, Macdonald, 1995). Вместе с тем, обнаружена достоверно высокая корреляция между размерами группы и такими параметрами, как число детёнышей в выводке, общая масса выводка, темпы роста эмбрионов и площадь участка обитания. Что касается взаимосвязи между социальностью и характером пространственного распределения кормовых ресурсов, то она, по-видимому, очень сложна и не выявляется с помощью простых статистических методов (Creel, Macdonald, 1995).

С другой стороны, статистический анализ показывает, что размер группировок у хищных в определённой мере зависит от типа питания (Creel, Macdonald, 1995). Так, у насекомоядных видов формируются группировки более крупные, чем у всеядных и плотоядных видов, а фруктоядные и растительноядные виды хищных ведут преимущественно одиночный образ жизни. На основании результатов проведённого анализа его авторы делают следующие выводы: 1) для видов, специализирующихся на кормах с разреженным пространственным распределением или слабой питательной ценностью, характерно несоциальное размножение; 2) наиболее крупные группировки формируются у видов, питающихся беспозвоночными и насекомыми, которые представляют собой относительно богатый и легко возобновляемый ресурс; 3) у всеядных и плотоядных видов размеры группировок промежуточные, поскольку позвоночные животные, составляющие основу их питания – менее богатый и не столь быстро восстанавливающийся ресурс, как беспозвоночные.

Высокие энергетические затраты на размножение также стимулируют образование группировок, и это обстоятельство служит косвенным подтверждением того, что эволюции социальности благоприятствует кооперация при уходе за потомством, т.е. помощничество (Gittleman, 1985). Более того, если степень родства между членами группы высока, что характерно для многих социальных видов хищных, деятельность помощников положительно влияет на их индивидуальную приспособленность. Повышение затрат энергии на размножение действует как физиологический механизм подавления репродуктивных функций у подчинённых особей. Для них единственной возможностью принести потомство и выкормить его без посторонней помощи остаётся выселение в менее благоприятные биотопы. Однако в этом случае вероятность гибели подчинённых особей и их потомства резко возрастает (Waser, Jones, 1983; Brown, 1987; Emlen, 1991; Waser et al., 1994), поэтому считается, что подчинённым особям выгоднее оста-

ваться в составе своей группы, не принимая участия в размножении (Creel, Creel, 1991).

Сопоставление различных социоэкологических гипотез

RDH-гипотеза, как уже отмечено выше, основана на постулате, согласно которому мозаичное (patchy) распределение кормовых ресурсов (либо в пространстве, либо во времени) оказывает существенное влияние на социальную структуру (Macdonald, 1983; Kruuk, Macdonald, 1985; Carr, Macdonald, 1986; Macdonald, Carr, 1989; Bacon et al., 1991). В соответствии с этой гипотезой, минимальная площадь участка обитания зависит от того, насколько легко его хозяин обнаруживает места концентрации корма. Иными словами, размер участка обитания в первую очередь зависит от характера распределения “кормовых локусов” (patches). Кроме того, обилие и пространственное распределение кормовых ресурсов рассматривается как фактор, способствующий пассивному формированию агрегаций, даже если какие-либо преимущества группового образа жизни отсутствуют вообще. При этом никакой корреляции между размером группы и площадью группового участка обитания нет. RDH-гипотеза предсказывает, что площадь участка обитания зависит от характера пространственного распределения кормов, а размер группы определяется богатством кормовых ресурсов (Johnson et al., 2001). Если речь идет об охраняемой территории, то её размеры и конфигурация представляют собой некоторый экономически детерминируемый оптимум (Gill, Wolf, 1975; Maher, Lott, 1995). Основными условиями, при которых минимизируются негативные последствия, связанные с совместным использованием участка обитания несколькими особями, являются обилие кормовых ресурсов, скорость их возобновления и длительность периодов, характеризующихся избытком кормов (Creel, Macdonald, 1995).

RDH-гипотеза вполне удовлетворительно объясняет формирование толерантных отношений между особями в пространственных группировках (агрегациях) и социальное размножение у обыкновенной лисицы (Macdonald, 1981a), песца (Hersteinsson, Macdonald, 1982), бурой гиены (Mills, 1982), барсука (Kruuk, 1978a, 1978b; 1989; Woodroffe, Macdonald, 1993) и выдры, *Lutra lutra* (Kruuk, Moorhouse, 1991). Авторы RDH-гипотезы полагают, что если термин “кормовой локус” (patch) заменить термином “индивидуальная добыча”, то их гипотеза становится универсальной для объяснения эволюции социальности среди представителей всего отряда хищных (Macdonald, 1992). Разработана и соответствующая математическая модель (Waser, 1981), показывающая, что цена толерантности по отношению к сородичам, которые совместно охотятся на общем участке обитания, определяется интенсивностью охоты и скоростью возобновления кормовых ресурсов. Если скорость восстановления численности вида, служащего объектом охоты, достаточно высока, то цена толерантности становится ничтожной. Например, если какой-либо насекомоядный мангуст вытеснит со своего участка одного из своих сородичей, то приращение кормовых объектов на его участке составит не более 1%. Полагают, что именно поэтому у многих

насекомоядных видов хищных формируются агрегации и крупные семейные группы. Для видов, у которых объекты охоты не распределены в пространстве неравномерно – т.е. в пределах локусов, обеспечивающих пищей нескольких хищников одновременно – высокая скорость восстановления численности кормовых объектов является необходимым, но не достаточным условием эволюции социальности (формирования агрегаций). В частности, белохвостый мангуст, *Ichneumia albicauda*, питается насекомыми, как и многие социальные виды мангустов, но это – одиночный ночной хищник (Waser, 1980).

Многие исследователи, подвергавшие RDH-гипотезу экспериментальной проверке, сочли её несостоятельной, поскольку основные предсказания этой гипотезы не находят подтверждения (Johnson et al., 2002). Однако авторы RDH-гипотезы полагают, что отрицательный результат может объясняться тем, что, во-первых, очень сложно количественно оценить характер распределения кормовых ресурсов, и, во-вторых, ожидаемый эффект может быть замаскирован очевидными преимуществами группового образа жизни (например, выгодами коллективной охоты или кооперации при защите добычи от хищников). А это означает, что бесполезно верифицировать RDH-гипотезу на видах, у которых хорошо выражена кооперация. Принимая объяснения авторов RDH-гипотезы, следует, однако, отметить, что в таком случае их гипотеза никак не может претендовать на универсальность.

RDH-гипотеза критически воспринята и теми социологами, которые считают, что у любого вида размер группы положительно коррелирует с обилием кормов в течение всего годового цикла, а размеры группового участка обитания остаются относительно постоянными (von Schantz, 1984; Lindström, 1986). Разработана и соответствующая математическая модель, названная гипотезой постоянных размеров территории (*constant territory size hypothesis, CTSH*), которая исключает необходимость учитывать кормовые локусы, играющие ключевую роль в RDH-гипотезе. Если в обилии кормов отмечаются многолетние колебания, и период этих колебаний меньше средней продолжительности жизни особей, то они будут занимать постоянные участки обитания, обеспечивающие их кормом даже в самые неблагоприятные годы. При изменении условий в лучшую сторону, на любом участке обитания получают возможность прокормиться не только взрослые особи, но и их потомство, т.е. возникает группировка (von Schantz, 1984). CTSH-гипотеза, в частности, вполне удовлетворительно объясняет вариации социальной структуры в некоторых популяциях обыкновенной лисицы, поскольку средняя продолжительность жизни этого вида в природе составляет около 3 лет, а колебания численности лесных полёвок, являющихся основой рациона обыкновенной лисицы во многих областях ареала этого вида, наблюдаются с периодичностью в 3-4 года (Lindström, 1980, 1986).

Хотя RDH-гипотеза вполне удовлетворительно объясняет вариации социальной структуры у барсука (Kruuk, 1978a, 1978b; Kruuk, Parish, 1982), бурой гиены (Mills, 1982) и некоторых других видов хищных, а CTSH-гипотеза – у обыкновенной лисицы (von Schantz, 1984), обе гипотезы всё же

не выглядят достаточно убедительными и потому не могут претендовать на статус универсальной теории эволюции социальности среди хищных. Одним из критиков этих гипотез предложена теоретическая модель (Lindström, 1986), не связанная с флуктуациями в распределении кормовых ресурсов в пространстве и времени, но принимающая во внимание (1) увеличение индивидуальной приспособленности “основной” пары особей (родителей, доминантов, резидентов) в случае, если они позволяют своему потомству унаследовать участок обитания и передать свои гены следующим поколениям, и (2) увеличение индивидуальной приспособленности молодых особей, остающихся на родительском участке и тем самым повышающих шансы на выживание и размножение в условиях отсутствия свободной для заселения территории. Согласно этой модели, названной гипотезой наследования территории (*territory inheritance hypothesis*, ТИН, Lindström, 1986), молодая особь, выкормленная родителем того же пола, дожившим до осени на участке обитания ограниченной площади, может либо покинуть этот участок, либо остаться, при условии, что плотность популяции неизменна либо снижается. Вероятность успешного размножения молодой особи весной в обоих случаях будет одинаковой. Возможность обосноваться на новом месте молодая особь может оценить только путём обследования окружающей территории. Для физически здоровой особи занять пустующий участок обитания не составляет особого труда, и в этом случае она может принять решение переселиться на новое место. На родительском участке молодая особь не может конкурировать со своим родителем, поэтому ей остаётся только дожидаться гибели последнего, а это удел физически слабого индивида. С другой стороны, оставаясь на родительском участке, она может успешно противостоять нападкам конкурентов. В обоих случаях формирования группировки не происходит. Если же плотность популяции растёт либо молодая особь остаётся на участке обитания, занимаемом парой взрослых особей одного пола, ей необходимо покинуть родительский участок и обосноваться на свободной территории, чтобы следующей весной принести потомство. Если же молодая особь со своим родителем занимает большой участок обитания, на котором может присутствовать ещё одна взрослая особь того же пола, то она оказывается перед сложным выбором: либо остаться на родительском участке, если вероятность выживания взрослых особей высока, а плотность популяции не меняется, либо покинуть родительский участок, если вероятность выживания мала. Очень сомнительно, что подобная оценка перспектив выживания и успешного размножения возможна для молодых особей, однако, как полагает автор гипотезы, в этих условиях естественный отбор должен благоприятствовать филпатрии (Lindström, 1986). Согласно рассматриваемой теоретической модели, группы могут формироваться в том случае, если плотность популяции неизменна либо снижается, а вероятность выживания взрослых особей – высока. При этом не имеют значения ни характер пространственного распределения кормовых ресурсов, ни какие-либо иные внешние факторы. Максимальный размер группировок, согласно этой модели, не может превышать 4-5 особей.

Автор ТИГ-гипотезы (Lindström, 1986) признаёт, что она основана на ряде допущений, сделанных для упрощения расчётов: максимальный размер группы – две особи одного пола; вероятность выживания одинакова для всех особей; особи, не обладающие своей территорией, не выживают; репродуктивный успех одинаков у особей всех возрастных категорий. Другие, более частные, допущения основаны на особенностях биологии барсука и обыкновенной лисицы (Storm et al., 1976; Kruuk, 1978a, 1978b; Lindström, 1980; Macdonald, 1980, 1981a, 1983; Niewold, 1980; Lindström et al., 1982; von Schantz, 1984; Mulder, 1985): оба вида исключительно территориальные; группировки состоят только из особей–родителей и их потомства; размножаются только особи–основатели семьи; в каждой семье выживает только один детёныш; молодняк расселяется осенью (у обыкновенной лисицы); зимой отмечается гибель взрослых особей (у обыкновенной лисицы).

Максимальный размер группировок, предписываемый ТИГ-гипотезой (4-5 особей), вполне согласуется с данными исследований в популяциях обыкновенной лисицы (Lindström, 1980; Macdonald, 1980; Niewold, 1980; Harris, 1980; Mulder, 1985). Однако в группировках барсука насчитывается до 12 особей (Kruuk, 1978a, 1978b; Harris, 1982), поэтому ТИГ-гипотезу в отношении этого вида уже нельзя признать состоятельной. Этой гипотезе предписывается также, что в условиях недостатка и широкой дисперсии кормов животно́е не могут эффективно охранять участки обитания. В условиях же изобилия кормов должно происходить следующее: 1) особи объединяются в пары, 2) их темпы размножения увеличиваются, а размеры участков обитания сокращаются до минимума, достаточного для обеспечения кормами пары особей с потомством (4-5 детёнышей), 3) размеры групп постепенно увеличиваются от 1 до 4 особей, и 4) размеры территории постепенно сокращаются. Если размер группы превышает пороговую величину (4-5 особей), то, в соответствии с ТИГ-гипотезой, такая группа становится нестабильной, и, кроме того, если все особи живут парами, то популяция в целом также становится нестабильной, если размеры участков обитания сокращаются больше некоторого предела (для обыкновенной лисицы – около 5 км²). Иначе говоря, участки обитания семейных пар должны быть большей площади, чем участки обитания группировок большего размера (Lindström, 1986). Совершенно очевидно, что все эти допущения и ограничения делают ТИГ-гипотезу крайне уязвимой для критики.

Сравнение трёх указанных выше гипотез позволяет сделать следующие обобщения: 1) RDH- и CTSH-гипотезы не предусматривают лимита группы, тогда как ТИГ-гипотеза ограничивает размер группы до 4-5 особей; 2) RDH- и CTSH-гипотезы учитывают многолетние изменения в пространственном распределении и доступности кормовых ресурсов, тогда как ТИГ-гипотеза вообще исключает их из рассмотрения; 3) RDH- и CTSH-гипотезы не предусматривают наличие корреляции между размерами группы и площадью группового участка обитания, а согласно ТИГ-гипотезе, группы формируются только на участках обитания малой площади; 4) ТИГ-гипотеза показывает, как формирование агрегаций могло бы стать эволюционной стратегией

вида в условиях, когда выживаемость взрослых особей высока, а плотность популяции стабильна. В целом же все три гипотезы пытаются теоретически обосновать влияние экологических и, отчасти, социальных факторов на процесс формирования агрегаций (пространственных группировок) в популяциях некоторых видов хищных, но никак не объясняют эволюцию социальности, направленную на образование группировок со сложной социальной структурой, таких как прайды льва, стаи волка и гиеновой собаки, а также семейные группы сложного состава у насекомоядных видов хищных.

Отдельно следует остановиться на гипотезах, объясняющих эволюцию колониальности среди морских хищных млекопитающих (Danchin, Wagner, 1997). Колониальный образ жизни, характерный для некоторых видов ластоногих (Pinnipedia), характеризуется, прежде всего, размножением в условиях чрезвычайно высокой плотности населения на лежбищах. В связи с этим возникают высокие риски заражения инфекционными и паразитарными заболеваниями, обострения конкуренции за кормовые ресурсы и партнёров для спаривания, каннибализма и инфантицида. Однако, поскольку коммунальное размножение характерно для многих видов морских млекопитающих, социозкологи полагают, что, либо эти риски уравниваются определёнными преимуществами колониального образа жизни, либо колонии образуются под влиянием (давлением) каких-то внешних факторов.

Одной из причин образования колоний у морских млекопитающих считается недостаток пригодных для размножения лежбищ, расположенных вблизи угодий, богатых кормовыми ресурсами. В частности, у морского слона (*Mirounga leonina*) обнаружена закономерность, подтверждающая это предположение: локальная плотность населения размножающихся самок обратно пропорциональна протяжённости пригодных для размножения лежбищ (Baldi et al., 1996). Однако одним лишь богатством кормовых ресурсов невозможно объяснить высокую плотность населения размножающихся особей на локальных участках береговой линии при наличии свободных лежбищ.

Колониальный образ жизни нередко связывают с влиянием хищников: при опасности легче затеряться среди сородичей и избежать участи жертвы ('dilution effect'). Такое поведение зафиксировано, в частности, у обыкновенного тюленя, *Phoca vitulina* (Terhune, Brilliant, 1996). С другой стороны, скопление животных привлекает хищников. Поэтому твердого убеждения, что пресс хищников способствует формированию колоний, придерживаются не все социозкологи (Møller, 1987; Anderson, Hodum, 1993).

Существует также гипотеза, согласно которой распределение в пространстве особей, готовых к размножению, зависит от индивидуального выбора мест, подходящих для реализации репродуктивной функции (Møller, 1987; Stamps, 1988). При этом любая готовая к размножению особь ориентируется, в первую очередь, на признаки, характеризующие качество биотопов, пригодных для размножения, а затем принимает во внимание присутствие других особей своего вида и их потомства, а также качество потенциальных брачных партнёров. Эту гипотезу тестировали, в основном, на

птицах, но данных, подтверждающих валидность этой гипотезы в отношении поведения морских млекопитающих, пока нет.

Следует отметить, что большинство гипотетических построений, объясняющих феномен колониальности, в том числе традиционная гипотеза агрегаций (*traditional aggregation hypothesis*), гипотеза оценки репродуктивного успеха сородичей (*reproductive success-based hypothesis*) и гипотеза полового отбора (*sexual selection hypothesis*), разработано применительно к колониальным видам птиц (Danchin, Wagner, 1997), но никто не занимался проверкой этих гипотез у колониальных видов морских млекопитающих. Кроме того, феномен колониальности всё же имеет мало отношения к феномену социальности, поскольку в подобных агрегациях, которые, согласно терминологии Макдональда (Macdonald, 1981a, 1983), следует называть *пространственными*, отсутствует единая социальная организация.

Подводя итог изложенному, можно заключить, что ведущую роль в эволюции социальности хищных играют как экологические факторы (обилие, распределение и скорость возобновления кормовых ресурсов, а также внешние условия, сдерживающие расселение молодняка и, соответственно, способствующие филопатрии), так и социальные (различные формы кооперации), причём влияние последних на эволюционные процессы формирования группировок, возможно, проявляется в значительно большей степени, чем это учитывается социозологами. В эволюции социальности хищных особую роль играют поведенческие механизмы, повышающие эффективность добывания пищи, а именно – коммунальное фуражирование и кооперация при охоте и защите добычи от других хищников, а также помощничество. Некоторые особенности социозологии типичны только для хищных (в частности, влияние размеров группы на эффективность захвата крупной и потенциально опасной добычи), другие имеют общее значение для всех млекопитающих (например, эффект размеров группы на снижение затрат энергии на размножение). В наиболее популярных социозологических гипотезах с большим или меньшим успехом объясняется образование агрегаций взрослых особей в популяциях некоторых видов хищных под влиянием неравномерного распределения кормовых ресурсов, тогда как эволюционные процессы формирования группировок со сложной социальной структурой остаются менее понятными, равно как и факторы, способствующие формированию этих группировок. Одним из ведущих факторов признаётся кооперация при охоте и защите добычи, а также при выращивании детёнышей в сложных семейных группах (помощничество), однако углублённые теоретические исследования в этом направлении пока отсутствуют. Не разработана и типология социальной структуры хищных, что, по-видимому, объясняется коренными различиями в образе жизни и поведении кошачьих и псовых. Таким образом, социозологические гипотезы, касающиеся хищных, разработаны менее основательно, чем соответствующие теоретические модели для приматов и копытных. К тому же, в отличие от последних, имеется гораздо меньше оснований называть эволюцию социальности среди хищных эволюцией крупных группировок (*group-size evolution*).

Часть 2

Экологические и другие факторы, способствующие формированию группировок, и их связь с социальной организацией грызунов

Грызуны в сравнении с приматами, копытными и хищными, не говоря уже о птицах, отличаются оседлостью и привязанностью к своим участкам обитания. Во всяком случае, мобильность грызунов выражена в гораздо меньшей степени, чем у других представителей класса млекопитающих. Редкие исключения, такие, как лемминги (*Lemmus* spp., *Dicrostonyx* spp.), для которых характерны периодические миграции, или капибара (*Hydrochoerus hydrochaeris*), чьи группировки регулярно перемещаются с мест отдыха к местам кормёжки, только подтверждают это правило. У подавляющего большинства других видов грызунов взрослые особи занимают относительно постоянные участки обитания, в пределах которых они роют норы, соединяющиеся подземными ходами, либо сооружают другие надёжные убежища для защиты от хищников и непогоды, хранения запасов корма и выращивания потомства. Многим видам грызунов подземные коммуникации необходимы для поиска корма, которым служат клубни и корневища некоторых растений. Однако рытьё нор, прокладывание подземных коммуникаций и сооружение других убежищ, таких как хатки у бобров (*Castor* spp.) и ондатры (*Ondatra zibethicus*), требует значительных затрат энергии. Этим обстоятельством во многом объясняется оседлый образ жизни грызунов: смена участка обитания экономически оправдана только в случае полного истощения или недоступности кормовых ресурсов на прежнем месте обитания. Если к тому же принять во внимание, что большинство видов грызунов ведёт одиночный образ жизни, и каждая особь обустроивает свой участок обитания, выполняя всю трудоёмкую работу в одиночку, отсутствие у грызунов тяги к перемене мест становится вполне понятным.

Сказанное не менее справедливо и в отношении древесных грызунов, например, белок (*Sciurus* spp., *Callosciurus* spp., *Funambulus* spp.). Дупла деревьев, используемые ими в качестве убежищ от хищников и для выращивания потомства, – крайне ограниченный ресурс. Дупло, в котором располагается гнездо, ревниво охраняется от сородичей, поскольку его потеря грозит многими лишениями и делает грызуна уязвимым для хищников. Не случайно для многих древесных видов характерен одиночный образ жизни, сопряжённый с повышенной агрессивностью к конспецификам.

Оседлый образ жизни, выраженный в большей или меньшей степени у подавляющего большинства видов грызунов, накладывает определённые ограничения на эволюцию их социальности. Эти ограничения касаются, прежде всего, того, что у грызунов, в отличие от приматов, хищных и копытных, исключено образование устойчивых группировок за счёт концентрации взрослых особей на каком-то одном участке обитания, привлекаемом из-за надёжных убежищ или корма, как это происходит, например,

у копытных, собирающихся большими стадами на лучших пастбищах, или у хищников–падальщиков, привлечённых запахом трупа животного. Даже у тех видов грызунов, которых некоторые исследователи называют колониальными (например, суслики, некоторые виды песчанок и полёвок, морские свинки), прямые контакты между особями–соседями относительно редки и, к тому же, преимущественно агрессивны, за исключением сезона размножения. Обмен информацией между особями в таких колониях или, точнее, пространственных группировках (агрегациях) осуществляется в основном через ольфакторный канал связи, т.е. опосредованно. Но опосредованная коммуникация не может служить заменой прямых социальных связей, без которых не существует устойчивых социальных группировок.

Что касается вопроса о связи экологических факторов с социальной структурой у грызунов, то последние 60-70 лет он находится в фокусе многих полевых и экспериментальных исследований (Barash, 1974; Armitage, 1981; Hoogland, 1981, 1995; Lovegrove, Wissel, 1988; Burda, 1990; Blumstein, Armitage, 1997, 1998; Ebensperger, 1998; Lacey, Sherman, 2007). Предложен ряд гипотез, объясняющих формирование тех или иных группировок в популяциях грызунов (Barash, 1974; Armitage, 1981, 1999, 2007; Slobodchifoff, 1984; Bennett, Jarvis, 1988; Ostfeld 1990; Travis et al., 1995; Solomon, 2003; Lacey, Sherman, 2007; Solomon, Keane, 2007), однако до сих пор не выработано единого мнения о том, какие группировки следует считать наиболее социальными. Поэтому, прежде чем обратиться к анализу различных факторов, способствующих эволюции социальности, необходимо внести ясность в вопрос о широте изменчивости социальной структуры в популяциях грызунов.

2.1. Изменчивость социальной структуры у грызунов

Существование разных вариаций социальной структуры у грызунов не вызывает никаких сомнений, но, в отличие от приматов и копытных, для которых предложено несколько типологических классификаций внутривидовых группировок (см. Часть 1), подобная типология у грызунов зарубежными авторами практически не разработана. Систематизация внутривидовых группировок проведена лишь у наземных беличьих (Armitage, 1981; Michener, 1983). Автор одной из этих классификаций (Armitage, 1981) выделил пять категорий группировок и попытался доказать наличие тесной взаимосвязи между социальной структурой и размером группировок (рис. 2.1.1), в соответствии с традиционным социоэкологическим подходом (group-size evolution). Критический анализ этой классификации, однако, показывает, что третья категория – территориальные самцы, охраняющие одиночных самок (рис. 2.1.1) – совершенно безосновательно объединяет виды с разной социальной структурой – *Cynomys leucurus*, *C. gunnisoni* и *Spermophilus parryi*. Луговые собачки (*Cynomys* spp.) – виды с семейно-групповой организацией, кардинально отличающейся от социальной организации *S. parryi*, который явно относится к условно одиночным видам

(Громов, 2008). Пятая категория обозначена как мультигаремные группировки (рис. 2.1.1), и к ней отнесены варды (колонии), объединяющие несколько котерий (семейных группировок) чернохвостой луговой собачки, *C. ludovicianus*. Однако говорить о единой социальной организации у объединения нескольких территориально изолированных семейных групп совершенно бессмысленно. Поэтому фактически право на существование имеют лишь три категории из пяти: 1) особи–одиночки, 2) агрегации и 3) семейные группы, которые, в свою очередь, можно разделить на две подкатегории: простые (семейные пары с потомством) и сложные (гаремные группы).

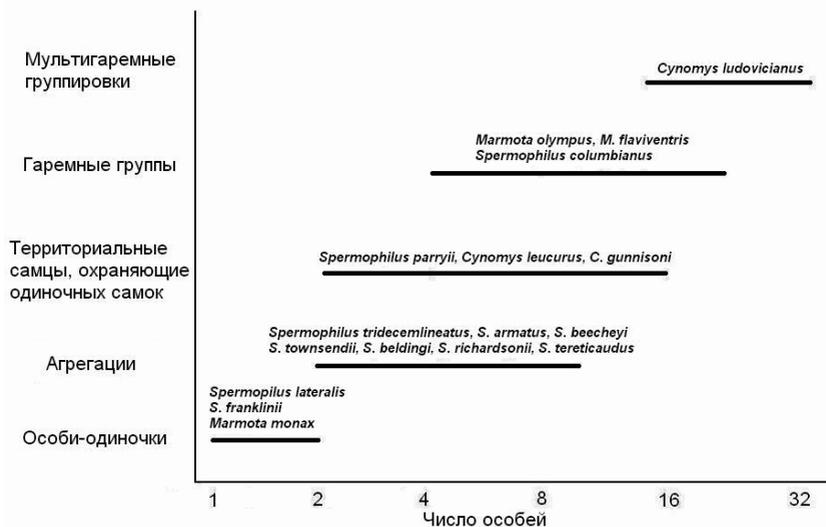


Рис. 2.1.1. Взаимосвязь социальной структуры с размерами группы у наземных беличьих, принадлежащих к разным родам и видам. Горизонтальными линиями показаны пределы изменчивости показателей, характеризующих размер группы (по: Armitage, 1981).

Следовательно, наиболее сложными группировками в сообществах наземных беличьих следует признать семейные группы, а виды с семейно-групповой организацией – наиболее социальными. Однако в составе семейных групп у наземных беличьих редко бывает более 10-15 особей, поэтому ни о какой эволюции крупных группировок (group-size evolution) речи быть не может.

Наиболее общая типологическая классификация внутривидовых группировок грызунов базируется на других принципах (Громов, 2000, 2005а, 2008).

Традиционный подход к выделению элементарных внутривидовых группировок грызунов основывается на качественной оценке степени

агрегированности особей, которую схематически можно представить следующим образом (рис. 2.1.2).

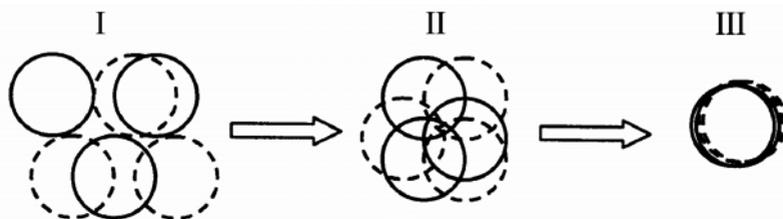


Рис. 2.1.2. Схема, объясняющая формирование элементарных внутривидовых группировок грызунов путём увеличения степени агрегированности особей. Окружности обозначают индивидуальные участки обитания взрослых самцов и самок (сплошными и прерывистыми линиями, соответственно). I – система обособленных индивидуальных участков, II – перекрывающиеся индивидуальные участки, III – обобществленный групповой участок обитания.

Исходный вариант этой схемы соответствует более или менее диффузному распределению особей в популяции, при котором складывается система обособленных, слабо перекрывающихся индивидуальных участков обитания. В естественных популяциях подобная ситуация характерна лишь для распределения взрослых особей одного пола у так называемых одиночных видов, тогда как участки самцов и самок обычно перекрываются, особенно в сезон размножения (рис. 2.1.2, I). Увеличение степени перекрывания участков обитания ведёт к образованию агрегаций (рис. 2.1.2, II), которые в той или иной мере обособлены от других подобных формирований. Конечный вариант рассматриваемой схемы – полное перекрывание участков обитания нескольких взрослых особей с образованием одного общего группового участка (рис.2.1.2, III).

В предложенную схему, однако, необходимо внести некоторые изменения, поскольку в популяциях грызунов не существует группировок, образующихся путем объединения нескольких, не состоящих в родстве разнополых взрослых особей, уживающихся на одном, полностью обобществленном участке обитания. К таким группировкам можно было бы отнести семейные группы, объединяющие взрослых и молодых особей, но они, как правило, формируются иначе. На первом этапе взрослые особи объединяются в семейные пары, и каждая пара занимает свой отдельный участок обитания. С появлением потомства, и при условии, что оно не расселяется по окончании периода молочного вскармливания, можно говорить об образовании семейной группы. Следовательно, схему, приведенную на рис. 2.1.2, необходимо преобразовать так, как показано на рис. 2.1.3. Ситуация усложняется тем, что у ряда видов молодые особи, достигшие половой зре-

лости, выселяются из семейных групп в течение текущего сезона размножения, а существующие семейные пары могут распадаться по его окончании. У других видов потомство может длительное время (иногда до двух–трёх лет) оставаться в составе семейной группы, но репродуктивные функции молодых особей при этом подавляются. В связи с этим правомерно выделять две категории семейных групп: (1) слабо консолидированные (с расселением молодняка по окончании периода молочного вскармливания) и (2) структурированные (с отсроченным расселением молодняка). Более подробно о разных категориях семейных групп речь пойдет ниже.

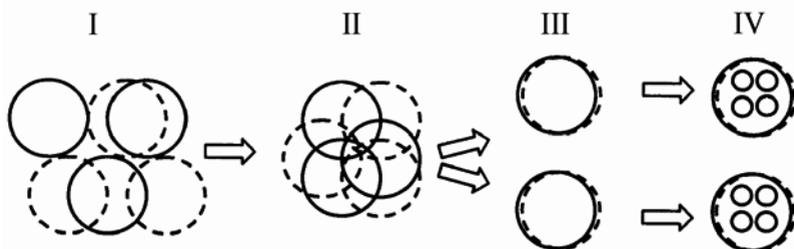


Рис. 2.1.3. Преобразованная схема, объясняющая формирование элементарных внутривопуляционных группировок грызунов. I – система обособленных индивидуальных участков, II – агрегации взрослых разнополовых особей, III – семейные пары, IV – семейные группы (взрослые особи с молодняком). Остальные обозначения как на рис. 2.1.2.

Основываясь на показателях, характеризующих степень агрегированности взрослых и молодых особей, можно выделить четыре основные категории элементарных внутривопуляционных группировок (рис. 2.1.3), которые, в свою очередь, соответствуют четырём типам пространственно-этологической структуры поселений грызунов (Громов, 2005а, 2008).

Тип I – система обособленных индивидуальных участков обитания: у взрослых особей одного пола участки, как правило, разобщены в пространстве, но участки самцов и самок перекрываются, так что степень их индивидуализации по отношению к некоторым особям противоположного пола относительно низка. Взаимодействия половых партнёров ограничиваются периодом спариваний, и по окончании сезона размножения связь самцов с самками ослабевает. Взрослые особи живут обособленно, их участки распределены в пространстве относительно диффузно, а неравномерность распределения участков (если таковая обнаруживается) обусловлена, скорее, особенностями рельефа и мозаичностью в распределении кормовых ресурсов, чем социальными связями. У некоторых видов в репродуктивный период формируются временные агрегации самцов с частично перекрывающимися участками, совпадающими с гнездовыми участками рецептивных са-

мок. Такие агрегации нестабильны и распадаются в конце сезона размножения. Стратегия размножения – промискуитет или полигиния. В отсутствие прочных парных связей самки выращивают потомство без участия самцов. Расселение молодняка происходит вскоре после окончания периода молочного вскармливания.

Тип II – система относительно устойчивых агрегаций взрослых разнополых особей с частично перекрывающимися участками обитания. В подобных агрегациях, называемых также *парцеллами* (Наумов, 1967, 1971), *демами* (Флинт, 1977; Евсиков и др., 2001), *ассоциациями* (Macdonald, 1981; Gromov et al., 2000) или *breeding colonies* (Bujalska, Saitoh, 2000), самки занимают относительно обособленные гнездовые участки, на которые накладываются обширные, взаимно перекрывающиеся участки обитания самцов. Самцы, входящие в состав агрегаций, конкурируют за самок, и у них устанавливаются отношения доминирования–подчинения. Доминанты, занявшие высшее положение в иерархии результате агрессивных взаимодействий с соперниками, обеспечивают себе преимущество в спаривании с самками. Стратегия размножения – промискуитет или полигиния, и каждая взрослая особь обычно спаривается с несколькими половыми партнёрами. Прочные парные связи отсутствуют, и самцы образуют временные альянсы с самками лишь на относительно короткий период. В отсутствие прочных парных связей самки выращивают потомство без участия самцов. Расселение молодняка происходит в короткие сроки по окончании периода молочного вскармливания. Как и у видов с пространственно-этологической структурой типа I, расселяющиеся молодые самки во многих случаях обосновываются вблизи материнского участка, благодаря чему образуются матрилинейные ассоциации особей, находящихся в близком родстве.

Тип III – слабо консолидированные семейные группы, нередко распадающиеся с окончанием репродуктивного периода. В таких семейных группах самец объединяется чаще с одной или двумя–тремя самками. Семейная пара занимает частично или полностью обобществленный участок обитания. Если в семейной группе присутствует не одна, а две или три самки, они могут либо сосуществовать на одном гнездовом участке, либо занимать обособленные охраняемые территории. Система спаривания весьма лабильна. У многих видов образуются моногамные пары, однако половые партнёры (особенно самцы) в сезон размножения спариваются с особями из соседних семейных групп. Поэтому, наряду с моногамией, отмечается полигиния, полиандрия и даже промискуитет. Молодняк относительно рано становится самостоятельным и расселяется в течение текущего сезона размножения. У ряда видов прослеживается отчётливая сезонная динамика в системе использования пространства с переходом от охраняемых семейно-групповых территорий в сезон размножения к агрегациям индивидуальных участков в зимний период. Взаимоотношения в семейных группах характеризуются толерантностью и относительно низкой частотой агрессивных взаимодействий. Иерархия внутри семьи выражена слабо и проявляется лишь в доминировании взрослых особей над молодыми.

Тип IV – структурированные семейные группы, в состав которых, помимо взрослых особей, входит до трёх–четырёх выводков молодых и полувзрослых особей. Характерной особенностью таких семейных групп является кооперация в различных формах деятельности, связанной, в частности, с фуражированием, охраной и/или запаховой маркировкой территории. Охраняемые семейно-групповые участки обособлены от других подобных им образований; напротив, пространство в пределах семейно-группового участка полностью обобществлено, за исключением тех ситуаций, когда в семейной группе имеются размножающиеся самки, занимающие отдельные гнездовые территории. Система спаривания весьма лабильна. У многих видов образуются моногамные пары, однако постоянные половые партнёры в сезон размножения могут спариваться с особями из других семейных групп. Поэтому, наряду с моногамией, отмечаются факультативная полигиния и полиандрия. В связи с этим под моногамией у грызунов во многих случаях следует понимать не систему спаривания, а прочную социальную связь (союз) партнёров. Прочность парных связей у видов с пространственно-этологической структурой рассматриваемого типа наиболее высока. Для эусоциальных видов грызунов (см. ниже), также относящихся к этой категории, характерна либо моногамия, либо полиандрия. Характерной чертой репродуктивной биологии видов со структурированными семейными группами является дифференцированное размножение: потомство приносят только особи–основатели семейных групп. У большинства видов взрослые самцы и полувзрослые особи проявляют как прямую, так и косвенную заботу о детёнышах. Размножение молодняка, пока таковой остаётся в составе семейных групп, подавлено даже в том случае, если молодые особи достигают возраста половой зрелости. Молодые зверьки из первых выводков могут частично выселяться из семейных групп в течение текущего сезона размножения, но более поздние выводки остаются на зимовку с особями–родителями и расселяются с началом весеннего размножения либо позже. У ряда видов крупных грызунов, таких как сурки (*Marmota olympus*, *M. sibirica*, *M. menzbieri* и другие) или бобры (*Castor fiber*, *C. canadensis*) молодняк расселяется на втором, а и иногда даже на третьем или четвёртом году жизни (Bradt, 1938; Willson, 1971; Barash, 1973a; Сунцов, 1981; Машкин, 1983; Жарков, Соколов, 1967; Richar, 1970; Дежкин и др., 1986). Для структурированных семейных групп характерна наиболее сложная социальная организация. Хорошо развиты интеграционные формы поведения, способствующие увеличению сплочённости членов семейных групп – груминг, скучивание, другие аффилиативные взаимодействия, а также акустическая сигнализация и запаховая маркировка. Социальная организация семейных групп отражает, скорее, не ранговое положение особей, а их функциональные роли. Основатели семьи, в особенности самцы, наиболее активны в маркировке и охране территории. В случае их гибели эти функции переходят к взрослым самкам или перераспределяются между полувзрослыми особями. У эусоциальных видов специализация, связанная с распределением поведенческих ролей, выражена в наибольшей степени.

Ниже приведены более подробные характеристики некоторых видов грызунов с соответствующими типами пространственно-этологической структуры.

2.1.1. Виды с пространственно-этологической структурой типа I

Один из таких видов – лесной сурок, *Marmota monax*. Его поселения чаще всего встречаются в равнинной или холмистой местности с сельскохозяйственными угодьями и вблизи лесных опушек во многих провинциях Канады и на северо-востоке США (Varash, 1974). Для лесного сурка характерен самый продолжительный среди зимоспящих видов период наземной активности – с марта по октябрь (в общей сложности около 9 месяцев). Вышедшие из спячки сурки появляются на поверхности в начале марта. Вскоре после этого начинается спаривание, а первые выводки рождаются в апреле. Длительность беременности составляет 31 день (Hoyt., Hoyt, 1950). Число детёнышей в выводках относительно невелико – от 3 до 4, в среднем 3.75 (de Vos, Gillespie, 1960). Период молочного вскармливания длится 40-48 дней. Молодые особи расселяются в конце мая – начале июня и переходят к самостоятельному существованию. Часть молодых самок приносит потомство уже в текущем году до начала зимней спячки (Snyder, Christian, 1960).

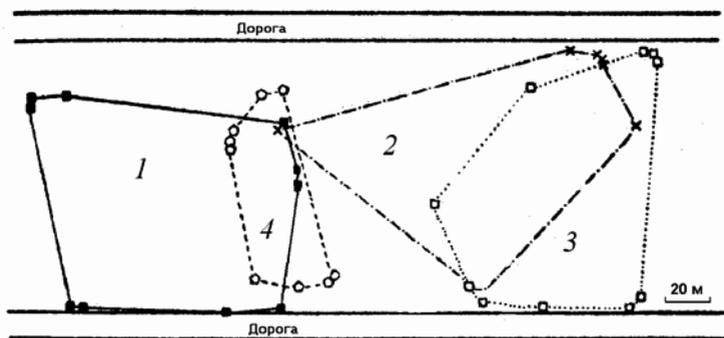


Рис. 2.1.1.1. Участки обитания двух взрослых самок (1, 2), взрослого (3) и полу-взрослого (4) самцов в одном из поселений лесного сурка, *Marmota monax* (по: Bronson, 1964).

Взрослые особи этого вида занимают индивидуальные, неохранные участки обитания, которые располагаются обособленно один от другого, либо частично перекрываются, причём преимущественно у особей противоположного пола (рис. 2.1.1.1). Размеры участка обитания зависят от его расположения и обилия кормовой растительности. В оптимальных биотопах площадь участков минимальна. В течение сезона наземной активности, а

также на протяжении всей жизни зверька участок обитания может смещаться на значительное расстояние (de Vos, Gillespie, 1960).

Участки взрослых особей одного пола, как правило, не перекрываются. Наибольшая степень перекрывания участков, составляющая в среднем 37%, отмечается у особей противоположного пола, а также в тех случаях, когда участки взрослых особей совпадают с участками полувзрослых особей, вышедших из нор после первой зимней спячки (de Vos, Gillespie, 1960; Bronson, 1963, 1964).

На участке обитания взрослой особи располагается одна гнездовая нора либо система из нескольких нор (рис. 2.1.1.2). Наблюдения показывают, что расстояние между центрами активности особей-соседей составляет в среднем 130 м (Bronson, 1964). Резиденты агрессивно реагируют на своих ближайших соседей, а также мигрантов любого пола и возраста. Миролюбивые взаимодействия отмечаются преимущественно между самцами и самками в период спариваний (март–апрель), а также у самок с детёнышами в период молочного вскармливания (май–июнь). Следует, однако, отметить, что частота агонистических контактов между взрослыми особями вне периода спариваний относительно невелика и составляет в среднем 1 контакт в сутки в расчёте на одну особь.

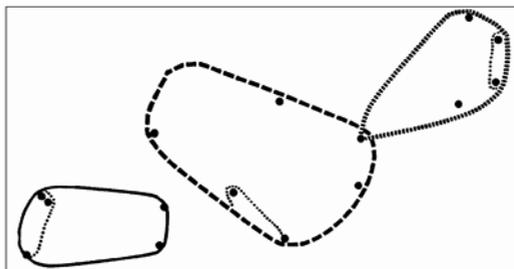


Рис. 2.1.1.2. Участки обитания трёх взрослых самок лесного сурка, *Marmota monax*, на территории одной из сельскохозяйственных ферм в штате Онтарио (США) в период расселения молодняка (май–июнь). Мелким пунктиром выделены зоны активности самок в период беременности и вскармливания молодняка (март–апрель) (по: de Vos, Gillespie, 1960).

Во взаимодействиях между взрослыми партнёрами преобладают агрессивные элементы поведения, среди которых чаще отмечаются преследования (40.1%), а также угрожающие позы и избегание контактов (в сумме 19.7%). Преследование редко завершается прямым контактом партнёров, поэтому число особей со следами ранений в популяциях лесного сурка невелико и не превышает 4% (Bronson, 1964; Bailey, 1965). Максимальное число агонистических взаимодействий у взрослых самцов отмечается весной (в период спариваний), а к осени их частота, благодаря снижению уровня секреции андрогенов, заметно сокращается. У самок, в отличие от сам-

цов, пик агрессивности приходится на период выкармливания детёнышей (май–июнь). Молодняк, расселяющийся во второй половине лета, а также полувзрослые зверьки, пережившие первую зимовку, избегают контактировать с взрослыми особями и занимают подчинённое положение в поселениях лесного сурка. Границы участков обитания сеголеток и годовалых особей нередко смещаются из-за агрессивных конфликтов с взрослыми сородичами (Bronson, 1964).

Таким образом, пространственно-этологическая структура популяций лесного сурка характеризуется системой индивидуальных и в значительной мере обособленных участков обитания взрослых особей. Пространственная обособленность участков поддерживается за счёт проявления агрессии резидентами, изгоняющими своих соплеменников с занимаемого участка обитания независимо от пола и возраста последних. Патрулирование границ охраняемого участка с регулярными пограничными демонстрациями при встрече особей–соседей для лесного сурка не характерно. Прочные парные связи у этого вида отсутствуют. Временные ассоциации самцов и самок образуются только ранней весной, в период спариваний, а молодые особи покидают выводковые норы в раннем возрасте и расселяются до залегания в спячку.

Другой пример – тамарисковая, или гребенщикова, песчанка, *Meriones tamariscinus*, распространённая в полупустынях и пустынях Северо-Западного и Северного Прикаспия, Средней Азии и Северо-Западного Китая. Сезон размножения у этого вида довольно продолжительный – около восьми месяцев. Первые признаки половой активности отмечаются в конце февраля – начале марта. Беременные самки встречаются с марта по октябрь, но наиболее интенсивное размножение происходит в апреле–мае. Число эмбрионов у беременных самок варьирует от 1 до 10, в среднем 4.8 (Ралль, 1941; Воробей, 1987). Этот вид песчанок активен преимущественно ночью, хотя в некоторых случаях зверьки выходят на поверхность и в сумеречные часы (Карулин и др., 1979).

Пространственно-этологическую структуру поселений тамарисковой песчанки изучали в 1993-1998 гг. в Калмыкии. В связи с ночной активностью этого вида, данные о пространственной структуре элементарных внутрипопуляционных группировок получены методом повторных отловов на площадках мечения размером от 1.0 до 7.4 га (Громов, 2000, 2008).

В сентябре–октябре, т.е. в конце репродуктивного периода, взрослые особи занимают индивидуальные участки обитания, в большинстве случаев изолированные от участков других особей того же пола, реже – перекрывающиеся в той или иной степени (рис. 2.1.1.3). Незначительное перекрывание или полное отсутствие такового наиболее типично для участков обитания, занимаемых перезимовавшими особями либо размножающимися сеголетками, в основном, самками, поскольку самцы практически не участвуют в размножении на первом году жизни.

Весной и летом, в период размножения, пространственная структура поселений тамарисковой песчанки претерпевает существенные изменения.

Участки обитания самок остаются в значительной степени разобщенными, тогда как участки взрослых самцов, напротив, могут широко перекрываться, при этом доля перекрывания превышает 50%. Участки некоторых взрослых самок могут образовывать локальные агрегации (рис. 2.1.1.4, Б), вблизи которых группируются участки самцов, как, например, на площадке мечения весной 1994 г. (рис. 2.1.1.4, А).

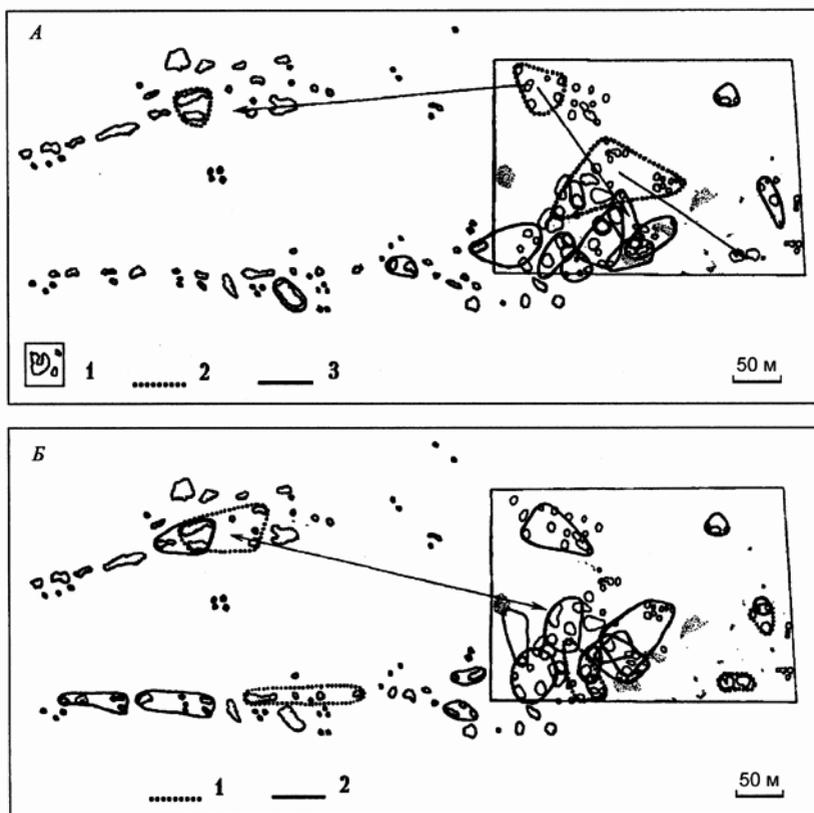


Рис. 2.1.1.3. Участки обитания самцов (А) и самок (Б) тамарисковой песчанки, *Meriones tamariscinus*, на площадке мечения и прилегающей к ней территории в осенний период. 1 – песчаные бугры с кустами тамарикса, 2 – участки перезимовавших особей, 3 – участки сеголеток. Стрелками показаны выходы самцов и самок за пределы участков обитания.

Половозрелые самцы в период размножения широко перемещаются в пределах одного или нескольких локальных поселений в поисках рецептивных самок, так что определить размеры их участков обитания не представляется возможным. В этом случае использовали такой показатель, как рас-

стояние между крайними точками отлова особей (range length, RL). В период спариваний (май–июнь) величина RL у самцов составляла в среднем 336 ± 59 м ($n = 10$). По окончании периода размножения активность самцов снижалась, и величина RL уменьшалась вдвое (165 ± 45 м, $n = 8$).

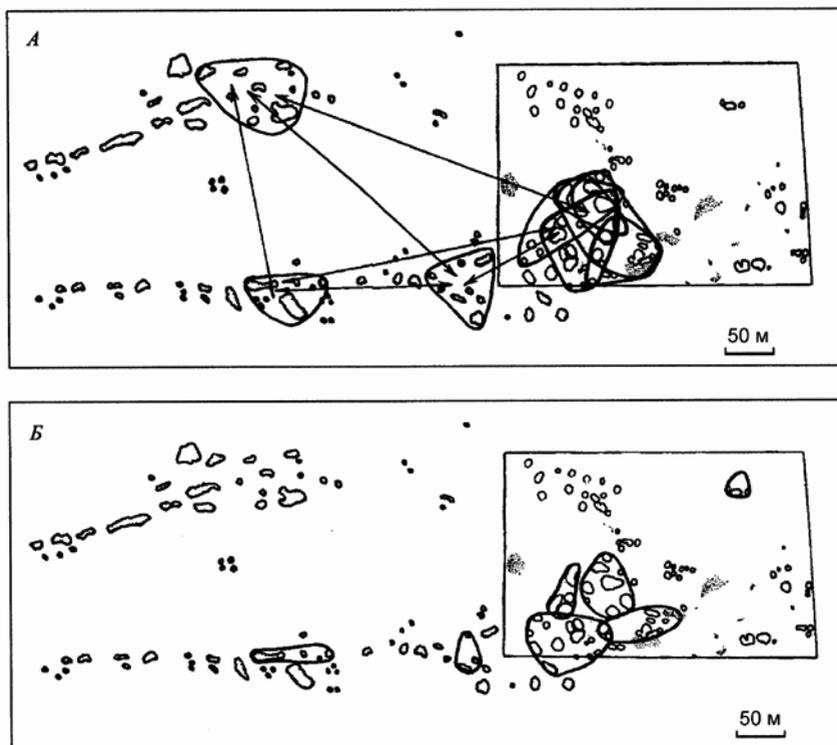


Рис. 2.1.1.4. Участки обитания перезимовавших самцов (А) и самок (Б) тamarисковой песчанки, *Meriones tamariscinus*, на площадке мечения и прилегающей территории в весенне-летний период. Стрелками показаны перемещения самцов. Обозначения как на рис. 2.1.1.3.

Самки менее подвижны, чем самцы, особенно в период выкармливания детёнышей, и площадь их участков обитания среди зарослей тамариска (при относительно низкой плотности населения) составляла 2267 ± 332 м² ($n = 12$). На грядово-бугристых песках (в поселениях с более высокой плотностью) взрослые самки занимали существенно меньшие участки обитания, площадь которых в среднем составляла 1012 ± 113 м² ($n = 8$). Таким образом, величина участков обитания самок находилась в обратно пропорциональной зависимости от локальной плотности населения.

Длительные наблюдения позволили обнаружить явление своеобразного "дрейфа" (смещения) участков обитания у взрослых и молодых особей, происходящего от сезона к сезону, а также в более короткие сроки, например, в течение нескольких дней. У взрослых самцов весенний "дрейф" участков обитания приурочен к периоду размножения, когда они образуют временные агрегации вблизи участков рецептивных самок. К осени временные агрегации самцов распадаются, и, соответственно, наблюдается "возвратный дрейф". В период спариваний у некоторых самцов зарегистрированы значительные перемещения как в пределах площадки мечения, так и вне её границ: они регулярно попадались в ловушки на расстоянии 200-300 м от основных центров активности, а один самец был пойман в 860 м от своего постоянного участка обитания.

Таким образом, в популяциях тамарисковой песчанки отчётливо прослеживается сезонная динамика агрегированности самцов, которые в период размножения сосредотачиваются вблизи участков взрослых размножающихся самок, а с окончанием репродуктивного сезона занимают территориально обособленные участки обитания.

Наблюдения в вольерах показали, что в сезон размножения взаимодействия между самками были преимущественно агонистическими и составляли в сумме 92.5% от их общего числа ($n = 54$). Можно предположить, что именно агрессивные взаимодействия обуславливают пространственное разобщение участков обитания самок. У самцов, конкурирующих за самок, регулярные агонистические контакты, составлявшие в сумме 84.9% от их общего числа ($n = 323$), приводили не к обособлению участков обитания, а к формированию отношений доминирования–подчинения. Что касается взаимодействий между разнополыми особями, то они также были преимущественно агонистическими, и доля соответствующих контактов составляла 68.0% от их общего числа ($n = 859$). Таким образом, взаимоотношения взрослых особей этого вида в сезон размножения можно назвать антагонистическими (Громов, 2000, 2008).

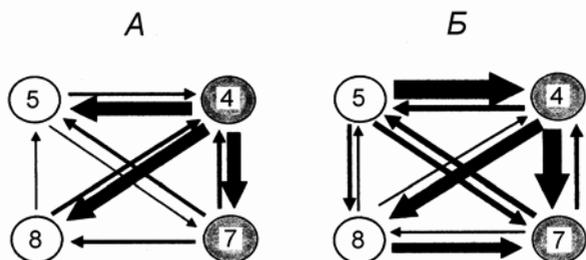


Рис. 2.1.1.5. Социограммы взаимодействий особей в одной из вольерных группировок тамарисковой песчанки, *Meriones tamariscinus*, в репродуктивный период. Взаимодействия: А – миролюбивые ($n = 121$), Б – агрессивные ($n = 323$). Самцы выделены серым цветом. Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных актов.

На рис. 2.1.1.5 показаны социограммы взаимодействий самцов и самок тамарисковой песчанки в одной из вольерных группировок в репродуктивный период. В состав группировки входили два взрослых самца (№4 и №7) и две взрослых самки (№5 и №8) Миролюбивые взаимодействия регулярно отмечались у самцов, а также в разнополых диадах; у самок зарегистрирован лишь один миролюбивый контакт (рис. 2.1.1.5, А).

Активность одного из самцов (№4) была более высокой, о чём свидетельствует толщина соответствующих стрелок; второй самец (№7) гораздо реже контактировал с самками. Агрессивные взаимодействия между самцами были асимметричными (рис. 2.1.1.5, Б), указывая на то, что самец №4 доминировал над самцом №7. Агрессивные контакты с самками чаще отмечались также у самца–доминанта.

Ещё один вид, относящийся к этой категории – дневная песчанка, *Psammotomys obesus*, распространённая в пустынях и полупустынях на севере Африки, в Израиле и Саудовской Аравии. Как следует из названия, дневная песчанка активна в светлое время суток. Пространственная структура поселений этого вида характеризуется тем, что заметное перекрытие участков обитания обнаруживается только у самцов в период размножения, тогда как участки самок во все сезоны года располагаются обособленно один от другого (Daly, Daly, 1974, 1975b; Gromov, 2001). В поселениях дневной песчанки в Алжирской Сахаре при относительно разреженном распределении кормовой растительности отмечено регулярное (еженедельное) смещение участков обитания самок, переселявшихся из одной норы в другую по мере выедания наиболее предпочитаемых кормовых растений (*Suaeda mollis* и *Traganum nudatum*). При этом дистанция перемещения достигала 30 м. Аналогичное, но менее регулярное смещение центров активности отмечено и у самцов (Daly, Daly, 1973, 1975a). В пустыне Негев (Израиль) при обилии кормов расположение участков обитания взрослых особей не менялось на протяжении двух месяцев наблюдений (Gromov, 2001).

Взрослые самцы в период размножения широко перемещаются в пределах одного или нескольких локальных поселений в поисках контактов с рецептивными самками. По-видимому, стратегия поведения наиболее активных самцов в этот период заключается в использовании одновременно (или последовательно) нескольких, в той или иной степени удалённых друг от друга, локусов ("зон активности"), связанных с участками рецептивных самок. Самцы время от времени появляются то на одном, то на другом участке, обеспечивая себе максимально возможное количество контактов с самками. В связи с регулярными перемещениями самцов оценка площади их участков обитания оказалась весьма затруднительной, и вместо неё использован показатель, характеризующий расстояние между крайними точками поимок или визуальных регистраций особи (RL). В пустыне Негев для взрослых самцов в конце сезона размножения (октябрь–ноябрь) $RL_{cp} = 84 \pm 13$ м (Gromov, 2001). По данным других авторов (Daly, Daly, 1975a), с декабря по апрель, т.е. в период, захватывающий начало сезона размножения, этот показатель у самцов был вдвое выше – в среднем 190 м.

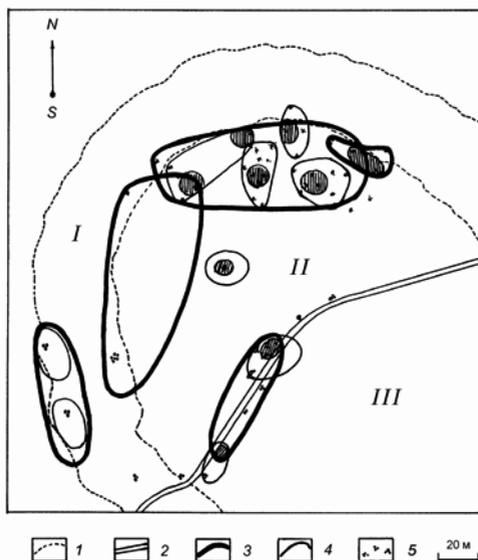


Рис. 2.1.1.6. Границы индивидуальных участков в поселении дневной песчанки, *Psammomys obesus* (Негев, Израиль, 1997 г.). I – сухое русло реки, II – терраса, III – склон холма, 1 – границы растительности в сухом русле реки, 2 – грунтовая дорога, пересекающая террасу, 3 – участки самцов, 4 – участки самок (заштрихованы “ядра” участков), 5 – выходные отверстия нор.

Распределение индивидуальных участков в одном из поселений дневной песчанки в пустыне Неgev, показано на рис. 2.1.1.6. Данные получены при наблюдениях за мечеными особями в октябре-ноябре 1997 г. (Gromov, 2001). В этот период ещё отмечались спаривания, и участки обитания большинства взрослых самцов перекрывали участки двух и более самок. Самки занимали обособленные гнездовые участки, располагавшиеся порой на значительном расстоянии один от другого.

Обособленность участков обитания объясняется, прежде всего, антагонистическими отношениями между особями одного пола, хотя прямые взаимодействия между ними отмечались крайне редко. За два месяца наблюдений в пустыне Неgev (Gromov, 2001) зарегистрировано лишь два прямых контакта между самками (атака и избегание) и девять контактов (обнюхивание и боковые стойки угрозы) между двумя самцами, которые, скорее всего, находились в родственных отношениях (отец с сыном либо сибсы).

По данным других авторов (Daly, Daly, 1975a), за 1100 часов наблюдений в течение пяти месяцев зарегистрировано всего два контакта между взрослыми самцами и ни одного контакта между самками. Агрессивные взаимодействия между взрослыми особями, скорее всего, происходят на начальном этапе распределения участков обитания. Впоследствии про-

пространственная сегрегация поддерживается за счёт взаимного избегания и запаховой маркировки территории, а прямые контакты между особями-соседями становятся редкими. В отличие от особей одного пола, взаимодействия между самцами и самками были регулярными и, в целом, агонистическими: доля агрессивных и ритуализованных контактов составила 48.9% от их общего числа ($n = 178$). Расселение молодняка у дневной песчанки происходит вскоре после его выхода из выводковых нор (Gromov, 2001).

Обобщая характеристики пространственно-этологической структуры у рассматриваемой категории видов, следует, прежде всего, указать на преимущественно агрессивный характер взаимодействий не только между особями одного пола, но и между разнополыми партнёрами. Обострённая внутривидовая конкуренция за кормовые и защитные ресурсы, характерная для этих видов, приводит к тому, что каждая взрослая особь занимает обособленный участок обитания с высокой (иногда даже абсолютной) степенью его монополизации благодаря охране границ или, по крайней мере, “ядра” участка. У некоторых видов пространственная сегрегация взрослых особей, вероятнее всего, достигается за счёт взаимного избегания сородичей, чему способствует и запаховая маркировка участков обитания.

Систему взаимоотношений между взрослыми особями в целом можно отнести к разряду территориального доминирования. При таком типе взаимоотношений асимметрия взаимодействий проявляется слабо: каждая особь одерживает верх над всеми другими в пределах своего участка обитания (либо “ядра” участка), но превращается в преследуемую за его пределами. В популяциях некоторых видов (например, *Marmota monax*) особи, занимающие оптимальные участки обитания, доминируют (одерживают верх в схватках) над нетерриториальными особями в сезон размножения. Доминанты, как правило, относятся к старшей возрастной категории и получают преимущество в спариваниях с самками.

Однако возрастное доминирование проявляется относительно редко. Гораздо чаще среди самцов, конкурирующих за самок в сезон размножения, формируется иерархия доминирования, и самцы-доминанты обеспечивают себе преимущество в контактах с рецептивными самками. Подчинённые самцы также могут достаточно успешно спариваться с самками, если доминирующий самец, занятый преследованием своих соперников, не способен находиться рядом с самкой постоянно. Характерной особенностью иерархии доминирования у рассматриваемой категории видов является её непостоянство, и порядок доминирования во временных группировках (агрегациях) самцов, формирующихся в период спариваний, меняется при смене их состава. Временные агрегации самцов распадаются сразу после окончания периода спариваний.

Стратегия размножения у видов, относящихся к рассматриваемой категории, – промискуитет или полигиния, и каждая взрослая особь может спариваться с несколькими половыми партнёрами. В связи с этим прочные парные связи отсутствуют, и самцы образуют временные альянсы с самками лишь на короткий период – от нескольких часов до нескольких суток. Даже

в тех случаях, когда обнаруживается постоянство в расположении перекрывающихся участков обитания некоторых самцов и самок, половые партнёры используют разные убежища и редко контактируют друг с другом вне периода спариваний. При отсутствии прочных парных связей самки выращивают потомство без участия самцов.

Важной особенностью пространственно-этологической структуры поселений многих условно одиночных видов служит наличие отчётливо выраженной сезонной динамики в системе использования пространства. В репродуктивный период у ряда видов отмечается увеличение степени агрегированности участков обитания взрослых особей, прежде всего разнополых партнёров. Этот процесс сопровождается, с одной стороны, увеличением площади участков самцов, а, с другой стороны, – снижением числа агрессивных контактов между половыми партнёрами. Для некоторых видов (например, *Meriones tamariscinus*) характерно формирование временных агрегаций самцов вблизи участков рецептивных самок. С окончанием сезона размножения эти агрегации распадаются, и степень агрегированности особей снижается. В течение нерепродуктивного периода и взрослые, и молодые особи занимают обособленные или слабо перекрывающиеся участки обитания либо отдельные гнездовые норы (как, например, у зимоспящих видов). С началом очередного периода размножения цикл повторяется.

Ещё одной характерной особенностью пространственно-этологической структуры поселений условно одиночных видов является расселение молодняка практически сразу по завершении периода молочного вскармливания. У некоторых видов самка оставляет подросших детёнышей в старой норе, и перед появлением на свет очередного выводка переселяется в другую нору. Первый выводок некоторое время занимает покинутую самкой нору, а затем расселяется. У многих видов расселение молодняка происходит дифференцированно: молодые самцы, покидая выводковую нору, перемещаются на значительно большее расстояние, чем молодые самки, которые во многих случаях обосновываются вблизи материнского участка. Так формируются матрилинейные ассоциации самок, находящихся в близком родстве (материнско–дочерние и сестринские ассоциации). Подобная дифференциация расселения влияет на систему спариваний самцов с самками и общую репродуктивную стратегию вида.

2.1.2. Виды с пространственно-этологической структурой типа II

К этой категории видов относится, в частности, полуденная песчанка, *Meriones meridianus*, распространённая в засушливых районах Восточного Предкавказья, Нижнего Поволжья, Центральной Азии, Казахстана, Северо-Восточного Ирана, Северного Афганистана, Монголии и Северного Китая. Период размножения этого вида – с апреля по август. Внешние признаки готовности к весеннему размножению у самцов появляются на два месяца раньше, чем у самок. Перезимовавшие самки приносят от 2 до 4 помётов в год, самки–сеголетки – 1-2 помёта. Число детёнышей в выводках, в зависи-

мости от природных условий и возраста самок, варьирует в среднем от 2.9 до 4.1 (Ралль, 1940б; Петров, Шейкина, 1950; Мокроусов, 1977; Смирнов, 1979). Молодые особи после выхода из выводковой норы в течение нескольких дней остаются на участке обитания матери, занимая временные норы, а позднее расселяются (Веревкин, 1982).

Из элементов, формирующих пространственную структуру поселений полуденной песчанки, наиболее стабильными следует считать индивидуальные участки взрослых самок, которые охраняются ими от других особей того же пола (Веревкин, 1982). В зависимости от характера рельефа, распределения растительности и ряда других факторов, участки взрослых самок размещаются в пространстве либо относительно равномерно, либо образуют обособленные кластеры из двух-трёх или большего числа участков. На протяжении сезона размножения локализация в пространстве и конфигурация участков обитания самок меняется незначительно (Фенюк, Демяшев, 1936; Гамбарян и др., 1960; Веревкин, 1981, 1982; Шилова и др., 1983; Попов и др., 1989). Многолетние наблюдения свидетельствуют, что распределение участков обитания взрослых самок остаётся постоянным не только в разные сезоны года, но и на протяжении ряда лет (Попов и др., 1989).

Площадь участков обитания взрослых самок относительно невелика и составляет в среднем от $330 \pm 49 \text{ м}^2$ (Калмыкия) до $2363 \pm 1150 \text{ м}^2$ (Каракумы) (Попов и др., 1989), и лишь в отдельных случаях достигает большей величины (Веревкин, 1981, 1982; Веревкин, Миронов, 1990). Взрослые самцы значительно подвижнее и занимают участки обитания с неохраемыми границами, площадь которых в 4-5 раз превышает размеры участков самок (Веревкин, 1981, 1982). В Калмыкии средняя площадь участков обитания самцов составляла $1053 \pm 220 \text{ м}^2$ (Попов и др., 1989), и степень их взаимного перекрывания была значительно больше, чем у самок (рис. 2.1.2.1).

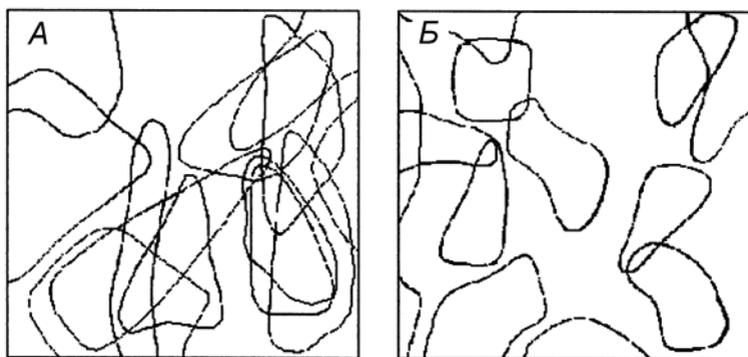


Рис. 2.1.2.1. Распределение индивидуальных участков обитания взрослых самцов (А) и самок (Б) полуденной песчанки, *Meriones meridianus*, на площадке мечения размером $100 \times 100 \text{ м}$ в апреле 1984 г. в Калмыкии (по: Чабовский, 1993).

Некоторые взрослые самцы используют сложные по конфигурации участки обитания, состоящих из двух-трёх разобщённых в пространстве частей (Чабовский, 1993).

Пространственное распределение участков обитания самцов и самок полуденной песчанки может быть относительно равномерным либо в той или иной степени агрегированным. Так, например, в Калмыкии в одном из поселений на территории заброшенной кошары все находившиеся под наблюдением самцы ($n = 28$) распределились по пяти агрегациям, связанным с пятью группировками самок. Число особей в агрегациях самцов варьировало от 4 до 7, а в группировках самок – от 2 до 9. Участок обитания каждого самца состоял из двух неравных по степени использования частей, а именно основной части, совпадающей с участками определённой группы самок, и относительно реже посещаемой периферии (Попов и др., 1989).

В естественных условиях большинство самок монополизирует более половины площади своих участков обитания (Веревкин, 1981, 1982; Веревкин, Миронов, 1988; Попов и др., 1989), тогда как самцы занимают участки, перекрывающиеся одновременно и практически полностью с двумя-тремя участками соседей того же пола (Чабовский, 1993). Таким образом, для самок полуденной песчанки характерна высокая степень индивидуализации участков обитания, самцы же монополизируют пространство в значительно меньшей степени.

Наблюдения за вольерными группировками, в состав которых входили не менее трёх самцов и трёх самок, показали, что половые различия в характере использования пространства у взрослых особей этого вида проявляются и в условиях достаточно больших вольер площадью 400 м² (Громов, Воробьева, 1995). Во взаимодействиях самок хорошо выражен взаимный антагонизм: 62% контактов от их общего числа ($n = 235$) между особями этого пола были агрессивными. Подобные отношения приводят к практически полному разобщению участков обитания. Однако у самцов, конкурирующих за самок, регулярные агонистические взаимодействия, составлявшие в сумме также значительную величину (47.0% от их общего числа, $n = 1189$), не приводят к обособлению их участков обитания. Что касается взаимодействий между особями противоположного пола, то они были преимущественно миролюбивыми: доля контактов подобного рода составляла 43% от их общего числа ($n = 2049$). Наряду с миролюбивыми, отмечены и агрессивные контакты (27.6%). Таким образом, взаимоотношения между особями одного пола в сезон размножения основаны на взаимном антагонизме, тогда как взаимодействия разнополых особей можно назвать умеренно толерантными (Громов, 2000, 2008).

Агрессивные взаимодействия самок характеризуются относительно низкой степенью асимметрии, и это вполне согласуется с системой их взаимоотношений, которую можно обозначить как территориальное доминирование. Напротив, агонистические взаимодействия самцов отличаются высокой степенью асимметрии, и это указывает на формирование иерархии доминирования в агрегациях самцов.

На рис. 2.1.2.2 показаны социограммы миролюбивых и агрессивных взаимодействий между особями в одной из вольерных группировок, в состав которой входили три самца (*№2*, *№4*, *№35*) и три самки (*№1*, *№3*, *№14*).

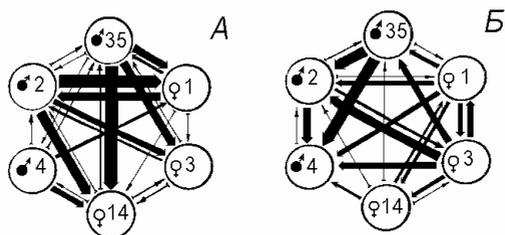


Рис. 2.1.2.2. Социограммы взаимодействий самцов и самок в вольерной группировке полуденной песчанки, *Meriones meridianus*. Взаимодействия: А – миролюбивые ($n = 513$), Б – агрессивные ($n = 530$). Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных актов.

Анализ социограмм показывает, что миролюбивые взаимодействия между взрослыми разнополыми особями не относятся к категории эквипотенциальных (рис.2.1.2.2, А). В частности, самцы *№35* и *№2* активно контактировали с самками, а третий самец (*№4*), напротив, был относительно пассивен. Среди особей одного пола мирные взаимодействия были редкими. Число и адресация агрессивных актов (рис. 2.1.2.2, Б) свидетельствуют, что взаимодействия подобного рода чаще отмечаются между самцами, причём самец *№35* доминировал над двумя другими самцами, а самец *№2* доминировал над самцом *№4*. Такая структура взаимоотношений типична для линейной иерархии. У самок асимметрия агрессивных контактов практически не выражена, и это свидетельствует об эквипотенциальном характере их взаимодействий, соответствующих отношениям территориального доминирования. Иерархия доминирования обеспечивает высокоранговым самцам преимущество в доступе к рецептивным самкам и повышает их репродуктивный успех: наблюдения в вольерах показали, что в 75% случаев с самками спаривались самцы–доминанты и субдоминанты (Громов, 2000, 2008).

Расселение молодых особей у полуденной песчанки происходит в короткие сроки: уже через две недели после выхода молодняка из выводковых нор на гнездовых участках самок остаются единичные молодые особи (Чабовский, 1993). Расселяющиеся молодые зверьки занимают индивидуальные участки обитания, и это свидетельствует о преобладании тенденции пространственной сегрегации, основанной, по всей видимости, на низкой толерантности молодых особей друг к другу.

Пространственная сегрегация взрослых особей, наиболее отчетливо выраженная в репродуктивный период, в конце сезона размножения ослабевает.

ет и, более того, сменяется противоположной тенденцией формирования агрегаций. В осенне-зимний период полуденные песчанки собираются группами по пять и более особей в зимовочных норах (Ралль, 1940а; Папаян, 1966; Веревкин, Миронов, 1989). Зимовочные группировки, состоящие из разновозрастных, преимущественно неродственных разнополюх особей, занимают относительно небольшие, совместно используемые участки обитания площадью 300–400 м², на которых располагается одна главная нора.

Ещё один вид, относящийся к этой категории – песчанка Вагнера, *Gerbillus dasyurus*, обитающая в песчаных и каменистых пустынях Западной Индии, Ирака, Саудовской Аравии, Израиля, Египта, Ливии и Алжира. Наблюдения, проведённые в 1997 г. в пустыне Негев (Израиль) на площадке мечения размером 1.25 га показали, что участки обитания самок этого вида невелики, и площадь их в среднем составляет 423 ± 45 м² (рис. 2.1.2.3). Участки самцов значительно крупнее – в среднем 862 ± 142 м² (Gromov et al., 1999, 2000). Степень монополизации пространства у всех находившихся под наблюдением особей была относительно высокой, что свидетельствует о тенденции пространственной сегрегации, исключаяющей для этого вида возможность формирования замкнутых группировок, образующихся на родственной основе, таких, например, как семейные группы.

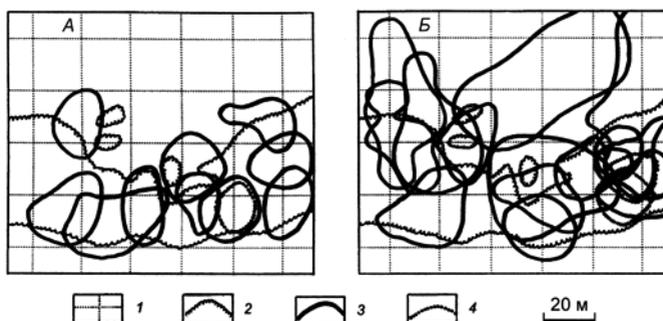


Рис. 2.1.2.3. Пространственное распределение участков обитания самок (А) и самцов (Б) песчанки Вагнера, *Gerbillus dasyurus*, на площадке мечения размером 1.25 га в октябре–ноябре 1997 г. (пустыня Негев, Израиль). 1 – разметка площадки, 2 – граница кустарниковой растительности в сухом русле реки, 3 – границы участков взрослых особей, 4 – участки полувзрослых особей.

В поселениях песчанки Вагнера, как и у полуденной песчанки, обнаруживаются относительно обособленные агрегации из нескольких участков обитания взрослых самцов, перекрывающих участки двух-трёх или большего числа размножающихся самок. Во многих случаях подобные агрегации легко вычленил благодаря крайне неравномерному распределению особей, особенно при низкой локальной плотности населения. В других случаях выделению агрегаций помогает компьютерная обработка данных.

На рис. 2.1.2.4 показано распределение контуров плотности точек регистраций особей, чьи участки изображены на рис. 2.1.2.3. Распределение самок характеризуется большей равномерностью в сравнении с распределением самцов. Последние сгруппировались в три отчётливо выраженных кластера, и на этом основании можно говорить о существовании трёх относительно изолированных агрегаций особей этого пола, связанных с участками обитания самок.

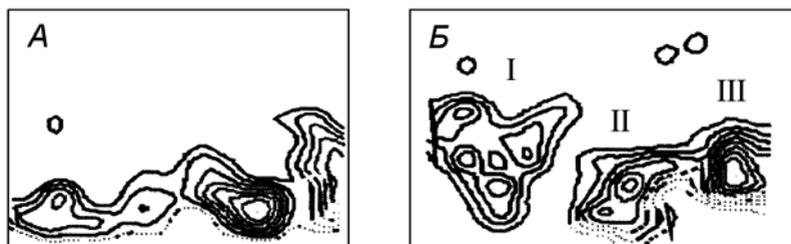


Рис. 2.1.2.4. Распределение контуров плотности регистраций самок (А) и самцов (Б) песчанки Вагнера, *Gerbillus dasyurus*, на площадке мечения (данные обработаны с помощью программы Home Ranger). I, II, III – кластеры распределения самцов.

Степень монополизации участков обитания самцов в пределах любой агрегации была ниже, чем у особей из разных агрегаций. У самок степень индивидуализации участков обитания была одинаково высокой вне зависимости от их принадлежности к той или иной агрегации. В пределах площадки наблюдений выделялись три относительно изолированные в пространстве агрегации, в состав которых входили от 3 до 5 самцов и по 3-4 самки. Некоторые взрослые особи не принадлежали ни к одной из этих агрегаций и занимали обособленные участки обитания (Gromov et al., 1999, 2000).

Ещё один пример вида с подобным же типом пространственно-этологической структуры – рыжая полёвка, *Clethrionomys glareolus*, распространённая в лесной зоне европейского континента, Урала и Западной Сибири. В репродуктивный период (с конца марта до середины октября) взрослые самки этого вида живут оседло и занимают обособленные участки обитания. Взрослые самцы в сезон размножения более подвижны, их участки широко перекрываются между собой, а также с участками обитания взрослых самок (Наумов, 1951; Mazurkiewicz, 1971; Миронов, 1979, 1982; Vujalska, 1985; Bondrup-Nielsen, Ims, 1986; Vujalska, Saitoh, 2000).

В сезон размножения участки обитания самок занимают площадь от 33 до 1323 м², а участки самцов – от 83 до 3260 м² (Наумов, 1951; Никитина, 1972; Миронов, 1979; 2003; Жигарев, 2004). Выявлены сезонные изменения размеров участков обитания с увеличением их площади от весны к лету: у самок средние значения составляли в апреле 147 м², в июле 387 м²; у самцов, соответственно, 516 и 1800 м² (Миронов, 1979, 2003). В целом, размеры

участков обитания самцов в репродуктивный период в 2-3 раза превышают размеры участков самок. По завершении сезона размножения площадь участков самцов существенно сокращается (в среднем до 59 м²), тогда как у самок остаётся почти без изменений (в среднем 191 м²) (Миронов, 1979, 2003; Чистова, 1998). Выявлена положительная корреляция размеров участка обитания самки с величиной её выводка (Marpes et al., 1995).

Взрослые особи, как правило, живут оседло – смещение центров их активности за сезон размножения не превышает 15-20 м у самок и 30-40 м у самцов, что значительно меньше линейных размеров участков обитания (Чистова, 1998). Оседлый образ жизни характерен для этого вида и в зимний период, а также в начале весны (Ильенко, Зубчанинова, 1963).

Один из примеров распределения участков обитания взрослых самок в сезон размножения показан на рис. 2.1.2.5. Доля перекрытия соседних участков не превышала 10% (Наумов, 1951). По другим данным, доля совместно используемой площади участков взрослых самок при изменении плотности населения может варьировать от 12 до 18%.

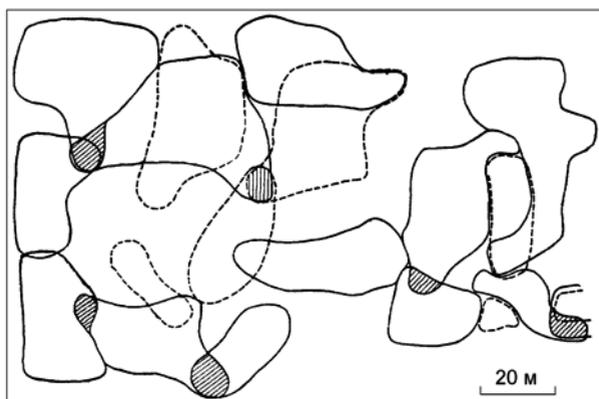


Рис. 2.1.2.5. Распределение участков обитания самок рыжей полёвки, *Clethrionomys glareolus*, на площадке мечения размером 1.2 га летом 1948 г. в Московской области. Сплошные линии – границы участков перезимовавших самок, штриховые линии – границы участков взрослых и полувзрослых самок первого весеннего выводка. Заштрихованы области перекрытия участков зверьков, относящихся к одной возрастной категории (по: Наумов, 1951, с изменениями).

Слабое перекрытие участков обитания самок указывает на высокую степень их монополизации, которая обеспечивается активной охраной территории: самки агрессивно реагируют не только на других взрослых особей своего пола, но и на самцов, за исключением периодов эструса (Миронов, 1979, 1982). Охраняемые участки обитания (территории) взрослых самок составляют основу пространственной организации поселений рыжей полёвки.

ки и предопределяют размещение участков обитания взрослых самцов и молодых особей.

Взрослые самцы в репродуктивный период очень подвижны, их участки обитания широко перекрываются между собой и накладываются на участки нескольких самок (рис. 2.1.2.6). Как показывают наблюдения, взрослый самец некоторое время держится на участке одной взрослой самки, а затем переходит к следующей, последовательно перемещаясь от одного локуса к другому в пределах своего обширного участка обитания. Гнездовая нора самца располагается отдельно от гнездовых нор самок (Наумов, 1951). Подобная стратегия поведения обеспечивает им возможность спариваться с наибольшим, по возможности, числом самок. В период спариваний на участке одной репродуктивной самки одновременно собираются 3-4 самца (Мионов, 1979; Иванкина, 1986), а при высокой плотности населения – до 12 самцов (Чистова, Осипова, 2005).

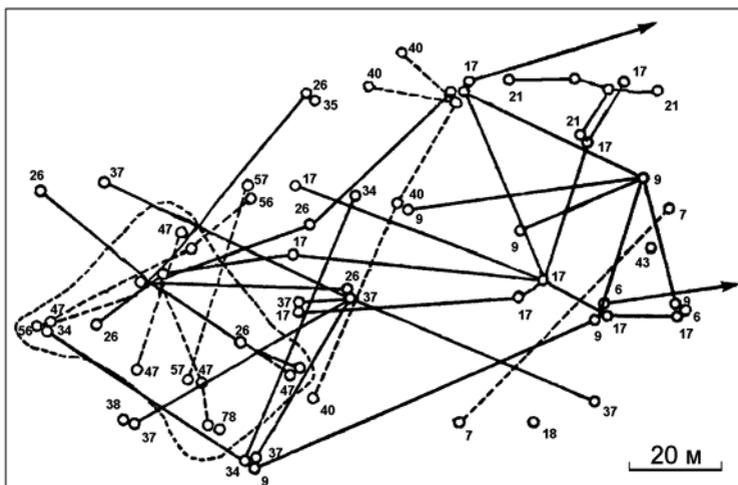


Рис. 2.1.2.6. Схема поимок (отмечены кружками) и перемещений (сплошные и штриховые линии) взрослых самцов рыжей полёвки, *Clethrionomys glareolus*, на площадке мечения размером 1.2 га, позволяющая судить об их пространственном распределении и размерах участков обитания. Цифрами указаны номера зверьков (по: Наумов, 1951, с изменениями).

Исход взаимодействий между самцами позволяет судить об их иерархическом статусе. Во многих случаях, если самка находится на участке одного из самцов, он преследует других особей своего пола, защищая, тем самым, “право” на обладание самкой. В связи с этим правомерно говорить о территориальном поведении самцов, однако они охраняют не весь участок обита-

ния, а лишь часть территории, где в данный момент находится самка. Установлено, что иерархический статус самца, определяемый по числу побед в схватках с соперниками, не влияет на его репродуктивный успех, оцениваемый по числу копуляций (Миронов, 1982). Доминирующий самец активно преследует своих конкурентов и поэтому вынужден оставлять самку на довольно продолжительный период времени (до получаса). В его отсутствие с самкой могут спариваться низкоранговые самцы.

Самка спаривается с самцами, собравшимися на её участке, в течение двух-трёх дней. Затем она изгоняет самцов со своей территории, и те отправляются на поиски других рецептивных самок (Миронов, 1979, 1982).

Участки обитания молодых самцов и самок в значительной степени перекрываются с участками взрослых самок, как правило, их матерей (Наумов, 1951). Неполовозрелые особи нередко объединяются во временные группировки, совместно использующие один общий участок обитания с гнездовой норой и прилегающей к ней территорией. Участок, занимаемый группировкой сеголеток, располагается обычно вне пределов “ядер” участков обитания взрослых особей. Его площадь составляет в среднем 300 м², тогда как площадь индивидуальных участков молодых особей – 150 м² (Миронов, 1979). По мере роста молодых зверьков их участки обитания увеличиваются в размерах (Наумов, 1951). Распад агрегаций молодых особей начинается с выселения самок в возрасте 30-40 дней, когда они уже готовы приступить к размножению. Молодые самки расселяются обычно на расстояние до 200 м от материнского участка и занимают свободную территорию на стыке индивидуальных участков взрослых самок. Дистанция расселения и плотность популяции находятся в обратно пропорциональной зависимости (Чистова, 1998).

Период молочного вскармливания детёнышей у рыжей полёвки составляет 18-20 дней, после чего самка оставляет выводок и перебирается в другую гнездовую нору перед рождением следующего выводка. В некоторых случаях гнездовую нору покидает не самка, а молодые зверьки, и стимулирует их к этому агрессивное поведение матери, начинающей преследовать молодняк первого выводка (Чистова, 1998). Самка после рождения второго выводка не проявляет никакой заботы о детёнышах из первого выводка и обычно агрессивно реагирует на их приближение (Миронов, 1976).

Таким образом, в репродуктивный период в поселениях рыжей полёвки формируются три типа элементарных группировок: (1) агрегации взрослых размножающихся особей, в состав которых входят до 6 территориальных самок и до 8 самцов, объединяющихся в так называемые кланы; (2) простые семьи – кормящие самки с детёнышами в возрасте до 20-25 дней; (3) выводковые группы, составляющие основу зимовочных агрегаций (Миронов, 1979; Чистова, 1998; Bujalska, Saitoh, 2000). Образование агрегаций в зимний период сопряжено с изменениями в поведении зверьков: благодаря гормональной перестройке, у них повышается толерантность к сородичам и появляется стремление к скупиванию (Гергилевич, 1970; Ylönen, Viitala, 1985).

В зимний период индивидуальные участки и взрослых, и молодых особей значительно перекрываются (Ильенко, Зубчанинова, 1963). В относительно мягких климатических условиях и при обилии кормов размножение в популяциях рыжей полёвки не прекращается и зимой, при этом доля размножающихся особей достигает 38%. Число детёнышей в выводках, рождённых зимой, относительно невелико – в среднем 3.6 (Zejda, 1962). В популяциях с зимним размножением сохраняется территориальная обособленность самок и поддерживается относительно высокий уровень агрессивности во взаимодействиях между ними.

Непосредственные наблюдения в природе позволили собрать данные, на основании которых можно судить о характере взаимодействий между особями, относящимися к разным половозрастным группам. Взаимоотношения между взрослыми особями одного пола при значительной плотности популяции характеризуются высоким уровнем агрессивности, и доля соответствующих контактов составляет около 90%. Напротив, взаимодействия между разнополыми партнёрами отличаются повышенной частотой миролюбивых контактов (Чистова, 1998).

В наблюдениях за искусственными вольерными группировками рыжей полёвки получены данные о характере взаимодействий и структуре взаимоотношений между взрослыми особями в репродуктивный и нерепродуктивный периоды, которые позволяют составить более полное представление о социальной организации этого вида (Соколов и др., 1988, 1989).

Наблюдения проводили за группами взрослых особей (4 самца и 2 самки в каждой группе) в вольерах площадью 36 м². Ранг зверьков оценивали по соотношению инициированных ими и адресованных им агрессивных контактов (индекс доминирования). Доминантом признавали особь с максимальным индексом доминирования. Субдоминантами считали особей, подвергавшихся нападению со стороны доминанта и атаковавших, в свою очередь, других партнёров по группе. Подчинённые особи (субординанты) крайне редко инициировали агрессивные взаимодействия (Соколов и др., 1988). Социальные взаимодействия в вольерных группировках рыжей полёвки были преимущественно агрессивными. Основная масса взаимодействий между самцами представлена агрессивными контактами (83.3%). Сходный характер взаимодействий обнаруживается и у самок. Доли агрессивных и миролюбивых контактов в разнополых диадах (38.2% и 38.0%, соответственно) практически одинаковы. В целом, уровень агрессивности во взаимодействиях разнополых особей довольно высок, причём основными инициаторами агрессивных контактов выступали беременные и кормящие самки. Самцы лишь в редких случаях реагировали на самок агрессивно.

Анализ частоты и направленности агрессивных взаимодействий среди самцов позволяет говорить о существовании иерархии доминирования (рис. 2.1.2.7). В 12 группах (из 33) выявлены только две категории самцов – доминанты и подчинённые (субординанты). В остальных группах можно было выделить еще одну категорию – субдоминантов. В восьми группах отмечена гибель одного из подчинённых самцов. Наблюдения за тремя группами в

течение всего сезона размножения (до пяти месяцев) показали, что иерархия доминирования у самцов и частота агрессивных взаимодействий между ними оставались неизменными продолжительное время.

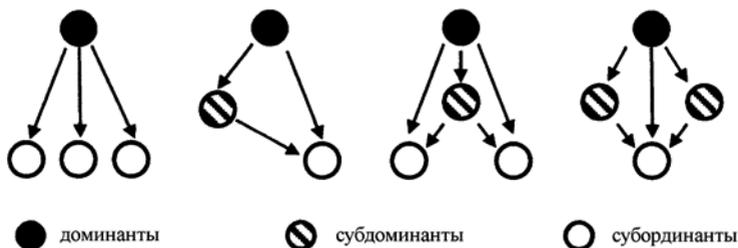


Рис. 2.1.2.7. Разные варианты организации иерархических отношений среди самцов в вольерных группировках рыжей полёвки, *Clethrionomys glareolus*, в репродуктивный период. Стрелки показывают направленность агрессивных актов (по: Соколов и др., 1988, с изменениями).

Наблюдения в природе и вольерах свидетельствуют, что поддержание стабильных отношений в группировках рыжей полёвки основано на агрессивных взаимодействиях, которые приводят к формированию иерархии доминирования среди самцов, конкурирующих за самок; у самок взаимная агрессия обеспечивает территориальную обособленность участков обитания. В вольерных группировках, при отсутствии возможности раздела территории, обычно размножалась только одна из двух самок.

Социальную организацию у рыжей полёвки можно назвать гиноцентрической, поскольку взрослые территориальные самки играют роль “ядра” размножающейся группировки (агрегации). Агрессивные взаимодействия между самками и, особенно, между самцами из разных кланов обеспечивают пространственную обособленность таких агрегаций (Bujalska, Grüm, 1989). Агрегации отличаются одна от другой числом, половозрастным составом и индивидуальными характеристиками особей (Bujalska, 1990, 1994). Значительные размеры участков обитания взрослых самцов обеспечивают им доступ к нескольким самкам и, соответственно, спаривание с ними. Самки также могут спариваться с несколькими самцами. В результате во многих выводках (35.5%) обнаруживается множественное отцовство (Ratkiewicz, Borkowska, 2000).

В осенне-зимний период, если нет зимнего размножения, внутрипопуляционные группировки рыжей полёвки целиком состоят из неразмножающихся особей. В состав зимующих группировок входит молодняк последней (осенней) генерации и взрослые особи, размножавшиеся летом (Ильенко, Зубчанинова, 1965; Смирин, 1970; Никитина, 1980). Учитывая это обстоятельство, искусственные группировки, за которыми наблюдали в вольерных условиях с ноября по февраль в 1979-86 гг., формировали таким об-

разом, чтобы в их состав входили молодые зверьки, рождённые осенью (в возрасте 3–4 месяцев) и взрослые особи в возрасте 6–10 месяцев с инволюцией половой системы (Соколов и др., 1989). В состав каждой из 12 находившихся под наблюдением группировок входили три размножавшиеся летом особи (самка и два самца), а также пара самцов и самка, рождённые в августе–сентябре. Наблюдения проводили в вольере площадью 36 м².

В осенне-зимний период зверьки большую часть времени проводили внутри деревянных гнездовых домиков, находившихся в вольере, и во временных убежищах, где они скапливались по несколько особей. Взаимодействия между ними вне убежищ отмечались редко, поэтому за весь период наблюдений зарегистрировано лишь 296 контактов, в основном миролюбивых. Исход взаимодействий практически не зависел от пола партнёров, что, наряду с малым количеством агрессивных контактов, разительно отличается от ситуации, наблюдаемой в репродуктивный период. Отличительной чертой поведения особей в искусственных группировках в нерепродуктивный период является совместное использование убежищ. Приблизительно треть общего времени наблюдений в убежищах одновременно находились по три и более зверьков. Анализ их контактов показал, что устойчивая асимметрия взаимодействий практически отсутствовала. Следовательно, иерархические отношения, свойственные взрослым самцам в репродуктивный период, по окончании сезона размножения не проявляются.

Можно полагать, что два варианта социальной структуры – в репродуктивный и нерепродуктивный периоды – выполняют разные популяционные функции. Практически полное отсутствие агрессивных контактов в зимовочных агрегациях способствует благополучному выживанию вида в зимний сезон, тогда как весной и летом внутривидовая агрессия, обеспечивающая высокий уровень дисперсии особей в пространстве, создает предпосылки для наиболее рационального использования кормовых ресурсов и успешного размножения (Соколов и др., 1989).

Особое положение среди видов рассматриваемой категории занимает водосвинка, или капибара, *Hydrochoerus hydrochaeris*, широко распространённая на южноамериканском континенте от Венесуэлы и Гайаны на юг до Уругвая и Восточной Аргентины и от Колумбии и Перу на восток до атлантического побережья (Соколов, 1977; Macdonald, 1981b). Это самый крупный грызун: взрослые особи весят от 40 до 60 кг, а у некоторых экземпляров масса тела достигает 70 кг (Ojasti, Sosa Burgos, 1985). По внешнему виду капибара напоминает гигантскую морскую свинку. Этот грызун активен в светлое время суток. Беременность длится 104–111 дней. Самки приносят один помёт в году, в котором насчитывается от 2 до 8 детёнышей. Продолжительность жизни составляет 8–10 лет. Места обитания водосвинки тесно связаны с водоёмами – реками, прудами, болотами, где они спасаются от хищников и дневного зноя, кормятся и спариваются. Крупные кошачьи, а также пернатые хищники, кайманы и одичавшие собаки наносят существенный урон популяциям водосвинки (Соколов, 1977; Macdonald, 1981; Ojasti, Sosa Burgos, 1985).

Взрослые особи этого вида ведут одиночный образ жизни либо объединяются в группировки, в которых насчитывается порой более 60 особей, в том числе полувзрослых и детёнышей. Одиночки и небольшие группы чаще встречаются в сезон дождей (июль–август), а наиболее крупные группировки – в сухой сезон, с ноября по март (Macdonald, 1981b; Schaller, Crawshaw, 1981).

Исследование, проведённое в 1978-1979 гг. на юге Бразилии (Schaller, Crawshaw, 1981), показало, что одиночки составляли 7.4% от общего числа особей ($n = 5985$), учтённых на обследованной территории площадью около 20 км², малочисленные группы (2-10 особей) – 60.6%, а крупные группировки (более 11 особей) – 32%. Обстоятельные наблюдения были проведены за девятью группировками, в состав которых входили от 1 до 8 взрослых самцов, от 1 до 12 взрослых самок, до 4 годовалых особей и до 11 детёнышей. Число особей в группировках варьировало от 5 до 32. Самыми многочисленными были группировки VIII (32 особи) и IX (26 особей) (рис. 2.1.2.8).



Рис. 2.1.2.8. Распределение девяти группировок водосвинки, *Hydrochoerus hydrochaeris*, (I-IX, показаны отдельными значками) на участке местности вдоль дороги, протяжённостью 2.5 км. Участки группировок VIII и IX очерчены штриховой и штрихпунктирной линиями. Стрелками показаны направления перемещений некоторых группировок (по: Schaller, Crawshaw, 1981, с изменениями).

Каждая группировка держалась на относительно обособленном участке обитания. Его минимальная площадь у небольших группировок (I, II, VII) составляла 12 га, максимальная – 35 га, тогда как крупные группировки (III, IV, V, VI) уходили от мест кормежки вблизи прудов к местам отдыха на 1-

1.5 км. Группировки VIII и IX держались в густых зарослях около водоёмов, и общая площадь их участков обитания составляла 200 и 125 га, соответственно.

Участки обитания соседних группировок значительно перекрывались. Более того, некоторые мелкие группировки перемещались внутри участков обитания более крупных группировок. Это указывает на отсутствие охраны территории, хотя в некоторых случаях отмечены элементы территориального поведения при встрече самцов из разных группировок. Кормовые участки вблизи водоёмов использовались одновременно несколькими группировками. Относительно обособленными были лишь места дневного отдыха. Состав группировок оставался неизменным на протяжении относительно длительного периода, но к некоторым группировкам временно присоединялись другие особи. Наблюдения показали, что основными механизмами, обеспечивающими относительную пространственную обособленность группировок, служат запаховая маркировка территории и агрессивное поведение (Schaller, Crawshaw, 1981). У взрослых особей имеются крупные носовые и анальные железы, секретом которых они метят ветки мелких кустарников на своих участках обитания. Кроме того, источником специфических запаховых сигналов служит моча. Агрессивные взаимодействия чаще всего происходят между взрослыми самцами, если один из них оказывается на участке обитания особей-соседей. За период исследований зарегистрировано 90 агрессивных контактов, из них с участием самцом – 84 (93%).

В группировках с несколькими самцами устанавливается иерархия доминирования, и статус доминанта положительно влияет на его репродуктивный успех. Агрессивные конфликты могут возникать и между самками, например, при встрече особей из разных группировок. В некоторых случаях самки могут нападать и на самцов, занимающих подчинённое положение.

Ещё одно обстоятельное исследование было проведено в 1980 г. в Венесуэле на территории частной фермы площадью 78000 га (Macdonald, 1981b). Наблюдения за группировками водосвинки проводили в светлое время суток с помощью бинокля. За весь период работы на обследованной территории было учтено 3719 особей. Соотношение полов составляло 1:2 в пользу самок, а соотношение молодых и взрослых особей – 1.0 : 1.1. Размер группировок зависел от типа местообитания: вблизи рек среднее число особей в группах составляло 23.8, а на территории ирригационных сооружений и в заболоченной саванне – 7.3. В последнем случае на каждую зарегистрированную одиночную особь приходилось по две небольшие группы. В крупных группировках обычно выделялись 3-4 подгруппы, члены которых держались наиболее сплочённо при перемещениях, пастьбе и на отдыхе.

К основным формам активности водосвинки можно отнести пастьбу и отдых. В утренние часы животные обычно отдыхали вблизи водоёма, в середине дня начинали пастись рядом с водоёмом и временами заходили в воду, а в вечерние и ночные часы кормились на открытых участках местности. Такой режим активности позволяет капибарам избегать нежелательной встречи с хищниками, которые чаще охотятся в дневное время.

Дистанция между соседними группировками, пасущимися вблизи реки, варьировала от 100 до 500 м (в среднем 274 м, $n = 14$). Участок обитания каждой группировки располагался на обоих берегах реки, и его ширина составляла 100-200 м, а общая площадь – от 5.5 до 10.8 га (рис. 2.1.2.9).

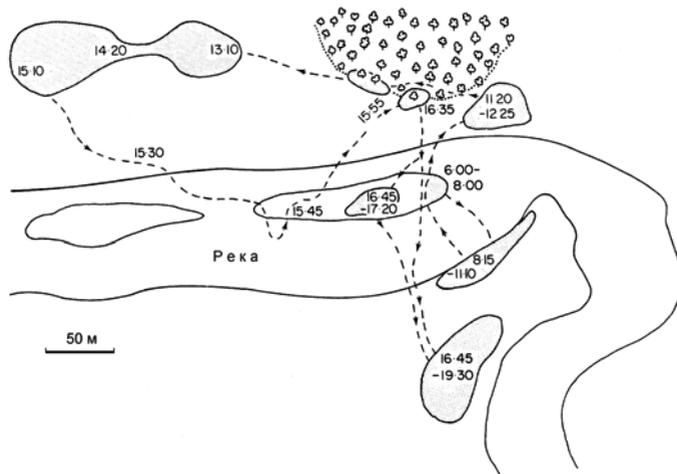


Рис. 2.1.2.9. Один из типичных примеров перемещения группировки водосвинки, *Hydrochoerus hydrochaeris* (приблизительно 30 особей), вблизи реки. Штриховой линией и стрелками обозначен приблизительный маршрут; цифрами указано время суток (по: Macdonald, 1981).

Особей, принадлежащих к одной группировке, можно было легко идентифицировать во время утреннего отдыха, когда они укладывались на землю вдоль берега водоёма на небольшом расстоянии друг от друга. Самцы, занимавшие подчинённое положение, располагались, как правило, на периферии группировки. Особи-одиночки были рассредоточены между группировками, отдыхающими на берегу водоёма. Среди них преобладали взрослые самцы, узнаваемые по крупной носовой железе. Индивидуальная дистанция на отдыхе составляла в среднем 5.8 м ($n = 150$), а во время пастьбы – 12.5 м ($n = 137$). В каждой крупной группировке выделялись подгруппы (ассоциации), объединявшие, в основном, молодых особей и детёнышей, которые держались вместе и на отдыхе, и во время пастьбы.

В целом, характер взаимодействий между членами одной группировки можно обозначить как нейтрально-миролюбивый. Однако периодически среди самцов (реже среди самок или молодых особей) возникают конфликты различной степени напряжённости. Обычно они разворачиваются следующим образом. Один из самцов начинает медленно, но настойчиво преследовать другого, постепенно вытесняя того на периферию группы, где

преследование либо прекращается, либо завершается ожесточённой схваткой. За период исследований зарегистрировано 140 агрессивных взаимодействий между самцами, самками и молодыми особями, и их распределение по половозрастным группам показано на рис. 2.1.2.10.

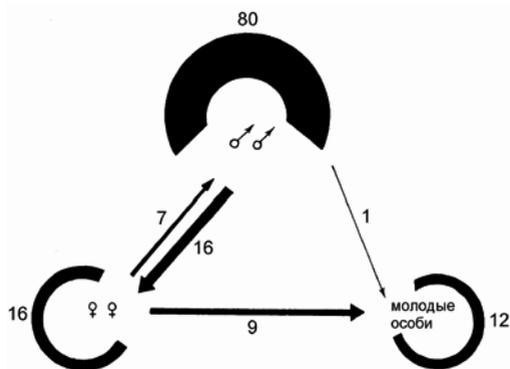


Рис. 2.1.2.10. Агрессивные взаимодействия между самцами, самками и молодыми особями в группировках водосвинки, *Hydrochoerus hydrochaeris*. Цифрами указано число контактов в каждой половозрастной группе, стрелками – инициаторы взаимодействий (по: Macdonald, 1981b).

Большинство стычек, как уже отмечено выше, зарегистрировано между самцами (56.7%), хотя численность особей этого пола была вдвое меньшей по сравнению с самками. В некоторых случаях доминирующий самец изгонял из группировки кого-либо из подчинённых самцов. Следует отметить, что взрослые особи нередко преследовали молодых (рис. 2.1.2.10).

Причины проявления агрессии в группировках водосвинки, в особенности среди самцов, не вполне понятны. Одна из возможных причин – вынужденное сосуществование нескольких самцов–конкурентов на одной территории. Во всяком случае, число агрессивных контактов было прямо пропорциональным числу особей этого пола, и в наиболее многочисленных группировках у самцов обнаруживали серьёзные раны на задней части туловища, оставленные, по-видимому, мощными резами соперников.

Наблюдения за группировками водосвинки в зоопарках (Donaldson et al., 1975) свидетельствуют, что в условиях неволи среди самцов устанавливается жесткая иерархия доминирования, и у подчинённых особей иногда обнаруживается такое количество ран, что их приходится удалять из группы. Агрессивные взаимодействия возникают не только у самцов, но и у самок, а также у разнополых партнёров. В одной из групп ежедневные стычки между двумя самками происходили в течение нескольких месяцев. Доминантом была более крупная особь. Она объединилась с самцом–доминантом, и между ними никаких конфликтов не возникало. Самец спаривался с обеими самками, но потомство приносила только доминирующая.

В условиях неволи частота агрессивных взаимодействий зависела от размеров группировки (чем больше особей, тем чаще возникали конфликты), но не от плотности населения ($m^2/особь$). Показатели размножения были наилучшими в небольших группах, смертность же была самой высокой в крупных группировках (Ojasti, Sosa Burgos, 1985).

Наблюдения в естественных условиях (Yáber, Herrera, 1994) позволили установить, что подчинённые самцы, вытесняемые, как правило, на периферию группировки, выполняют важную функцию сторожей–наблюдателей и первыми реагируют на приближение хищников и в других опасных ситуациях. В крупных группировках самки ведут себя спокойнее, поскольку самцы всегда настороже.

Анализ миролюбивых взаимодействий в естественных группировках затруднён из-за малого числа эпизодов (Macdonald, 1981b). Во время пастбы некоторые особи касались друг друга (тактильный контакт), останавливаясь для взаимного обнюхивания. В двух случаях зарегистрирована иницированная самцом чистка самки, причём это не было связано с уходом. У молодых особей отмечены игровые контакты, когда они находились в воде.

Половое ухаживание зафиксировано в пяти случаях. В трёх из них самец неотрывно следовал за самкой, и когда та заходила в воду, спаривался с ней. В двух случаях несколько самцов одновременно преследовали самку в эструсе, но среди них выделялся доминант, и только он регулярно спаривался с самкой. Подчинённые самцы также делали попытки приблизиться к самке, но встречали отпор со стороны доминанта. Тем не менее, одному из подчинённых самцов всё же удалось подойти к самке и дважды спариться с ней.

Наблюдения показывают, что самки кормят молоком как своих, так и чужих детёнышей. Когда группа отдыхает, несколько детёнышей разного возраста подходят к какой-нибудь кормящей самке и слегка толкают её головой. В ответ самка поднимается, а детёныши устремляются к её соскам. Когда самка ложится, кормление заканчивается, и детёныши отправляются к другой самке, где всё повторяется сначала. Во время пастбы детёныши подходят к разным самкам и у каждой пытаются сосать молоко. Если самка останавливается, несколько детёнышей одновременно подбегают к ней, и она кормит всех без разбора. Нередко одна или две взрослых особи пасутся в окружении большой компании детёнышей. Зарегистрированы случаи, когда около взрослой самки собралось 18 детёнышей, рядом с парой самок – 12 детёнышей, а один из взрослых самцов ходил в окружении 9 молодых особей. Во всех случаях детёныши были разного возраста.

В заключение ещё раз отметим, что размеры элементарных группировок в популяциях водосвинки зависят от близости крупных водоёмов, которые служат естественной защитой от хищников и солнечного излучения, а также необходимы для обеспечения других форм жизнедеятельности, в особенности размножения. Группировки, занимающие участки обитания рядом с пересыхающими в сухой сезон водоёмами, вынуждены постоянно перемещаться в поисках воды и конкурировать в борьбе за существование с другими группировками. В результате многие взрослые особи гибнут из-за

стресса и различных заболеваний (Schaller, Crawshaw, 1981). Уникальность пространственно-этологической структуры популяций водосвинки заключается, прежде всего, в мобильности группировок (агрегаций), а также в особенностях родительского поведения (коммунальное выкармливание потомства), что является прямым следствием мобильности и приспособления к околотовному образу жизни. Жёсткая зависимость от внешних условий и, прежде всего, от близости водоёмов, приводит к тому, что в популяциях водосвинки не существует однотипных структурных образований: в разные сезоны года в поселениях этого вида обнаруживаются и особи-одиночки, и малочисленные группы, внешне похожие на семьи, и крупные агрегации, в которых насчитывается несколько десятков особей.

Обобщая характеристики пространственно-этологической структуры у рассматриваемой категории видов, следует указать на отсутствие отчётливо выраженной сезонной динамики в системе использования пространства. Можно указать лишь на тенденцию увеличения степени агрегированности разнополых особей в сезон размножения и уменьшение размеров участков обитания самцов по окончании репродуктивного периода, а также на образование зимовочных агрегаций, в состав которых входят самки с нерасселившимися выводками. Вместе с тем, агрегации, формирующиеся по окончании сезона размножения, могут состоять из неродственных особей. Степень индивидуализации участков обитания у самок в составе агрегаций обычно относительно высока: многие взрослые особи этого пола, участвующие в размножении, занимают полностью обособленные гнездовые участки. У многих видов участки обитания самцов обычно крупнее, чем у самок, и, к тому же, в значительной мере перекрываются.

В тех случаях, когда самки занимают монополизированные участки обитания, отношения между ними складываются на основе территориального доминирования. Если же имеет место использование одного общего участка обитания либо системы нескольких значительно перекрывающихся участков, отношения между взрослыми особями трансформируются в иерархию доминирования. Подобные взаимоотношения особенно характерны для самцов, конкурирующих за самок в сезон размножения. Доминанты, занимающие самое высокое положение в иерархии в результате агрессивных взаимодействий с соперниками, обеспечивают себе преимущество в доступе к рецептивным самкам и спариваются с ними чаще низкоранговых самцов. Однако статус доминанта не гарантирует абсолютного преимущества перед соперниками, но обеспечивает бóльшую степень свободы и, по-видимому, более высокий репродуктивный успех. Порядок доминирования меняется редко, если состав агрегации остаётся постоянным.

Стратегия размножения у видов, относящихся к рассматриваемой категории – промискуитет или полигиния, и каждая взрослая особь обычно спаривается с несколькими половыми партнёрами. В связи с этим прочные парные связи отсутствуют, и самцы образуют временные альянсы с самками лишь на относительно короткий период (максимум – на 1-2 недели). Даже в тех случаях, когда обнаруживается постоянство в расположении перекры-

вающихся участков обитания некоторых самцов и самок, половые партнёры используют разные убежища и редко контактируют друг с другом вне периодов спаривания. В отсутствие прочных парных связей самки выращивают потомство без участия самцов.

Расселение молодняка происходит обычно в короткие сроки по окончании периода молочного вскармливания. У многих видов этому способствует агрессивность самок (а иногда и самцов) по отношению к подросткам детёнышам. Молодые самцы расселяются на значительное расстояние, тогда как молодые самки нередко остаются вблизи материнского участка и “наследуют” его в случае гибели матери. Так образуются матрилинейные ассоциации самок, находящихся в близком родстве. У поздних выводков может происходить задержка расселения, и в этом случае самки с подростками детёнышами составляют основу зимовочных агрегаций.

Особое положение занимают некоторые представители *Hystricomorpha*, в частности, капибара, социальная организация которой адаптирована к околотоводному образу жизни, связанному с периодическими кочёвками от водоёмов к местам кормёжки и отдыха.

2.1.3. Виды с пространственно-этологической структурой типа III

К этой категории видов можно отнести краснохвостую, или ливийскую, песчанку, *Meriones libycus*, распространённую в Средней Азии, Иране, Ираке, Афганистане, Сирии, Саудовской Аравии, Египте, Ливии и Алжире. Это относительно плодовитый вид: самки могут приносить по три-четыре помёта в течение года, а число эмбрионов у них варьирует от 2 до 9, и в среднем составляет 5.6 (Колесников, 1935).

Вариации пространственной структуры поселений краснохвостой песчанки весьма разнообразны: от равномерного до мозаичного распределения индивидуальных участков обитания с территориально обособленными агрегациями особей и семейными группами. Столь широкая вариабельность пространственной структуры обусловлена цикличностью размножения, по ходу которого формируются семейные группы, преобразующиеся в конце репродуктивного сезона в зимовочные агрегации, куда могут входить и неродственные особи. Зимовочные агрегации распадаются с началом очередного репродуктивного периода, когда вновь начинается процесс образования семейных пар (Колесников, 1935; Daly, Daly, 1975b; Ågren, 1979; Пасхина, 1981; Крылова, 1985; Махмудов, 1987; Чабовский, 1988; Чабовский, Лапин, 1989; Чабовский, Попов, 1989; Чабовский и др., 1990).

По наблюдениям в Алжирской Сахаре (Daly, Daly, 1975b; Ågren, 1979), при низкой плотности популяции (в среднем, не более 0.1 особи/га) отдельные поселения *M. libycus*, площадь которых составляет лишь несколько гектаров, распределены мозаично на расстоянии от нескольких сот метров до 1.5 км одно от другого. На рис. 2.1.3.1 и 2.1.3.2 показана пространственная структура одного из таких поселений (6 самок и 4 самца) в нерепродуктивный период (с ноября по март).

В пределах участка обитания каждой самки можно выделить “ядро” (рис. 2.1.3.1), где отмечается максимальное число её регистраций (70-80%), и периферию, используемую менее интенсивно. На протяжении длительного периода наблюдений (с ноября по март) взаимное расположение участков обитания самок оставалось почти неизменным, и это указывает на высокую степень их оседлости в зимний период.

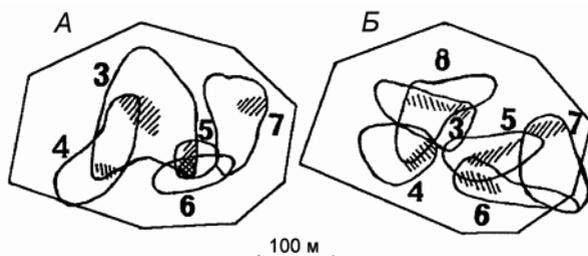


Рис. 2.1.3.1. Границы участков обитания шести самок краснохвостой песчанки, *Meriones libycus*, (3-8) на площадке мечения (многоугольник) в ноябре–декабре (А) и феврале–марте (Б). Штриховкой выделены “ядра” участков (по: Daly, Daly, 1975b).

Важно отметить, что участки самок располагались не изолированно один от другого, но значительно перекрывались, причём не только на периферии, но и в пределах “ядер”, что, несомненно, свидетельствует о взаимной толерантности особей этого пола в нерепродуктивный период.

Самцы в пределах обследованной территории площадью несколько сот гектаров перемещались очень широко, и их активность не была ограничена каким-либо одним локальным поселением или группировкой самок (рис. 2.1.3.2).

Оценить площадь участков обитания самцов не представлялось возможным, поэтому был использован показатель, характеризующий расстояние между крайними точками их отлова или визуальных регистраций (RL , Daly, Daly, 1975b). В ноябре–декабре этот показатель у самцов равнялся в среднем 159 м ($n = 8$), а у самок – 111 м ($n = 9$).

В феврале-марте характер использования пространства у самок практически не изменился ($RL_{cp} = 140$ м, $n = 9$), тогда как подвижность самцов резко возросла, и они стали перемещаться на значительно большее расстояние ($RL_{cp} = 1420$ м, $n = 5$). Увеличение подвижности самцов связано с началом сезона размножения и активным поиском рецептивных самок. Пространство, вовлекаемое в сферу деятельности самцов в сезон размножения, невозможно представить в виде структурно однородного участка обитания. Скорее, оно представляет собой систему разобъённых и попеременно используемых локусов, связанных с участками обитания размножающихся самок. Отдельные локусы могут использоваться одновременно или последователь-

но несколькими особями. Наряду с этим, участки обитания некоторых самцов и в период размножения сохраняли простую, компактную структуру.

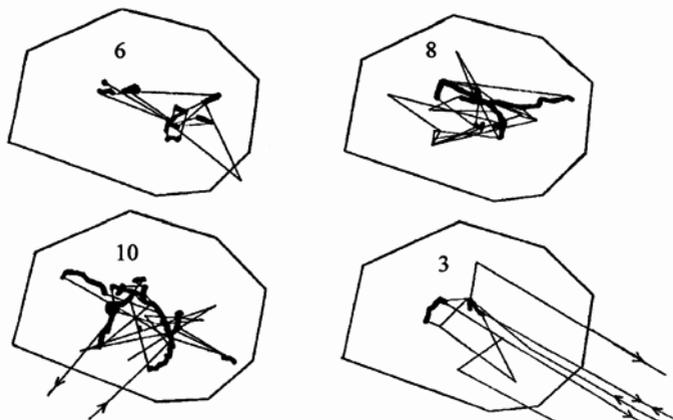


Рис. 2.1.3.2. Участки обитания и перемещения четырёх самцов краснохвостой песчанки, *Meriones libycus* (3, 6, 8, 10) на площадке мечения в феврале–марте. Жирными линиями показаны визуально наблюдаемые перемещения, тонкими линиями соединены последовательно используемые части сложных участков самцов. Стрелки указывают направление их перемещений (по: Daly, Daly, 1975b).

В южной Туркмении в поселениях с относительно высокой плотностью (до 23 особей/га) участки обитания самцов были более компактными и простыми по структуре (Чабовский, 1993).

Как показывают исследования, агрегации самок формируются преимущественно из близкородственных особей (Чабовский, 1993): это могут быть взрослые самки с перезимовавшим выводком либо не расселившиеся особи из одного выводка. Индивидуальный участок обитания каждой самки в таких агрегациях перекрывает участки нескольких сородичей (максимально до 8). Степень обобществления пространства в указанных агрегациях варьирует в широких пределах и в среднем довольно высока: лишь 25% самок использовали индивидуально более половины площади своего участка (Чабовский, 1993).

С началом периода спариваний (в феврале–марте) агрегации самок распались (Ågren, 1979; Чабовский и др., 1990; Чабовский, 1993), и этот процесс сопровождался увеличением степени монополизации участков обитания. В этот период самки активно охраняли границы своих участков от других взрослых особей того же пола. Наряду с этим проявлялся территориальный консерватизм: смещение центров активности самок с февраля по май составило в среднем 15.1 м, что значительно меньше линейных размеров участков обитания, составлявших в среднем 50.6 м (Чабовский, 1993).

В нерепродуктивный период в поселениях с относительно высокой численностью резидентов самцы были распределены неравномерно. Некоторые из особей этого пола занимали обособленные участки обитания, другие входили в состав агрегаций вместе с самками. При этом участки обитания самцов широко перекрывались, и ни один из них не контролировал более половины своего участка (Чабовский, 1993).

В середине репродуктивного периода (апрель–май) в результате увеличения индивидуализации участков обитания пространственное распределение самцов стало относительно равномерным, их участки практически обособились один от другого, а степень взаимного перекрывания заметно снизилась (рис. 2.1.3.3).

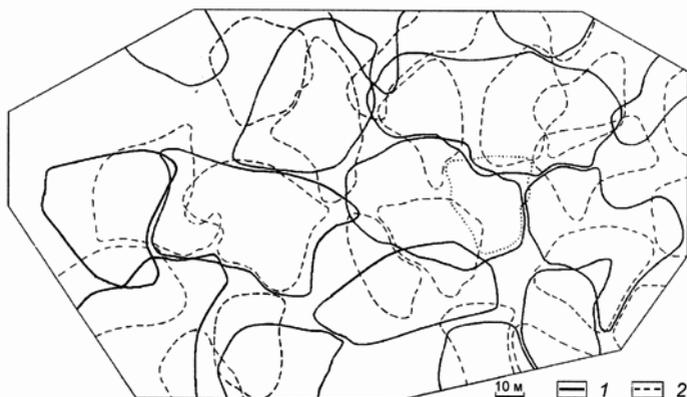


Рис. 2.1.3.3. Распределение участков обитания взрослых самцов (1) и самок (2) краснохвостой песчанки, *Meriones libycus*, на площадке мечения в середине репродуктивного периода (май) (по: Чабовский и др., 1990).

Таким образом, характер пространственных связей самцов и самок краснохвостой песчанки на протяжении годового репродуктивного цикла претерпевает существенные изменения. Для конца нерепродуктивного периода и начала сезона размножения типичны высокая подвижность взрослых самцов и низкая степень индивидуализации участков обитания. В начале очередного репродуктивного периода происходит перераспределение территории и формирование семейных пар (Чабовский и др., 1990). Однако значительная свобода доступа самцов на участки самок сохраняется только в начале репродуктивного периода. К середине такового она ограничивается, поскольку самки начинают охранять свои гнездовые участки. Монополизация участков обитания взрослых особей, в том числе и самцов, достигает максимума к концу сезона размножения.

Молодняк краснохвостой песчанки не расселяется после выхода из выводковых нор и остаётся в пределах материнских участков (Чабовский,

1993). Образование сложных семейных группировок за счёт неполного распада весенних выводков отмечено и другими исследователями (Махмудов, 1987). Таким образом, у сеголеток хорошо выражена привязанность к материнскому участку (филопатрия), подкреплённая толерантностью особей-родителей к своему потомству, в результате чего подавляющее большинство молодых зверьков остается в составе семейных групп до окончания сезона размножения, а в некоторых случаях – и до конца зимовки.

В зимний период формируются сложные по составу группировки, куда могут входить самцы и самки из одной семейной группы, а также особи-одиночки из других семейных групп, пользующиеся общей норой. Число зверьков в смешанных зимовочных группировках может достигать 15 (Махмудов, 1987).

Взаимоотношения между особями в семейных группах краснохвостой песчанки сложны и динамичны. В репродуктивный период, как отмечено выше, образуются два различных типа внутрипопуляционных группировок: 1) агрегации взрослых размножающихся особей с частично перекрывающимися участками обитания и 2) семейные группы, состоящие из особей-родителей и разновозрастного потомства.

Структуру взаимоотношений в агрегациях взрослых особей можно рассмотреть на примере одной из группировок, в состав которой входили 5 самцов и 3 самки в возрасте 4-5 месяцев (Чабовский, Лапин, 1989). Единственный половозрелый самец №2 в этой группировке выделялся среди других особей более высокой активностью при обследовании территории и общении с сородичами. Он всегда находился в центре внимания группы. Избегание контактов, в отличие от других членов группы, за исключением самца №14, ему было несвойственно. Поведение самца №2 позволяло рассматривать его как доминанта. Положение субдоминанта поначалу занимал самец №9, но после нескольких агрессивных конфликтов его место занял другой самец (№3), который стал преследовать всех остальных самцов и избегал встреч только с доминантом. Таким образом, отношения доминирования-подчинения среди самцов в группировках краснохвостой песчанки не вполне устойчивы. Самки в этой группировке занимали слабо перекрывающиеся участки обитания и практически не контактировали друг с другом.

Результаты этих наблюдений указывают на то, что иерархия доминирования, проявляющаяся в асимметрии агонистических взаимодействий и избегании контактов с партнёрами, занимающими более высокое социальное положение, не вполне стабильна, и в этой системе взаимоотношений со временем происходят определённые перестройки, обусловленные изменением социального статуса отдельных членов группы (Чабовский, Попов, 1989; Чабовский, 1993).

Аналогичная структура взаимоотношений устанавливалась и в искусственных вольерных группировках краснохвостой песчанки (Громов, 2000, 2008). На рис. 2.1.3.4 показаны социограммы взаимодействий между особями в одной из таких группировок, в составе которой были 3 самца и 3 самки. Мирнолюбивые контакты в этой группировке зарегистрированы, в основ-

ном, между разнополюми особями, при этом подавляющее их число инициировал самец №6 (рис. 2.1.3.4, А). Он же был инициатором почти всех агрессивных контактов, адресованных двум другим самцам (рис. 2.1.3.4, Б).

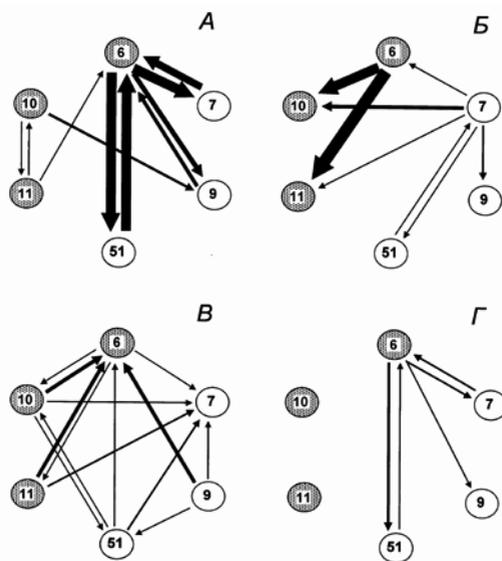


Рис. 2.1.3.4. Социограммы взаимодействий между взрослыми особями в одной из вольерных группировок краснохвостой песчанки, *Meriones libycus*. Взаимодействия: А – миролюбивые ($n = 109$), Б – агрессивные ($n = 80$), В – избегание контактов ($n = 60$), Г – ритуализованные агонистические ($n = 26$). Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных актов. Самцы выделены серым цветом.

У самок не зарегистрировано ни одного миролюбивого контакта. Основным инициатором агрессивных взаимодействий была самка №7, постоянно преследовавшая на своём участке самку №9, не имевшую собственной охраняемой территории. С третьей самкой (№51), занимавшей практически изолированный участок обитания, у самки №7 сложились отношения территориального доминирования. Избегание контактов с партнёрами у самца №6 зарегистрировано лишь в единичных случаях, а у самки №7 не зарегистрировано вовсе (рис. 2.1.3.4, В). Самца №6 можно рассматривать как доминанта в этой группировке, а двух других самцов как субординантов. Элементы ритуализованного агонистического поведения зафиксированы только у самца-доминанта в его контактах с самками. Они входили в сложный комплекс сексуального поведения и не имели отношения к системе иерархического доминирования (рис. 2.1.3.4, Г).

Принципиально иначе организованы взаимоотношения между особями в семейных группах. В состав семейной группы в одном из естественных по-

селений (Чабовский, 1988) входили перезимовавшие самец №34 и самка №13, половозрелый самец из первого весеннего выводка (№12) и пять молодых особей (самец и четыре самки) в возрасте около двух месяцев. Социогаммы их взаимодействий представлены на рис. 2.1.3.5.

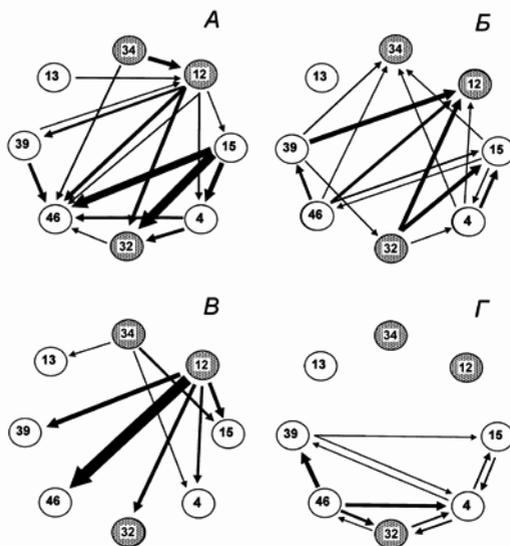


Рис. 2.1.3.5. Социогаммы взаимодействий особей в одной из семейных групп краснотелой песчанки, *Meriones libycus*, в естественном поселении: А – преследования ($n = 96$), Б – избегание контактов ($n = 49$), В – боковые стойки ($n = 67$), Г – налезания и подлезания ($n = 27$). Остальные обозначения как на рис. 2.1.3.5 (по: Чабовский, 1988, с изменениями).

Особи этой семейной группы совместно использовали участок обитания площадью около 0.15 га. Перезимовавшие самец с самкой занимали доминирующее положение, взрослый самец из первого выводка был субдоминантом, а все молодые особи в этой группе относились к категории субординантов. Два высокоранговых самца (доминант и субдоминант) и взрослая самка были инициаторами практически всех агрессивных взаимодействий (рис. 2.1.3.5, А). Молодые особи в единичных случаях демонстрировали агрессию по отношению к самцу-субдоминанту. Избегание контактов зарегистрировано только у молодых особей при встрече с высокоранговыми самцами (рис. 2.1.3.5, Б). Социальная активность взрослой самки была низкой: у неё зарегистрированы лишь единичные агонистические взаимодействия с самцом-субдоминантом. Проявления ритуализованного агонистического поведения, адресованного молодым особям, отмечены только у двух высокоранговых самцов (рис. 2.1.3.5, В). Миролюбивые взаимодействия, связанные с демонстрацией аффилиативных форм поведения (налезание и подле-

зание), зарегистрированы лишь у молодых членов группы (рис. 2.1.3.5, Г). Их частота и направленность позволяют говорить о существовании иерархии доминирования среди молодых зверьков одного возраста: самка №15 занимала высокое социальное положение, ей уступали по рангу самки №4 и №39, а также самец №32, а самка №46 находилась на низшей ступени этой иерархии.

Таким образом, к основным характеристикам пространственно-этологической структуры поселений краснохвостой песчанки относятся: 1) сезонные изменения в системе использования пространства у взрослых особей с переходом от семейно-групповых охраняемых территорий, существующих на протяжении репродуктивного периода, к агрегациям индивидуальных, но в значительной степени обобществлённых участков обитания в зимний период; 2) задержка расселения молодняка; 3) частичное обособление молодых особей в составе семейных групп; 4) относительно высокая степень толерантности в отношениях между особями в семейных группах; 5) формирование иерархии доминирования среди определённой категории взрослых самцов, конкурирующих за самок в сезон размножения; 6) формирование социальной иерархии в семейных группах, основанной на аффилиативных формах поведения и проявляющейся в виде доминирования особей старшей возрастной категории над младшими; 7) формирование зимовочных группировок на основе семейных групп с нерасселившимся молодняком, к которым могут присоединяться взрослые неродственные особи.

Ещё один вид, относящийся к рассматриваемой категории – обыкновенная полёвка, *Microtus arvalis*, широко распространённая на евразийском континенте. Этот вид отличается высоким репродуктивным потенциалом и способен к круглогодичному размножению. Молодые самцы рано становятся половозрелыми, и в возрасте около полутора месяцев у них уже начинается сперматогенез. Самки также могут спариваться в очень раннем возрасте – 13-15 дней. Среднее число детёнышей в выводках, в зависимости от различных условий, варьирует от 3.7 до 6.2 (Башенина, 1962; Тесленко, Шевченко, 1988; Чепракова, 2003). Полагают, что для обыкновенной полёвки характерно инцест-табу, т.е. избегание размножения между близкими родственниками (Башенина и др., 1994), однако это характерно, по-видимому, не для всех подвидовых форм.

В естественных поселениях обыкновенной полёвки описаны так называемые колонии, в которых насчитывается до 20 взрослых и молодых особей. Площадь, занимаемая одной такой колонией, невелика, и чаще всего не превышает 300 м² (Башенина, 1962). Население колонии может состоять из 3-4 поколений, включая 1-2 взрослых самцов, от 1 до 3 взрослых самок и несколько выводков молодых зверьков. Беременная самка, выкормившая первый выводок, перед рождением второго отселяется в свободную нору. Реже она остаётся в одной норе с первым выводком и выкармливает второй выводок вместе с подросшими молодыми зверьками первого помёта. В сложных группировках две самки могут устраивать гнёзда рядом или же выкармливать детёнышей в одном гнезде (Башенина, 1962; Малыгин, Де-

улин, 1979). Подобные группировки с одним самцом и двумя-тремя самками описаны и другими авторами (Frank, 1954; Boyce, Boyce, 1988).

Самцы и самки могут жить парами, при этом самец проявляет заботу о потомстве (Башенина, 1962; De Jonge, 1983). Молодые особи способны к расселению в возрасте 3 недель, но часто живут вместе значительно дольше. Выводки разного возраста также могут объединяться и жить совместно.

Наблюдения в природе показывают, что участки обитания самцов могут значительно перекрываться, тогда как гнездовые участки самок, как правило, располагаются обособленно один от другого. Площадь индивидуальных участков самцов варьирует от 100 до 1500 м², у самок – от 100 до 600 м² (Карасева, Кучерук, 1954; Никитина, 1972). Перекрывание индивидуальных участков самцов объясняется тем, что их активность не ограничена территорией одной группировки, и они нередко выходят за её пределы (Карасева, 1955; Наумов, 1956; Mackin-Rogalska, 1979). Между взрослыми самцами из разных группировок зачастую возникают агрессивные конфликты.

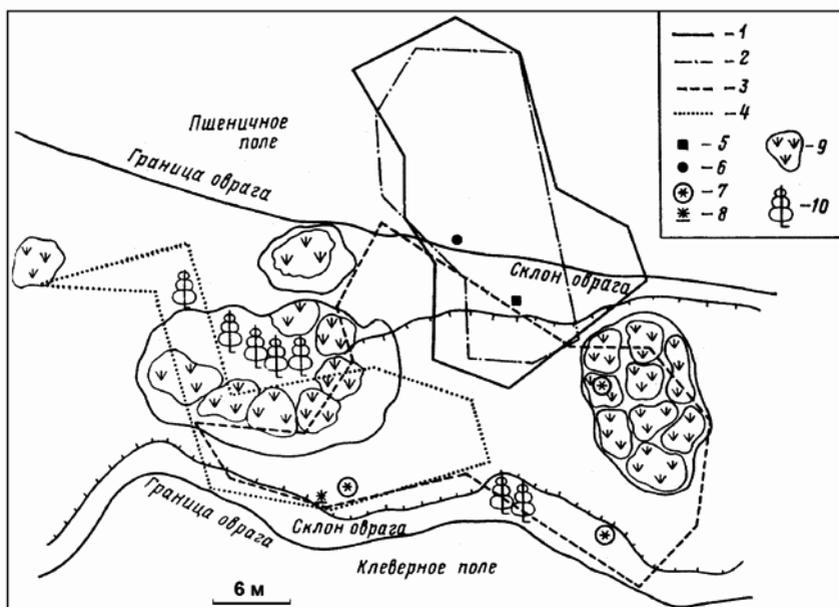


Рис. 2.1.3.6. Границы участков обитания и убежища обыкновенной, *Microtus arvalis*, и восточноевропейской, *Microtus rossiaemeridionalis*, полёвок в одном из совместных поселений на юге Московской области в июле 1983 г. *M. rossiaemeridionalis*: 1, 5 – самец, 2, 6 – самка. *M. arvalis*: 3, 7 – самец, 4, 8 – самка. 9 – кустарник, 10 – деревья (по: Барановский, Охотский, 1988).

Анализ пространственного распределения взрослых и молодых особей позволяет утверждать, что элементарной структурной единицей в поселени-

ях обыкновенной полёвки является семейная группа – пара взрослых особей или самец с двумя-тремя самками и их потомство, занимающие ограниченный по площади участок обитания, эксплуатируемый в течение достаточно длительного периода (Башенина, 1962). Существует, однако, мнение, что самцов не следует включать в состав семейных групп (Frank, 1954). Действительно, парные связи у обыкновенной полевки относительно слабые. Наблюдения в природе показывают, что присутствие самца в норе самки определяется, главным образом, физиологическим состоянием последней, поэтому самец не находится в семейной группе постоянно. Во взаимоотношениях полов у этого вида следует различать два типа связей: устойчивое сексуальное партнёрство, свойственное самкам (каждая самка спаривается только с одним самцом) и полигамия у самцов, спаривающихся с несколькими самками (Зоренко, 1994а). Вместе с тем не следует упускать из виду, что самцы обыкновенной полёвки способны проявлять самую активную заботу о потомстве (Громов, 2013а, 2013б).

На рис. 2.1.3.6 показано взаимное расположение участков взрослого самца и самки обыкновенной полёвки в одном из поселений на юге Московской области (Барановский, Охотский, 1988), где отмечено их совместное обитание с видом-двойником, восточноевропейской полёвкой (*M. rosiaemeridionalis*). Следует отметить, что значительная часть индивидуального участка самца обыкновенной полёвки, равно как и два из трёх основных его убежищ, не были связаны с участком самки. Часть участка последней (среди деревьев и кустарников) находилась за пределами участка самца. Эти особенности структуры участков обитания служат дополнительным свидетельством в пользу относительно слабых парных связей у обыкновенной полёвки.

Наблюдения за искусственной группировкой взрослых особей в неволе вполне согласуются с данными, полученными в природных популяциях (De Jonge, 1983). В состав группировки входили взрослые неродственные особи (4 самца и 4 самки), которых выпустили в помещение размером 3.9×4.6 м с искусственными убежищами, кормушками и поилками. У трёх из четырёх самок в первый же день наблюдений были отмечены спаривания, при этом каждая самка спаривалась с одним постоянным партнёром. Семейные пары существовали в течение всего периода наблюдений (около 5 месяцев), и распались только после гибели одного из партнёров. Одна из пар, занявшая доминирующее положение, оккупировала самые надёжные убежища и преследовала других особей на своей территории. Две другие пары занимали менее надёжные, но отдельные и также охраняемые убежища. Два оставшихся зверька (самец и самка) не имели собственных убежищ и вскоре погибли. Через три недели у самок родились первые выводки, которые благополучно выжили. Все молодые особи достигли половой зрелости. Взрослые самцы в каждой паре постоянно находились с кормящими самками и принимали активное участие в воспитании потомства – обогревали детёнышей в гнезде в отсутствие самки и вылизывали их. Помимо этого самцы прогоняли других особей, которые пытались приблизиться к гнезду.

После рождения первых выводков у самок наступил послеродовой эструс, и они вновь спаривались с самцами, при этом спаривание происходило не с прежними половыми партнёрами, а с другими самцами. По завершении выкармливания первого выводка каждая самка родила второй выводок в том же гнезде. Детёныши из первого выводка продолжали оставаться в одном гнезде с особями-родителями. Агрессивные взаимодействия между членами семейной группы не отмечены.

По мере увеличения числа особей в семейных группах, конкуренция за жизненное пространство возрастала. Численность доминирующей семейной группы увеличивалась быстрее, и она расширила свою территорию за счёт пространства, занимаемого двумя другими семьями. В результате особи из этих семей погибли одна за другой, и доминирующая семейная группа осталась единственной. Через некоторое время в её составе насчитывалось 150 особей, и после этого размножение прекратилось, поскольку самки были не в состоянии нормально ухаживать за детёнышами из-за постоянного присутствия в гнезде множества других особей (De Jonge, 1983).

В природе самые многочисленные и сложные семейные группировки обыкновенной полёвки обнаруживаются в овощных буртах. В таких группировках происходит задержка расселения молодняка, который достигает половой зрелости, но не участвует в размножении. В составе буртовых поселений, в которых насчитывается до 50 особей, присутствуют от 2 до 4 взрослых, не участвующих в размножении самцов и от 4 до 6 взрослых яловых самок. Самцы в буртовых поселениях не размножаются, фактически, до шестимесячного возраста (Зоренко, 1979, 1994а).

Для поселений обыкновенной полёвки в Прибалтике (Зоренко, 1979) характерен минимальный уровень численности весной, когда жилые норы располагаются на значительном расстоянии одна от другой, и на каждую взрослую самку приходится один взрослый самец. Такое соотношение полов приводит к образованию семей, состоящих из пары взрослых особей и их потомства. К осени в составе семьи может насчитываться три поколения молодых зверьков, и её численность увеличивается до 20 особей. Выводки подросшего молодняка живут либо вместе с самкой в одной норе либо отдельно, и при этом не распадаются. Таким образом, на разных фазах репродуктивного цикла состав семей (без учета самцов) может быть следующим: простая семья (самка с одним выводком), сложная семья (самка с двумя-тремя выводками) и сложная семейная группа, объединяющая двух-трёх самок с несколькими выводками. В семейной группе любого состава может быть только один размножающийся самец. Сложные семейные группы образуются, скорее всего, за счёт участия в размножении прибылых самок. Молодые самцы, напротив, выселяются из семей (по крайней мере, многие из них) в период полового созревания. Обычно в составе семьи не встречаются молодые самцы старше 30-40 дней (Зоренко, 1979).

Иная ситуация описана в поселениях обыкновенной полёвки в Западной Германии (Воусе, Воусе, 1988), где на относительно небольшом участке старой залежи (площадью 0.79 га) изучали пространственное распределение

размножающихся самок при высокой и низкой плотности населения: соответственно, 1333 особи/га в июле 1980 г. и 24 особи/га в апреле 1982 г. Исследование показало, что среди размножающихся самок были и особи-одиночки, и группы из двух-трёх особей, обитавших в одной норе, причём групповое (коммунальное) размножение происходило как при низкой, так и при высокой плотности населения. Однако в последнем случае самки, занимающие общий участок обитания, жили в отдельных гнездовых норах. При коммунальном размножении самки занимали сложные норы с запасами корма, несколькими гнездовыми камерами и множеством запасных выходов. Одиночные самки обитали в простых норах, вырытых в плотном каменистом грунте, с единственной гнездовой камерой, без запасов корма и лишь с двумя-тремя выходами. Таким образом, коммунальное размножение самок может быть стимулировано внешними условиями, в частности, мягким грунтом, облегчающим устройство сложных нор.

Взрослые самцы могут жить в отдельной гнездовой норе, но чаще посещают норы разных самок, оставаясь в каждой на некоторое время. Продолжительность совместного обитания самца и самки, как отмечено выше, зависит от физиологического состояния последней. Во время родов самец может находиться с самкой в одном гнезде, вылизывать и обогревать детёнышей. Участие самцов в воспитании потомства подтверждено и лабораторными исследованиями (Громов, 2013а, 2013б).

По мнению многих авторов, размножающиеся самки охраняют занимаемую территорию (Frank, 1954; Reichstein, 1960; Зоренко, 1979; De Jonge, 1983). Полагают также, что самцы, участвуя в агрессивных схватках с соперниками, защищают не территорию, а право на спаривание с самками (Fisler, 1969; Зоренко, 1979, 1994а). Вместе с тем, не исключено, что самец охраняет ограниченное пространство вблизи гнездовых участков самок, равно как и самки, скорее всего, охраняют ближайшие окрестности гнездовой норы. С этим согласуется и то обстоятельство, что в подросших выводках всегда выделяется самец, который один или в паре с матерью активно нападает на чужаков (Зоренко, 1994а).

Авторы исследования, проведённого в Шотландии (Langsdale, Young, 1999), придерживаются иной точки зрения, утверждая, что в репродуктивный период (апрель–сентябрь) в поселениях с высокой плотностью (около 150 особей/га) самки занимают неохранные гнездовые участки в пределах охраняемых территорий самцов. Однако эксперименты с удалением части оседлых самок показали, что территориальное поведение самцов связано, прежде всего, с охраной самок. Удаление оседлых самцов приводило к тому, что освободившуюся территорию занимали самцы-соседи.

В другом исследовании (Heise et al., 1999), установлено, что взрослые самки, находящиеся в родстве, объединяются в группы по 3-4 особи и сообща охраняют свой участок, а охраняемая территория самца включает в себя гнездовые участки нескольких самок. Таким образом, имеются разные и, до некоторой степени, противоречивые мнения относительно территориального поведения обыкновенной полёвки.

Пространственно-этологическая структура с системой индивидуальных и семейно-групповых участков характерна и для общественной полёвки, *Microtus socialis*, населяющей открытые равнинные и низкогорные ландшафты Малой Азии, Сирии, Ирана, Кавказа, Украины, Крыма, Казахстана и некоторых районов Китая. В период размножения для этого вида характерен семейно-групповой образ жизни (Золотухина, 1988; Емельянов, Золотухина, 1990). Семейные группы включают в себя одного взрослого самца, одну или пару размножающихся самок и их потомство, расселение которого происходит при наступлении половой зрелости (Касаткин, 1990, 1995, 1997, 2002; Касаткин и др., 1998; Шилова, Касаткин, 2000). Размножение общественной полёвки, как и многих других зеленоядных видов полёвок, тесно сопряжено с вегетацией растительности, поскольку в зелёном корме содержатся определённые вещества (gonadotropic green plant factor, Bodenheimer, Sulman, 1946), необходимые для активизации половой системы. Потенциально, общественная полёвка способна к круглогодичному размножению, однако в засушливых регионах обычно наблюдается два пика размножения – весенний и осенний (Козлов, 1965; Емельянов, 1988; Касаткин и др., 1998). Для самок этого вида характерна индуцированная (рефлекторная) овуляция (Зоренко, Скиндерская, 1996). Среднее число эмбрионов на одну самку составляет 5.1 (Касаткин, 2002). В благоприятные годы самки приносят 4-5 выводков, в которых бывает от 1 до 13 детёнышей, а в среднем – 4-6 (Зубко, 1962; Башенина, 1977; Емельянов, 1988). Общественной полёвке свойственно инцест-табу, т.е. избегание размножения между близкородственными особями (Зоренко, Капрале, 2003).

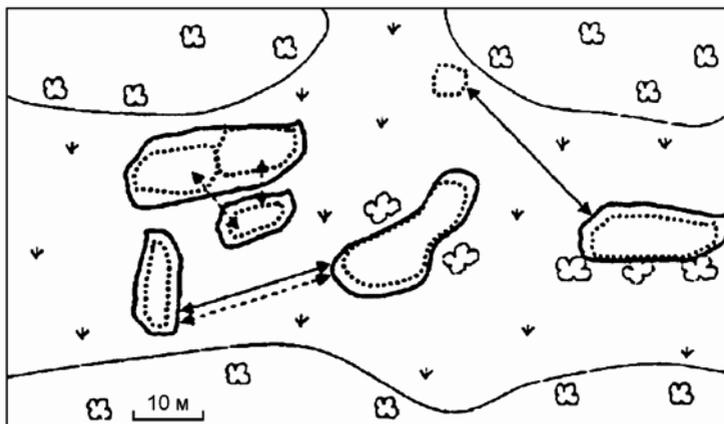


Рис. 2.1.3.7. Границы индивидуальных участков взрослых самцов (сплошные линии) и самок (пунктир) общественной полёвки, *Microtus socialis*, на площадке мечения в Дагестане осенью 1987 г. Стрелками показано посещение взрослыми особями соседних участков (по: Касаткин, 2002).

Пространственная структура поселений общественной полёвки подробно изучена в Дагестане и Калмыкии в 1987-2001 гг. с использованием методики повторных отловов на площадках мечения от 1 до 4 га (Касаткин, 1990, 2002; Шилова, Касаткин, 2000). Исследование показало, что каждая семейная пара или сложная семейная группа занимает обособленную нору или систему нор с прилегающей к ней территорией. Количество выходов из норы достигает 80, а площадь, занимаемая одной норой, варьирует от 10 до 45 м² (Касаткин и др., 1998). На участках семейных пар в течение некоторого времени обитают молодые зверьки из одного-двух выводков. Число членов семейной группы варьирует, но её структура, за редкими исключениями, не меняется. Один из примеров пространственной структуры поселений общественной полёвки показан на рис. 2.1.3.7.

В некоторых поселениях отмечены одиночные самки, занимавшие постоянные норы, а также одиночные самцы, широко перемещавшиеся в пределах поселения и посещавшие участки особей-соседей (рис. 2.1.3.8).

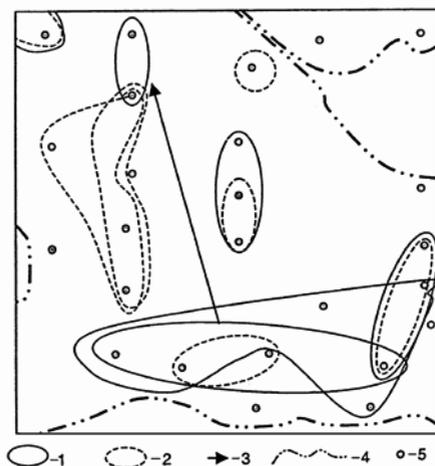


Рис. 2.1.3.8. Взаимное расположение индивидуальных участков взрослых особей общественной полёвки, *Microtus socialis*, на площадке мечения размером 0.25 га осенью 2001 г. в Калмыкии. 1 – участки самцов, 2 – участки самок, 3 – перемещения зверьков, 4 – границы такыров, 5 – места расположения ловушек (по: Касаткин, Неронов, 2005).

В случае гибели или ухода из семейной группы одного из взрослых партнёров (чаще самца), ‘вакансия’ замещается за счёт другой взрослой особи того же пола, пришедшей со стороны (Касаткин, 2002). Если в состав семейной группы входят две самки, то обе занимают отдельные участки обитания с гнездовыми норами. Самец попеременно живёт в норах обеих самок. Размножение молодняка в семейных группах подавлено. После выселения из семьи молодые особи чаще живут поодиночке, пока не найдут

себе пару. Сложившиеся семейные пары общественной полёвки относительно постоянны.

В условиях высокой плотности населения происходило формирование сложных семейных групп, в состав которых могли входить два самца и самка, две пары разнополых особей, самец с тремя самками или пара самок. Каждая такая группа занимала одну нору. Подобную, не вполне типичную для этого вида ситуацию, вызывает, по-видимому, нехватка пригодных для заселения нор (Касаткин, 2002; Касаткин, Неронов, 2005).

В целом можно утверждать, что семейные группы общественной полёвки – относительно устойчивые образования с ярко выраженным территориальным консерватизмом. Некоторые взрослые особи (среди них – чаще самцы) регулярно предпринимают попытки проникновения на территорию соседних семей и обследуют их норы. Такие ‘экскурсии’, вероятно, способствуют образованию новых брачных пар и заполнению ‘вакансий’ в неполных семейных группах. Около 10% населения в популяциях общественной полёвки составляют особи, совершающие дальние миграции (на расстояние до 2 км и более). Среди них отмечены как размножающиеся самцы, так и самки в состоянии эструса (Касаткин, 2002). Однако основную массу мигрантов представляют молодые особи (Золотухина, 1980).

Территориальные и внутригрупповые отношения у общественной полёвки подробно изучены при наблюдениях за группировками этого вида в открытых вольерах площадью 400 м² (Громов, 2001а, 2003а, 2008). В июне 2001 г. в одну из таких вольер запустили группу молодых особей (трёх самцов и трёх самок из двух разных выводков) в возрасте около 2 месяцев. В июле, за две недели до начала наблюдений, в вольеру выпустили еще трёх молодых особей в возрасте 2.5 месяца (двух самцов и самку из одного выводка) и 8 детёнышей (5 самцов и 3 самки из двух разных выводков) в возрасте около 4 недель. К началу наблюдений обнаружилось, что из 9 полувзрослых особей, выпущенных в вольеру в разные сроки, остались только 5, в том числе 4 зверька (2 самца и 2 самки) из одного выводка и один из полувзрослых самцов, посаженных месяцем позже. Особи из одного выводка образовали две семейные пары, занимавшие отдельные охраняемые территории, поделившие пространство вольеры на две неравные части. Пара, занимавшая большую часть вольеры (самец №2 и самка №3), вскоре принесла потомство. Точно установить отцовство не удалось, поскольку самка №3 могла спариваться с другими самцами, в том числе с одиночным самцом, который не имел собственного участка обитания и скрывался от других особей в норах на периферии вольеры.

Восемь детёнышей, посаженных в вольеру за две недели до начала наблюдений, объединились в одну группу и мирно сосуществовали с семейной парой, оккупировавшей большую часть вольеры (самец №2 и самка №3). Поначалу все особи в этой сложной группировке занимали общую гнездовую нору, расположенную в центре участка семейной пары. В возрасте около 2 месяцев молодые особи рассредоточились по вольере, и социальные связи между ними ослабли.

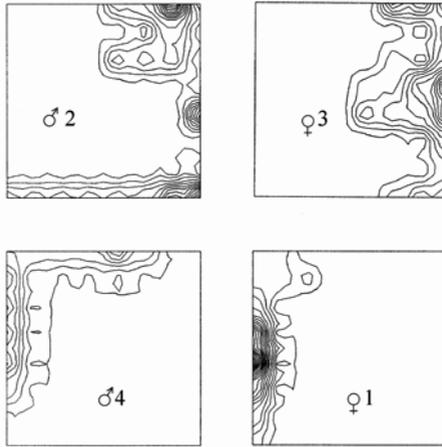


Рис. 2.1.3.9. Структура использования пространства взрослыми особями общественной полёвки, *Microtus socialis*, в вольере 20×20 м. Данные регистраций особей в квадратах вольеры обработаны с помощью компьютерной программы SURFER 4.03. Семейная группа I: самец №2 и самка №3; семейная группа II: самец №4 и самка №1. Высокая плотность концентрических линий указывает на центры активности зверьков.

Структура использования пространства двумя семейными парами в вольере, сложившаяся к завершению первого цикла наблюдений, показана на рис. 2.1.3.9. Взрослые особи одного пола занимали практически разобщённые участки обитания. Соответственно, обособленными были и семейно-групповые территории. В пределах каждой из них выделялись два-три наиболее интенсивно используемых локуса, где располагались гнездовые норы. Семейные пары использовали общие гнёзда.

В конце сентября наблюдения были прекращены и возобновились в апреле следующего года. К тому времени вольерная группировка сократилась до шести особей, и в ней остались лишь 3 самца и 3 самки из двух выводков детёнышей, выпущенных в вольеру летом 2001 г. Очередной цикл наблюдений был начат 20 апреля и завершён 19 сентября 2002 г. По невыясненным причинам размножение в вольерной группировке задержалось до середины лета: первые спаривания были зарегистрированы только 4 июля, а первый выводок появился на поверхности 11 августа. Структура использования пространства в вольерной группировке до начала размножения показана на рис. 2.1.3.10.

Следует отметить, что до начала размножения относительная пространственная обособленность была только у самцов, тогда как самки занимали один в значительной степени обобществлённый участок обитания. О характере взаимодействий между особями можно судить только в самых общих чертах, поскольку их активность вне нор была минимальной, и с 20 апреля

по 4 июля зарегистрировано только 11 социальных контактов. Все они были миролюбивыми и ограничивались, в основном, взаимным обнюхиванием или следованием одного зверька за другим. И самцов, и самок можно было видеть выходящими после очередного периода отдыха из одной норы, либо выбегающими поочерёдно за кормом из одного выхода.

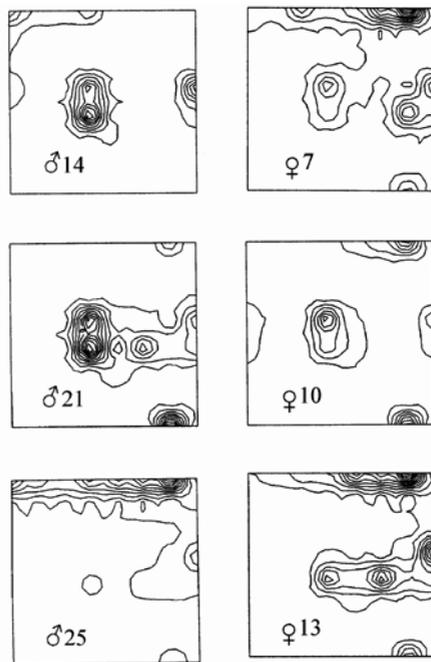


Рис. 2.1.3.10. Структура использования пространства в вольерной группировке общественной полёвки, *Microtus socialis*, до начала размножения. Обозначения как на рис. 2.1.3.9.

С началом сезона размножения взаимоотношения между особями радикально изменились. Взаимодействия перестали быть толерантными, а впоследствии сменились ярко выраженной агрессией при встрече особей одного пола. В результате агрессивных конфликтов, связанных, в первую очередь, с переделом территории, одна из трёх самок погибла. Из оставшихся особей сформировались две семейные пары, каждая из которых заняла свою часть вольеры. Одиночный самец, лишённый пары, не имел собственной территории и скрывался от преследования на периферии вольеры. Такая территориальная структура сформировалась в группировке к середине июля и сохранялась до конца наблюдений в сентябре. Зверьки продолжали вести скрытный образ жизни, и в течение третьего цикла наблюдений (с началом

сезона размножения) было зарегистрировано всего лишь 6 прямых контактов между взрослыми особями одного пола (2 – между самцами и 4 – между самками). Все контакты были агрессивными. Как следствие агонистических взаимодействий, семейные пары занимали слабо перекрывающиеся участки обитания. Территориальная структура вольерной группировки в августе–сентябре стала, фактически, такой же, как летом 2001 г. (рис. 2.1.3.10).

Более подробные данные, характеризующие поведение общественной полёвки в репродуктивный период, были получены в наблюдениях, проведённых с 15 апреля по 10 августа 2002 г. в другой вольере, куда в начале апреля выпустили группу из восьми перезимовавших неродственных особей (4 самцов и 4 самок). В этой группировке удалось зарегистрировать 319 элементарных социальных актов. Взаимодействия между взрослыми особями одного пола были, в основном, агрессивными. Один из четырёх самцов исчез через несколько дней после начала наблюдений и, по всей видимости, погиб. Среди оставшихся трёх самцов выделилась пара сильнейших. Они поделили пространство вольеры на две неравные части, и каждый контролировал свою территорию. Третий самец, не имевший своей территории, скрывался во временных норах. Три самки также заняли отдельные гнездовые норы, поделив пространство вольеры на три обособленных участка. Четвёртая самка не имела ни собственного участка, ни постоянной норы. Таким образом, через неделю после начала наблюдений в вольере образовалась одна сложная семейная группа (самец №4 и две самки, №1 и №6, каждая из которых занимала отдельный гнездовой участок в пределах общей территории, контролируемой самцом №4) и одна семейная пара (самец №12 и самка №13), занимавшая меньшую по площади территорию. Два зверька (самец №8 и самка №9) не имели своей территории.

В середине мая были отмечены спаривания всех трёх самцов с самкой №9, а также спаривания самки №13 не только с самцом своей пары (№12), но и с самцом №8. Таким образом, несмотря на формирование семейных групп, моногамных спариваний не было.

Структура вольерной группировки оставалась без изменений до 8 июня, когда самка №13 исчезла (по неизвестной причине). К этому времени у неё родились детёныши, которым исполнилось около недели. Место исчезнувшей самки №13 заняла самка №9, ранее занимавшая временные норы на границе участков двух территориальных самок (№1 и №6). Никаких перестроек в территориальной структуре в связи с изменением состава одной из семейных групп не произошло, и она оставалась, фактически, неизменной до конца наблюдений (рис. 2.1.3.11): большую часть вольеры занимала сложная семейная группа (самец №4 с двумя территориальными самками №1 и №6), меньшую – семейная пара (самец №12 и самка №9).

О характере взаимодействий между взрослыми особями можно судить по гистограммам (рис. 2.1.3.12), на которых суммированы все контакты, зарегистрированные в вольерных группировках. Значительную часть из них составляли контакты во второй группировке, где зафиксированы все спаривания между самцами и самками (в общей сложности – 11).

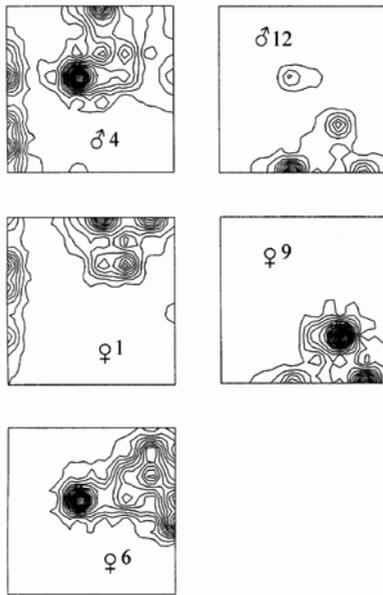


Рис. 2.1.3.11. Структура использования пространства в вольерной группировке *Microtus socialis*, в июле–сентябре 2002 г. Семейная группа I: самец №4 и две территориальные самки (№1 и №6); семейная группа II: самец №12 и самка №9. Обозначения как на рис. 2.1.3.9.

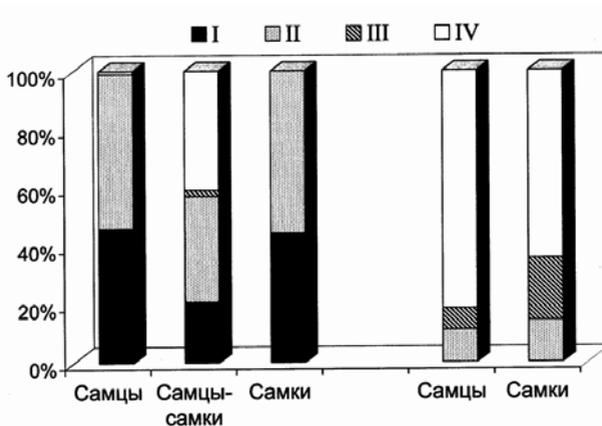


Рис. 2.1.3.12. Соотношение различных форм взаимодействий, инициированных в вольерных группировках общественной полёвки, *Microtus socialis*, в однополых и разнополых диадах. Столбики слева – особи-соседи, справа – члены семейных групп. Взаимодействия: I – агрессивные, II – избегание контактов, III – ритуализованные агонистические, IV – миролюбивые.

Во взаимодействиях самцов преобладали агрессивные акты и избегание контактов (соответственно, 45.2 и 52.9%). Миролобивые и ритуализованные агонистические взаимодействия практически отсутствовали: за весь период наблюдений отмечен единственный назо-назальный контакт. Во взаимодействиях между самками также зарегистрированы только агрессивные элементы поведения (44.4%) и избегание контактов (55.6%).

У самок во взаимодействиях с самцами из других семейных групп отмечены равные доли миролюбивых (41.7%) и агрессивных контактов (41.7%). В одном случае зарегистрировано боксирование. У самцов в контактах с “чужими” самками зарегистрированы либо миролюбивые взаимодействия (40%), либо избегание контактов (60%).

Иное соотношение контактов обнаруживается при анализе взаимодействий между особями в семейных парах и группах. Здесь преобладали миролюбивые взаимодействия, инициированные преимущественно самцами (81.5%) и несколько реже – самками (64.3%). Ритуализованные агонистические взаимодействия, инициированные, в основном, самками, составляли значительно меньшую долю (21.4%), а агрессивные контакты не отмечены вовсе. Следует, однако, указать на достаточно высокую долю избегания контактов с партнёрами – 11-14%.

Взрослые размножающиеся самки, как отмечено выше, занимали обособленные участки обитания даже в условиях ограниченного пространства вольеры. Большую часть времени в периоды активности они проводили вблизи гнездовых нор, но периодически обследовали всю территорию своих участков. Изредка самки предпринимали вылазки на участки соседней-соседей, где обследовали, в основном, гнездовые норы. Во время таких “разведывательных рейдов” могла произойти встреча с хозяйкой соседнего участка, которая заканчивалась схваткой или преследованием, либо зашедшая на чужую территорию самка своевременно ретировалась во избежание встречи с хозяевами территории. Преследования, если таковые происходили, были непродолжительными и прекращались, как правило, в нескольких метрах от гнездовой норы. Таким образом, самки охраняли в первую очередь пространство вокруг своего основного убежища, но не весь участок. Ритуализованные пограничные демонстрации, характерные для многих грызунов с хорошо выраженной охраной территории (Громов, 2005б), у самок общественной полёвки не отмечены.

Территориальное поведение взрослых самцов не отличалось от поведения самок, за исключением того, что они чаще посещали соседние участки в поисках контактов с особями другого пола. Как отмечено выше, самки могли спариваться не только с самцом своей пары, но и с самцами-соседями. Однако успех последних в спариваниях был ограниченным, поскольку хозяйка участка во многих случаях агрессивно реагировала на чужаков.

У самцов, в отличие от самок, зарегистрированы так называемые челночные преследования, когда соперники менялись ролями при пересечении границы между их участками. Такие взаимодействия, которые, с некоторыми оговорками, можно отнести к пограничным ритуализованным демонст-

рациям (Громов, 2005б), были непродолжительными и прекращались после нескольких, обычно двух-трёх, взаимных (челночных) преследований. Если же хозяин участка заставал чужака вблизи своей гнездовой норы (т.е. в пределах “ядра” охраняемой территории), он лишь отгонял его на несколько метров. Эти наблюдения свидетельствуют о том, что взаимоотношения между взрослыми особями одного пола в период размножения основаны на территориальном доминировании.

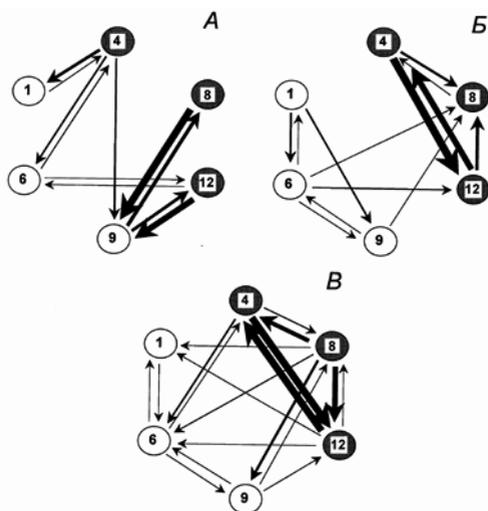


Рис. 2.1.3.13. Социограммы взаимодействий между взрослыми особями в одной из вольтерных группировок общественной полёвки, *Microtus socialis*. *A* – миролюбивые контакты, *Б* – агрессивные взаимодействия, *В* – избегание контактов. Самцы выделены серым цветом. Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных социальных актов.

Дополнительной иллюстрацией к описанию социальной организации служат социограммы (рис. 2.1.3.13). Они наглядно демонстрируют наличие антагонизма в отношениях между взрослыми особями одного пола, проявляющегося в агрессивных взаимодействиях (рис. 2.1.3.13, *Б*), наравне с тенденцией избегания прямых контактов (рис. 2.1.3.13, *В*). Отсутствие выраженной асимметрии указывает на эквипотенциальный характер этих взаимодействий, свойственный отношениям территориального доминирования. Миролюбивые контакты отмечены, преимущественно, в семейных парах и группах (рис. 2.1.3.13, *A*).

Детёныши, появившиеся в этой вольтерной группировке во второй половине мая, первые две недели не отходили далеко от выводковых нор. Позднее они стали осваивать окружающее пространство, но избегали заходить

на участки других взрослых самок. Контакты между детёнышами в семейных группах были, в основном, миролюбивыми и в единичных случаях – агонистическими. Взаимодействия с особями–родителями также были чаще миролюбивыми, но иногда детёныши скрывались в норе при приближении взрослых особей. Последние при встрече с детёнышами обычно мирно их обнюхивали.

В начале июля взрослый самец №4 начал настойчиво преследовать молодых самцов, достигших возраста 1.5-2 месяцев, и молодые зверьки были вынуждены скрываться от него во временных норах на периферии семейно-группового участка. При встрече с чужими молодыми зверьками взрослые особи чаще всего уходили от контакта, изредка преследовали молодых. В четырёх случаях зарегистрированы атаки и выпадения молодых зверьков на взрослых чужаков.

Признаков, указывающих на существование иерархической организации в семейных группах общественной полёвки, не обнаружено. Взаимодействия между взрослыми и молодыми особями, за исключением описанных выше агрессивных контактов взрослого самца с молодыми самцами, были нейтрально-миролюбивыми, с отсутствием явно выраженной асимметрии. Подросшие молодые зверьки редко контактировали с особями–родителями и предпочитали занимать отдельные норы, особенно после появления вторых выводков.

Наблюдения за вольерными группировками общественной полёвки позволили, таким образом, проследить генезис территориальных и социальных отношений у этого вида на протяжении годового репродуктивного цикла. Группировка перезимовавших зверьков до начала размножения занимала в значительной степени обобществлённый участок обитания, в пределах которого индивидуальные участки самок перекрывались, охрана территории отсутствовала, и взаимодействия между особями одного пола были толерантными. С началом размножения эта группировка распалась, и образовавшиеся семейные пары заняли отдельные, относительно изолированные и охраняемые участки обитания. В репродуктивный период отношения между взрослыми особями одного пола проявлялись в агрессивной форме, либо сводились к взаимному избеганию контактов.

Таким образом, основным механизмом территориальной изоляции семейно-групповых участков у общественной полёвки служит агрессивное поведение. Самцы охраняют территорию, занимаемую семейной парой или семейной группой, в которой самки также занимают обособленные и охраняемые участки обитания. Активнее всего охраняется “ядро” участка, т.е. пространство вокруг гнездовой или выводковой норы. Чётких границ между участками особей–соседей не существует, за исключением ситуаций, когда они располагаются рядом в условиях высокой плотности населения либо в вольерах.

Семейные группы общественной полёвки можно назвать слабо консолидированными, поскольку социальные связи между особями–родителями и их потомством быстро ослабевают. Внешне это проявляется в виде про-

странственного рассредоточения молодых зверьков в результате нарастания напряжённости в отношениях с взрослыми самцами. В естественных поселениях это приводит к полному распаду выводков и переходу молодых особей к самостоятельному существованию. В семейных группах нет явно выраженных доминантов или лидеров, кроме взрослых особей, за которыми остается прерогатива размножения. Относительное постоянство семейных пар у общественной полёвки способствует тому, что заботу о потомстве проявляют не только самки этого вида, но и самцы (Громов, 2007а, 2013а).

Среди наземных белчиц (сем. Sciuridae) к рассматриваемой категории видов можно отнести луговую собачку Гуннисона, *Cynomys gunnisoni*, распространённую в юго-западных районах США (Longhurst, 1944). Размножение этого вида, характеризующегося исключительно дневной активностью, начинается в июне. Беременность длится 27-33 дня. Среднее число детёнышей в выводке – 3.9 ($n = 55$), а максимальное, судя по числу эмбрионов – 8. Кормящие самки встречаются до третьей декады июля. Детёныши после рождения не выходят из норы в течение 3 недель, и это используется как показатель длительности молочного вскармливания. Через неделю после выхода из норы они полностью переходят на самостоятельное питание. Взрослая самка после выхода детёнышей на поверхность оставляет их в старой гнездовой норе, а сама переселяется в свободную нору либо роет себе новую. Детёныши остаются в старой гнездовой норе в течение 2-3 недель, а затем расселяются по ближайшим свободным норам (Longhurst, 1944).

Взрослые самцы и самки, а также годовалые особи демонстрируют признаки территориального поведения и преследуют других особей своего вида, приближающихся к норам (Longhurst, 1944; Verdolin, 2007). Вместе с тем, как показывают наблюдения, несколько взрослых самцов могут относительно мирно кормиться рядом друг с другом, если они находятся вдали от своих нор. В конце июня самцы начинают держаться обособленно, и эта тенденция ещё более усиливается в августе. Годовалые самцы обычно живут поблизости от взрослых самок с выводками.

Более подробное исследование, проведённое в штате Колорадо в 1965-1966 гг. (Fitzgerald, Lechleitner, 1974), показало, что элементарные внутрипопуляционные группировки луговой собачки Гуннисона фактически представляют собой семейные группы (авторы исследования называют их “кланами”), которые объединяют чаще всего пару взрослых особей с потомством либо самца с двумя-тремя самками и их выводками. В состав наиболее сложных семейных групп могут входить до 4 взрослых самцов. По мнению некоторых исследователей (Travis, Slobodchikoff, 1993), в таких группах размножается только пара особей-основателей, а другие взрослые особи – это не расселившееся и не участвующее в размножении потомство. В составе сложных семейных групп, помимо нескольких взрослых самцов, могут находиться от 1 до 5 взрослых самок, до 8 годовалых самцов, от 1 до 4 годовалых самок и до 5 выводков (Rayor, 1988, Travis, Slobodchikoff, 1993; Travis et al., 1995, 1996; Verdolin, 2007).

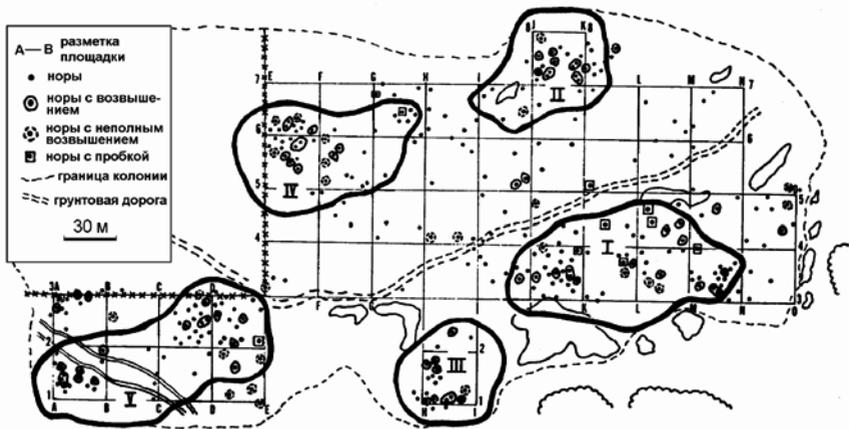


Рис. 2.1.3.14. Пространственная структура одного из поселений луговой собачки Гуннисона, *Synomys gunnisoni*, с пятью семейно-групповыми участками (I-V) (по: Fitzgerald, Lechleitner, 1974, с изменениями).

Каждая семейная группа охраняет свою территорию, границы которой, однако, чётко не определены, и члены соседних семейных групп могут периодически кормиться на участках общего пользования. Взрослые самки и сеголетки обычно кормятся в пределах охраняемой зоны, тогда как взрослые самцы чаще выходят за границы участков и кормятся на нейтральной территории между соседними группировками (рис. 2.1.3.14). Чужак, зашедший на охраняемую территорию, немедленно изгоняется её хозяевами. Последние охраняют, однако, не всю территорию, занимаемую семейной группой, а лишь пространство вблизи нор и наиболее предпочитаемые места кормёжки самок и сеголеток. У особей-соседей нередко возникают конфликты при встрече на нейтральной территории. Пространственная структура поселений (колоний) луговой собачки оставалась практически неизменной на протяжении длительного периода, по крайней мере, более года, и миграционные процессы не оказывали на неё заметного влияния (Fitzgerald, Lechleitner, 1974).

Генетические исследования свидетельствуют о том, что более 60% детёнышей в выводках *S. gunnisoni* не являются потомками взрослого самца, или нескольких взрослых самцов, входящих в состав семейной группы. Иными словами, самки луговой собачки Гуннисона часто спариваются с самцами из соседних семейных групп (Travis et al., 1995, 1996; Haynie et al., 2003; Verdolin, 2007). Следовательно, в основе формирования социальной структуры и системы спаривания у этого вида лежат разные механизмы естественного отбора (Verdolin, 2007). Тем не менее, бытует мнение, что репродуктивная стратегия самцов луговой собачки Гуннисона связана преимущественно с охраной самок (female defense strategy), и именно ею опре-

деляется социальная структура группировок (Fitzgerald, Lechleitner, 1974; Rayor, 1988; Hoogland, 1999).

Что касается социальной организации семейных групп, то её главная особенность заключается в толерантности, которая сочетается с отсутствием строгой иерархии и поведенческих ролей. Инициаторами социальных взаимодействий в семейных группах выступали, как правило, взрослые самки. Контакты, в основном, были парными, и вовлечение других особей во взаимодействия партнёров происходило крайне редко. В состав двух семейных групп входили несколько взрослых самцов, и взаимоотношения между ними были вполне миролюбивыми. В одной из групп самцы могли собираться в общей норе, тогда как в другой группе они предпочитали занимать обособленные норы, и контакты между ними были редкими.

В конфликты, возникавшие при встрече членов соседних семей на нейтральной территории, чаще всего были вовлечены взрослые самцы (63%). Агрессивные взаимодействия между ними ограничивались, как правило, преследованием на короткое расстояние, а схватки наблюдали лишь в единичных случаях.

Взаимодействия между взрослыми самцами и самками в семейных группах были, как правило, миролюбивыми. Однако кормящие самки не допускали в нору с детёнышами других членов своей группы. В конфликтных ситуациях, возникавших во время кормёжки, самцы обычно одерживали верх над самками. Взаимные чистки были крайне редкими. Между взрослыми самками, входящими в состав одной семейной группы, поддерживались миролюбивые или нейтральные отношения без явно выраженного доминирования (за исключением ситуаций, когда они охраняли гнездовые норы с детёнышами). При встрече самки обнюхивали друг друга (чаще всего отмечали назо-назальный контакт) и нередко скупчивались (сидели бок о бок) вблизи выхода из норы.

Детёныши первые две недели после выхода из выводковой норы не отходили далеко от своего убежища. В этот период у них отмечались скупивания с матерью вблизи норы и игры, в которых принимала участие и самка. В игровом поведении преобладали элементы ритуализованной агрессии и попытки к садкам, инициированные детёнышами. Агрессивные конфликты возникали редко (в основном, из-за корма). Частота игровых контактов в течение лета снижалась, и к середине августа игры между сеголетками прекратились.

Взрослые самки проявляли терпимость к подросткам детёнышам на протяжении всего периода наблюдений. Взрослые самцы, напротив, зачастую преследовали молодых особей во время кормёжки. Схватки между сеголетками и взрослыми особями в семейных группах не отмечены, однако взрослые члены группы преследовали чужих детёнышей при встрече на нейтральной территории.

В исследовании, проведённом в 1979-1981 гг. в штате Колорадо (Rayor, 1988), сравнивали характеристики использования пространства и особенности поведения особей в двух поселениях, различавшихся по обилию кормов.

В поселении I (на площадке мечения размером 3.4 га со скудными кормовыми ресурсами), в отличие от поселения II (площадью 1.1 га с обилием кормов), у сеголеток обнаружили дефицит массы тела, более низкую скорость роста, а также задержку полового созревания и последующего расселения. Существенные различия в размерах индивидуальных участков, связанные с полом и возрастом особей, входивших в состав семейных групп, отсутствовали: в поселении I площадь участков обитания составляла в среднем 774 м^2 ($n = 14$), в поселении II – 684 м^2 ($n = 26$). Не обнаружено различий и по другим показателям, характеризующим пространственную и социальную структуру. В частности, степень перекрыwania участков обитания взрослых самок в семейных группах была одинаковой. В обоих поселениях детёныши из разных выводков объединялись, когда выходили из нор на поверхность. Взрослые члены семейных групп и годовалые особи принимали активное участие в охране территории. Единственное различие касалось того, что в поселении II, где некоторые годовалые самки были половозрелыми, степень перекрыwania участков взрослых и годовалых самок была более низкой, чем в поселении I, хотя соотношение миролюбивых и агонистических взаимодействий между самками было одинаковым в обоих поселениях. В целом, несмотря на существенные различия между двумя поселениями в темпах роста и развития молодняка, общие характеристики пространственной и социальной организации семейных группировок оказались сходными (Raog, 1988).

Однако, по-видимому, всё же существует зависимость между распределением и обилием кормов и составом семейных групп. Исследование, проведенное в 1988-1989 гг. в штате Аризона (Travis, Slobodchikoff, 1993), показало, что при равномерном распределении скудных кормов чаще встречались семейные пары, тогда как при обилии кормов, распределённых мозаично, преобладали сложные семейные группы, объединявшие самца с двумя-тремя самками. В сложных семейных группах взрослые особи, в том числе и самки, охраняли не только гнездовые норы, но и кормовые участки. В моногамных семьях территориальное поведение свойственно, в основном, самцам, охраняющим самок.

Один из видов грызунов, встречающийся на южноамериканском континенте (в полупустынях Аргентины) и относящийся к рассматриваемой категории – патагонская мара, *Dolichotis patagonum* – характеризуется некоторыми специфическими чертами социальной организации. Мара – крупный грызун весом около 8 кг, по внешнему виду напоминающий мелкое копытное животное. Самки этого вида приносят 1-2 выводка в год, и в каждом обычно бывает два детёныша (в 70% случаев), реже – один (в 25% случаев) или трое детёнышей (5% выводков); крайне редко в выводке может быть 4 детёныша. Период эструса очень короткий – около получаса, и повторяется раз в 3-4 месяца (Dubost, Genest, 1974; Genest, Dubost, 1974; Taber, Macdonald, 1992a, 1992b).

В исследовании, проведённом в 1971-1972 гг. на территории огороженного лесопарка площадью около 10 га и посвящённом изучению простран-

ственно-этологической структуры поселений мары (Dubost, Genest, 1974; Genest, Dubost, 1974), установлено, что у этого вида существуют относительно прочные парные связи. Самец и самка держатся вместе, не отходят далеко друг от друга (средняя дистанция между партнёрами составляла 7.2 м, $n = 479$, Taber, Macdonald, 1992a), и один партнёр обычно следует за другим. Самка чаще играет роль лидера, однако лидерство проявляется в пассивной форме, поскольку самка никак не реагирует на то, что самец время от времени отлучается по своим делам.

Партнёры способны узнавать друг друга лишь на относительно небольшой дистанции (в пределах нескольких метров), поэтому самец, чтобы не потерять свою самку среди прочих других, вынужден постоянно сопровождать её. Индивидуальному опознаванию способствует светлое пятно на крестце (так называемое “зеркало”), которое имеется у всех половозрелых особей. Во время пастьбы самец и самка постоянно обмениваются тихими голосовыми сигналами, слышимыми лишь на близком расстоянии, и это также принуждает их не отходить далеко друг от друга. При столь отчётливо выраженной аудиовизуальной связи непосредственные контакты между партнёрами очень редки и ограничиваются обнюхиванием ано-генитальной области, копуляцией или скупиванием. Взаимные чистки не отмечены.

Самец не терпит присутствия других особей своего пола в радиусе 10 м от самки. При приближении соперника он принимает угрожающую позу и метит территорию секретом анальных желез, а самку – мочой (von Kirshofer, 1960). Если эти действия не отпугивают соперника, самец приближается к нему с опущенной головой и атакует. После схватки чужак обычно ретируется, и самец некоторое время преследует его, а затем возвращается к самке и вновь метит её и ближайшую территорию.

Запаховая маркировка у самцов мары связана не только с территориальным поведением (охраной некоторого пространства вокруг самки), но и служит своеобразной формой монополизации полового партнёра. Поскольку каждая семейная пара перемещается в пределах некоторого ограниченного пространства, и охраняемая зона также двигается вместе с ней, некоторые исследователи для обозначения этой зоны употребляют термин “мобильная территория” (Genest, Dubost, 1974; Taber, Macdonald, 1992a).

В связи с тем, что все семейные пары, входящие в состав одной колонии, кормятся на одних и тех же участках, отдыхают в одних и тех же местах (рис. 2.1.3.15) и пользуются общими норами, пространственная структура поселения мары представляет собой постоянно меняющуюся мозаику “мобильных территорий”, охраняемых каждой парой.

Сезонные участки обитания семейных пар, площадью от 98 до 193 га, значительно перекрываются, но суточные участки (площадью около 1 га) полностью обособлены, по крайней мере, в естественных условиях (Taber, Macdonald, 1992a).

Социальная связь между партнёрами поддерживается длительное время, и семейные пары распадаются обычно только после гибели одного из партнёров. У некоторых самцов, имеющих постоянных партнёрш, возникают

кратковременные связи с другими самками, но они через некоторое время обязательно возвращаются к своим постоянным партнёрам. Такие временные связи отмечаются только в период спариваний, когда рецептивные самки привлекают самцов из других пар, и в этот период между самцами, соперничающими за самок, происходят ожесточённые схватки. Самец, имеющий постоянную пару, неизменно становится победителем в схватках с одиночными самцами благодаря более высокой мотивации в присутствии своего полового партнёра.

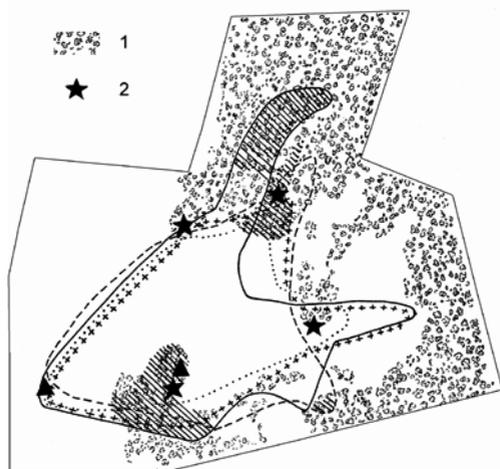


Рис. 2.1.3.15. Участки обитания, используемые четырьмя семейными парами патгонской мары, *Dolichotis patagonum*, на территории лесопарка Vranféré площадью около 10 га в августе-сентябре 1971 г. 1 – лесистая территория парка, 2 – кормушки с подкормкой; штриховкой выделены места ночного отдыха (по: Dubost, Genest, 1974, с изменениями).

Моногамные социальные отношения (но не спаривания!) у мары поддерживаются даже в условиях, благоприятствующих образованию полигамных группировок, например, при существенном сдвиге полов в пользу самок. В этих условиях самцы посещают на короткое время одиночных самок и спариваются с ними, но затем возвращаются к своим постоянным партнёрам.

Несмотря на существование прочных парных связей, самцы мары не принимают участия в воспитании потомства. Роды, как показывают наблюдения, происходят вне норы (Dubost, Genest, 1974; Taber, Macdonald, 1992b). Незадолго до рождения детёнышей самка выкапывает неглубокую нору или находит другое подходящее убежище. Новорожденные детёныши, оставленные матерью у входа в нору, обсыхают и заползают внутрь норы. В возрасте до 3-6 недель они покидают нору 3-4 раза в сутки, когда самка прихо-

дит покормить их молоком. В возрасте от 4 до 13 недель они залезают в нору только для ночёвки, а остальное время следуют за особями–родителями. Период молочного вскармливания заканчивается, когда детёнышам исполняется 14 недель, и в этом возрасте они больше не нуждаются в каком-либо убежище (Ganslosser, Wehnelt, 1997).

Наблюдения за группой, состоящей из двух самцов (взрослого и молодого) и трёх взрослых самок в вольере площадью около 500 м² с четырьмя искусственными убежищами, показали, что в июле–августе между особями часто происходили стычки: в 62% случаев самки преследовали друг друга ($n = 32$), и в 38% случаев взрослый самец преследовал самок. Почти во всех ситуациях преследование отмечали во время пастьбы, и агрессивные взаимодействия нередко сопровождались укусами (MacNamara, 1980).

В сентябре в вольере обнаружили свежеврытую нору с выходом шириной 25 см и высотой 7.5 см, и из неё в конце сентября вышел первый выводок из двух детёнышей, возраст которых составлял менее суток. Через 23 дня из норы вышел второй выводок, в котором также было два детёныша. После рождения второго выводка детёныши, родившиеся первыми, всё светлое время суток проводили вне норы и возвращались в неё только на время ночного отдыха.

Детёныши мары рождаются зрелыми и могут потреблять твёрдую пищу уже вскоре после появления на свет. Наблюдения показали, что в двухдневном возрасте они выходили из норы и грелись на солнце в течение нескольких часов, располагаясь в 10 м от выхода, а в возрасте около недели проводили вне норы большую часть времени. Взрослые самки отгоняли чужих детёнышей, толкая их головой, если те приближались к ним во время пастьбы. Детёныши с первого дня рождения находятся в норе без матери, которая несколько раз в сутки приходит, чтобы покормить их. Она останавливается у входа и издает специфический звук, услышав который, детёныши выби­раются из норы и устремляются к матери. В вольере выводки двух кормящих самок находились в одной норе, однако каждая самка кормила только своих детёнышей (MacNamara, 1980).

Во время родов и по их окончании самец не проявлял никаких признаков агрессии по отношению к самкам. В периоды кормления детёнышей молоком он нередко находился поблизости от самки. Однажды самец атаковал яловую самку, которая укусила детёныша. Он терпимо относился к детёнышам, когда они подходили к нему, обнюхивали и лизали. Такое поведение самцов мары можно рассматривать как проявление определённой родительской заботы.

Исследования, проведённые в 1981-1988 гг. на полуострове Вальдес (Taber, Macdonald, 1992a, 1992b), показали, что при определённых условиях выводковые норы разных семейных пар могут размещаться относительно компактно, так что образуются кластеры (“городки”) из нескольких нор, располагающихся на расстоянии не более 20 м одна от другой. Дистанция между соседними “городками” варьировала от 50 до 500 м. В наиболее крупных “городках” находились детёныши нескольких семейных пар (мак-

симум – до 20), при этом в некоторых норах скапливалось до 14 детёнышей одновременно. В этих условиях отмечали коммунальное выкармливание потомства, когда любая самка, подходившая к выводковой норе приблизительно раз в сутки (всегда в дневное время), вынуждена была кормить не только своих, но и чужих детёнышей (максимум – четырёх). Следует, однако, отметить, что многие самки отличали своих детёнышей от чужих, если размеры тех и других существенно различались, и отдавали им предпочтение при кормёжке: среднее время сосания молока собственными детёнышами составляло 28.8 мин, а чужими – 1.9 мин. Более того, некоторые самки агрессивно реагировали на чужих детёнышей.

Коммунальное выкармливание детёнышей у мары считают побочным эффектом, обусловленным спецификой размножения этого вида. Норы, как уже отмечено выше, используются только детёнышами. Самка может самостоятельно вырыть нору перед наступлением родов, но нередко находит уже готовое убежище для своего потомства, которое может быть либо пустующим, либо уже занятым. Ситуация с поиском готовых убежищ облегчается, если имеется участок территории с мягким грунтом, наиболее подходящим для рытья нор (как на п-ве Вальдес). Поскольку роды в поселениях мары происходят асинхронно, и взрослые особи не контролируют занятость норы, в ней случайным образом могут оказаться детёныши от разных пар, родившиеся в разные сроки. Самка, запомнившая расположение норы со своими детёнышами, приходит кормить их в определённое время суток и подает специфический звуковой сигнал. В ответ на него из убежища выходят не только её собственные детёныши, но и чужие (если они там находятся), и самка вынуждена делиться с ними молоком. В целом, особенности коммунального выкармливания детёнышей у мары сходны с аналогичным феноменом, описанным выше для капибары, и различия связаны лишь с пребыванием детёнышей мары в подземных убежищах, а также с моногамными парными связями этого вида.

Подводя итог, остаётся ещё раз подчеркнуть, что моногамия у мары проявляется как определённая форма социальных отношений с достаточно прочными парными связями, но не как система спариваний, которая, в свою очередь, имеет черты полигинии или промискуитета. В период размножения самцы конкурируют за рецептивных самок. Забота о потомстве у самок выражена в минимальной степени и сводится к подготовке простейшего убежища для новорожденных и периодического кормления их молоком. Молодняк с первых дней жизни приспособлен к существованию без постоянной родительской опеки. Взрослые самцы не принимают (или почти не принимают) участия в ухаживании за потомством.

Обобщая характеристики пространственно-этологической структуры рассмотренной категории видов, можно констатировать, что особи противоположного пола в сезон размножения объединяются в семейные пары либо небольшие группы, в состав которых, за редким исключением, входят 1-2 самца и несколько самок. Самец с самкой, образующие пару, занимают перекрывающиеся, иногда полностью совпадающие, участки обитания. У

других видов преобладают сложные семейные группы, в которых на обширной территории самца обитают несколько самок.

Семейные пары и группы занимают обособленные участки обитания с относительно высокой степенью их монополизации за счёт активной охраны территории (преимущественно самцами). Самки в сложных семейных группах могут занимать как общие, так и отдельные гнездовые участки. Чётких границ между участками самок, равно как и между территориями соседних семейных групп, как правило, нет, поскольку охраняются, главным образом, “ядра” участков с гнездовыми норами либо наиболее предпочитаемые места кормёжки. У патагонской мары семейные пары постоянно перемещаются между местами кормёжки и отдыха, поэтому охраняемую территорию в этом случае называют мобильной.

У некоторых видов, таких как общественная полёвка, прослеживается отчетливая сезонная динамика в системе использования пространства с переходом от охраняемых семейно-групповых территорий в сезон размножения к агрегациям индивидуальных участков в зимний период.

Взаимоотношения между оседлыми семейными парами и группами основаны на территориальном доминировании, и все взрослые, а также полу-взрослые особи принимают участие в охране семейно-групповых участков. Подобные же отношения складываются между территориальными самками в сложных семейных группах некоторых видов. Самцы активнее самок в охране территории, и наиболее конкурентоспособные из них обладают крупными участками обитания, в пределах которых находятся убежища нескольких самок. У некоторых видов (например, *Meriones libycus*) конкуренция за самок приводит к формированию иерархии доминирования среди территориальных самцов. Однако это, скорее, исключение, чем правило, и у большинства рассматриваемых видов взаимодействия между взрослыми самцами являются эквипотенциальными.

Взаимоотношения в семейных группах характеризуются, прежде всего, толерантностью и относительно низкой частотой агрессивных взаимодействий, хотя существуют исключения. Иерархия внутри семьи выражена слабо и проявляется лишь в некоторых формах доминирования взрослых особей над молодыми (возрастная иерархия). Молодняк, достигший половой зрелости, выселяется из семейных групп, и этому способствует возрастание агрессивности по отношению к нему со стороны взрослых особей, чаще со стороны самцов. Расселяющиеся самки нередко оседают вблизи материнских участков. В результате формируются агрегации родственных самок (матрилинейные ассоциации). Самцы, как правило, расселяются на значительно большее расстояние и нередко переходят в другие поселения. Некоторые молодые особи остаются в составе родительской семьи, в результате чего образуются сложные семейные группировки с несколькими взрослыми членами, находящимися в родственных отношениях.

Система спаривания весьма лабильна. У многих видов образуются моногамные пары, однако половые партнёры (особенно самцы) в сезон размножения могут спариваться с особями из соседних семейных групп. Поэтому,

наряду с моногамией, отмечается полигиния, полиандрия и даже промискуитет.

2.1.4. Виды с пространственно-этологической структурой типа IV

К этой категории видов с полным основанием можно отнести монгольскую, или коггистую, песчанку, *Meriones unguiculatus*, распространённую в южном Забайкалье, Туве, Монголии, Северном и Северо-Восточном Китае. Размножение в популяциях этого вида охватывает длительный период – с февраля по сентябрь: с марта по июнь перезимовавшие самки приносят до трёх помётов, а с июня приступают к размножению и самки из первых, весенних выводков. Число эмбрионов у беременных самок варьирует от 3 до 11 (в среднем 6.4). В конце лета отмечается расселение части молодых особей, достигших половой зрелости. Для монгольской песчанки, в отличие от многих других грызунов, характерен дневной образ жизни. Летом зверьки наиболее активны в утренние и вечерние часы, а весной и осенью – в середине дня (Леонтьев, 1954, 1957, 1962; Хамаганов, 1954; Громов, Попов, 1979; Громов, 2000, 2008).

Исследования, проведённые в южных районах Тувы (Громов, Попов, 1979; Громов, 1981, 2000), показали, что семейные группы обычно состоят из одного взрослого самца, одной или двух, реже трёх взрослых самок и их потомства. Семья с одной или двумя самками преобладают в поселениях этого вида и составляют 70% от их общего числа. Встречаются также неполные семейные группы (22%), в которых отсутствует один или оба родителя. В редких случаях в семейных группах присутствуют два взрослых самца, но в размножении участвует только один из них. Число сеголеток в группе зависит от числа размножающихся самок. Молодые особи остаются в составе семьи длительное время, обычно до февраля–марта, т.е. до начала следующего сезона размножения. Однако в конце лета часть молодых зверьков, достигших половой зрелости, выселяется из семейных групп.

Семейные группы занимают обособленные участки обитания с 2-3 гнездовыми норами и активно охраняют их от чужаков. Границы охраняемой территории, особенно в зоне перекрывания соседних семейно-групповых участков, выделяются достаточно отчётливо, при этом ширина зоны перекрывания невелика и составляет 0.5-2 метра (рис. 2.1.4.1). В охране семейно-групповых участков принимают участие, как правило, все взрослые и половозрелые особи.

В сложных по составу семейных группах с двумя-тремя взрослыми самками последние либо относительно мирно сосуществуют на одной территории (при этом в размножении участвует только одна самка), либо каждая из них занимает обособленный, тщательно охраняемый гнездовой участок. В последнем случае все взрослые самки в составе семейной группы участвуют в размножении. Территория взрослого самца в сложных по составу семейных группах охватывает гнездовые участки взрослых самок и по площади обычно превосходит их сумму (рис. 2.1.4.1).

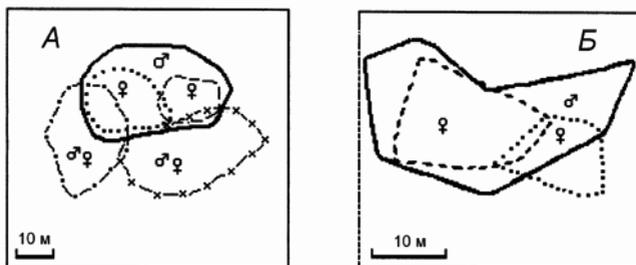


Рис. 2.1.4.1. Территориальная структура изолированных локальных поселений монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, в составе трёх семейных групп на кошаре (А) и одной сложной семейной группы в целинной степи (Б).

При относительно высокой плотности населения семейно-групповые территории частично перекрываются, а при низкой плотности популяции полностью обособлены одна от другой (рис. 2.1.4.2).

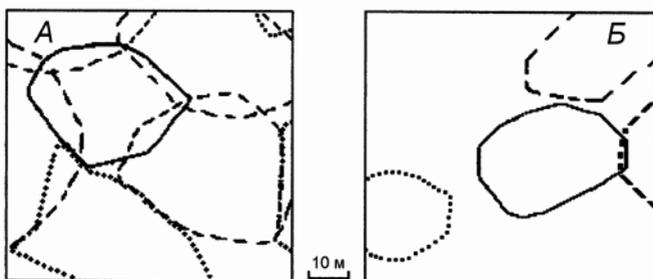


Рис. 2.1.4.2. Примеры распределения семейно-групповых участков монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, в поселениях на залежных полях при высокой (А) и низкой (Б) плотности популяции.

Ещё один пример взаимного размещения семейно-групповых участков монгольской песчанки показан на рис. 2.1.4.3.

Размеры семейно-групповых участков относительно невелики, и их площадь варьируют от 100 до 1600 м² (в среднем 750 м², $n = 22$). У территориальных самок в составе сложных семейных групп участки занимают меньшую площадь – от 100 до 1000 м² (в среднем 520 м², $n = 6$). Перемещения детёнышей в раннем возрасте ограничены преимущественно материнским участком, но подростские молодые особи могут использовать всю территорию сложной семейной группы, за исключением пространства, занятого гнездовыми участками других кормящих самок.

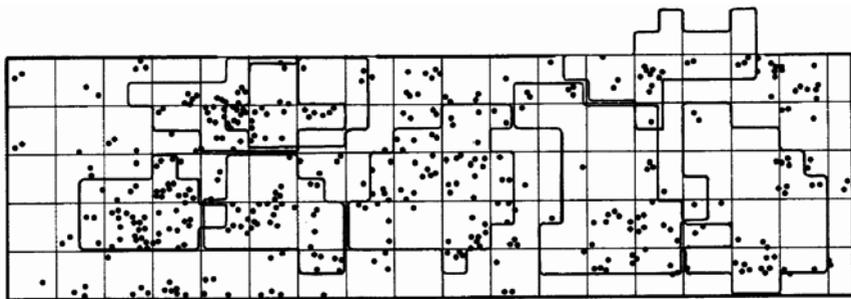


Рис. 2.1.4.3. Расположение семейно-групповых территорий монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, на площадке мечения размером 50 × 175 м. Границы семейных групп выделены сплошными линиями. Точками отмечены выходы из нор (по: Ågren et al., 1989).

Система использования пространства в пределах семейно-группового участка свидетельствует о неоднородности его структуры: выделяется наиболее активно используемая центральная часть участка (“ядро”) вблизи гнездовой норы и реже посещаемая периферия. Такая структура типична для простых семей и гнездовых участков самок в составе сложных семейных групп. Территория взрослого самца в группах с двумя-тремя самками имеет более сложную структуру, в которой выделяются 2-3 (по числу самок) “центра активности”, и реже посещаемая периферия. Однако, несмотря на структурную неоднородность, охраняется вся территория семейной группы. Благодаря охране семейно-групповых участков, степень монополизации пространства взрослыми особями очень высока. В простых семейных группах, состоящих из пары взрослых особей с потомством, занимаемая территория обобществлена всеми членами группы, они активно маркируют её и охраняют.

Наблюдения за семейными группами монгольской песчанки в вольерах площадью 400 м² (Громов, 1992, 2000, 2008) свидетельствуют о том, что пространственная структура с высокой степенью монополизации охраняемой территории поддерживается и в этих условиях, причём взрослые особи занимают участки обитания с практически неизменными границами в течение длительного периода (до 2 лет).

В качестве примера на рис. 2.1.4.4 показана структура использования пространства членами двух семейных групп, поделивших площадь вольеры на две неравные части. Одну часть занимала семья из двух взрослых перезимовавших в вольере особей (самец №30 и самка №31) и одного полу-взрослого самца №43, рождённого весной, другую – сложная семейная группа в составе двух взрослых перезимовавших самцов (№34 и №40) и самки (№42). Распределение зон активности зверьков показывает, что доля совместно используемой территории (зона перекрытия семейно-груп-

повых участков) была крайне незначительной: лишь в центре вольеры выделялись два небольших локуса, где зарегистрировано относительно регулярное пребывание полувзрослого самца №43 на территории, занимаемой соседней семейной группой, а также редкие заходы самца №34 на периферию территории соседей. В пределах территории каждой семейной группы имелось несколько наиболее часто посещаемых локусов, где располагались гнездовые и защитные норы.

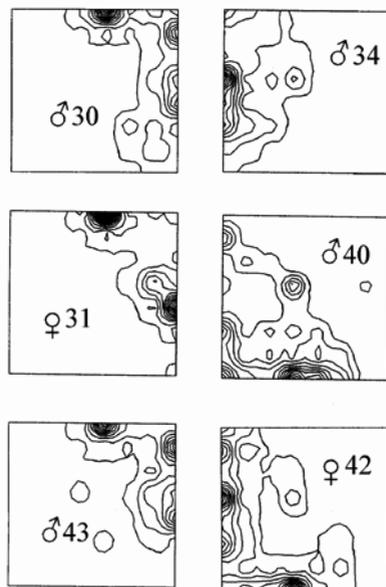


Рис. 2.1.4.4. Структура использования пространства двумя семейными группами монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, в вольере 20 × 20 м. Данные регистраций особей в квадратах вольеры обработаны с помощью компьютерной программы SURFER 4.03. Семейная группа I: взрослые самец №30 и самка №31 и полувзрослый самец №43; семейная группа II: самец №34, самец №40 и самка №42. Высокая плотность концентрических линий указывает на центры активности особей.

Помимо территориально обособленных семейных групп, в поселениях монгольской песчанки в репродуктивный период встречаются особи-одиночки, не имеющие постоянного участка обитания и широко перемещающиеся в пределах одного или нескольких поселений. Присутствие таких особей объясняется частичным распадом семейных групп, расселением перезимовавших особей, занятыми поисками половых партнёров, и выселением части полувзрослых зверьков из первых (весенних) выводков.

Семейные пары и простые семейные группы, объединяющие изначально двух-трёх особей, в течение сезона размножения преобразуются в сложные

семейные группировки с несколькими выводками, которые не расселяются и остаются с особями–родителями до конца сезона размножения. В течение лета и осенью отмечено выселение некоторых молодых зверьков, достигших половой зрелости, но большинство сеголеток, особенно из последних выводков, остаётся зимовать в составе своих семейных групп.

Взаимоотношения между взрослыми и молодыми членами группы характеризуются высокой степенью толерантности на протяжении всего периода совместного существования. Весной, с началом очередного периода размножения, происходит частичный распад семейных групп – социотомия – из-за выселения практически всех перезимовавших прибылых зверьков, за исключением единичных особей. Расселение сопровождается обострением взаимоотношений между особями–родителями и их потомством. Дальнейшие изменения в составе семейных групп связаны с появлением новых выводков, либо с гибелью взрослых особей, в результате которой образуются “неполные” семейные группы с одной взрослой самкой или одним взрослым самцом, а также группы, состоящие исключительно из сеголеток, оставшихся без родителей.

Помимо социотомии, зарегистрированы переходы взрослых особей из одной семейной группы в другую (Орленев, 1983, 1987; Громов, 2000, 2008). При внедрении в группу взрослого самца–чужака могут измениться границы семейно-группового участка. В одном из таких случаев центр активности группы постепенно сместился в сторону норы, занимаемой пришлым самцом, в результате чего изменились и конфигурация, и площадь участка (Орленев, 1987).

На протяжении годового репродуктивного цикла пространственная структура поселений монгольской песчанки претерпевает изменения, связанные с частичным (в конце лета и осенью) или полным (ранней весной) распадом семейных групп и образованием новых семейных пар в конце текущего или начале следующего сезона размножения. Эти циклические изменения схематически показаны на рис. 2.1.4.5.

Особо следует отметить, что стабильность сложившейся пространственной структуры поселений монгольской песчанки зависит от внешних условий. Небольшие локальные поселения в понижениях рельефа и на кошарах, изолированные от других подобных поселений, отличаются высокой стабильностью пространственной структуры на протяжении всего репродуктивного сезона. Это выражается, в первую очередь, в относительном постоянстве границ семейно-групповых участков, их расположении и конфигурации. В обширных поселениях на залежах ситуация в значительной мере зависит от плотности населения. При высокой плотности населения и дефиците свободного пространства территориальная структура может оставаться относительно неизменной на протяжении длительного периода, сравнимого с продолжительностью сезона размножения. В условиях низкой плотности популяции и при мозаичном распределении семейно-групповых участков периодически отмечаются перемещения семейных групп с одного участка на другой на значительное расстояние (Громов, 2000).

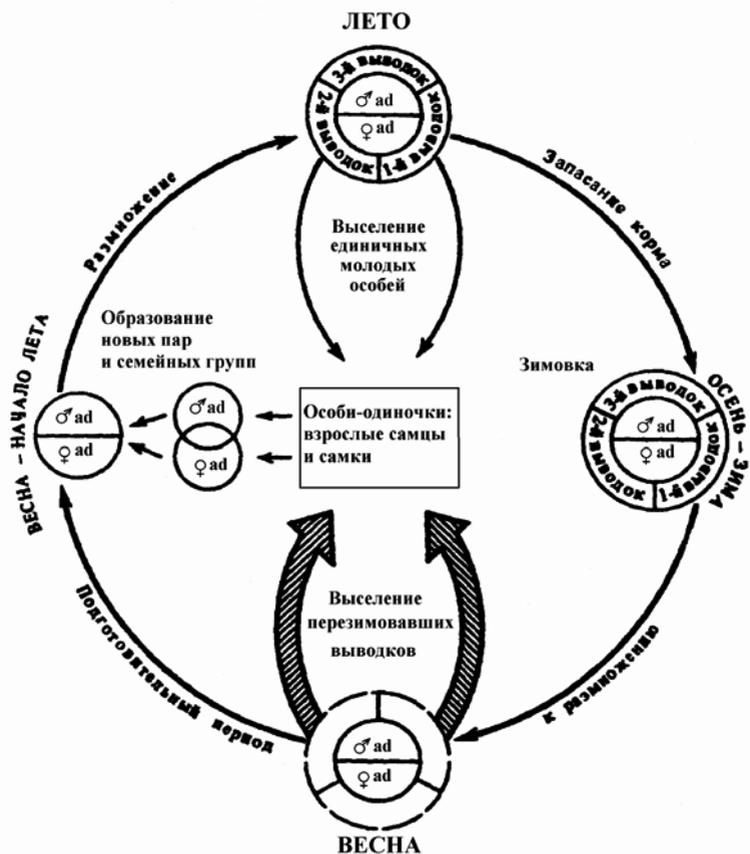


Рис. 2.1.4.5. Циклические процессы формирования и распада семейных групп в популяциях монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*.

Социальную организацию семейных групп монгольской песчанки изучали путём наблюдений за мечеными особями в природе и больших открытых вольерах (Громов, Попов, 1979; Громов, 1981, 1990, 1992, 2000). Исследования показали, что взаимоотношения между особями из разных семейных групп, независимо от их пола и возраста, можно определить как территориальное доминирование: хозяева семейно-группового участка изгоняют со своей территории всех других соплеменников. Мирнолюбивые взаимодействия отмечены лишь у взрослых разнополых особей. Взаимоотношения между членами одной семейной группы, за исключением взрослых территориальных самок, характеризуются толерантностью и мирнолюбием. Иллюстрацией этому служат социограммы на рис. 2.1.4.6, где отражены взаимодействия между членами двух семейных групп, участки которых в вольере показаны выше (рис. 2.1.4.4).

В состав семейной группы I входили пара перезимовавших особей и полувзрослый самец из первого весеннего выводка. Семейная группа II была представлена двумя взрослыми самцами и одной самкой. Миролюбивые взаимодействия отмечали преимущественно между членами семейных групп, и в редких случаях – между особями из разных семей (рис. 2.1.4.6, А). Агрессивные контакты, напротив, отмечены, в основном, при встречах особей из разных семей, а также между двумя взрослыми самцами в составе семейной группы II (рис. 2.1.4.6, Б). Избегание контактов не является характерной чертой поведения монгольской песчанки и отмечается редко (рис. 2.1.4.6, В). Ритуализованные агонистические взаимодействия происходили преимущественно между членами одной семьи (рис. 2.1.4.6, Г).

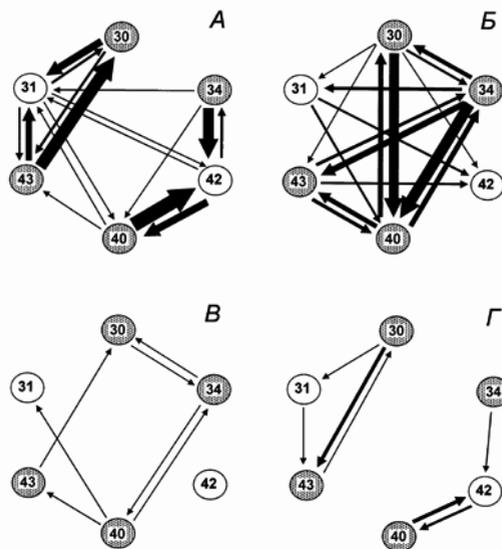


Рис. 2.1.4.6. Социограммы взаимодействий особей в двух семейных группах монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, в вольере. Семейная группа I – №№30, 31, 43. Семейная группа II – №№34, 40, 42. Самцы выделены серым цветом. Взаимодействия: А – миролюбивые ($n = 265$), Б – агрессивные ($n = 173$), В – избегание контактов ($n = 8$), Г – ритуализованные агонистические ($n = 34$). Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных взаимодействий.

О социальном положении особей в семейных группах монгольской песчанки можно судить по элементам ритуализованного агонистического (боковые стойки, принудительные чистки, угрожающие выпады) и affiliативного поведения (следование за партнёром, налезание на партнёра, подлезание под него). В лабораторных условиях установлено, что самцам-основателям группы адресовано подавляющее число актов обследования и подчинения, а сами они инициировали большее число боковых стоек и при-

нудительных чисток в сравнении с другими, более молодыми самцами (Payman, Swanson, 1981). На этом основании самцов-основателей относили к категории доминантов (альфа-особи).

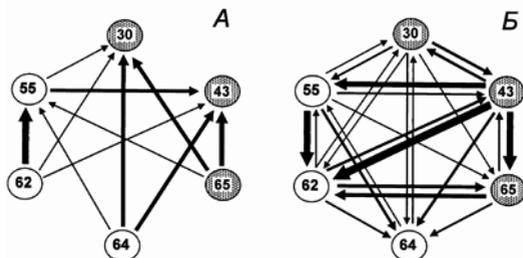


Рис. 2.1.4.7. Социограммы взаимодействий особей в семейной группе монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus* (по наблюдениям в вольере). А – следование и налезание на партнёра ($n = 43$), Б – ритуализованные агонистические взаимодействия ($n = 81$). Обозначения как на рис. 2.1.4.6.

Аналогичные результаты получены автором в наблюдениях за семейными группами в естественных условиях и обширных вольерах. В качестве примера на рис. 2.1.4.7 приведены социограммы взаимодействий в одной из семейных групп, в состав которой входили взрослый перезимовавший самец (№30), полувзрослый самец из первого выводка (№43) и четыре молодых зверька из второго выводка в возрасте 2.5 месяца (№№55, 62, 64, 65). Судя по частоте демонстраций и направленности таких элементов поведения, как следование и налезание на партнёра (рис. 2.1.4.7, А), взрослый и полувзрослый самцы занимали наиболее высокое иерархическое положение, поскольку им были адресованы почти все контакты такого рода, но сами они не были инициаторами ни одного из указанных взаимодействий. Индексы доминирования (ID) у самцов №30 и №43 равны соответственно 0.61 и 0.57. Среди молодых зверьков можно выделить самку №55 ($ID = 0.43$), которой были адресованы аффилиативные акты других молодых зверьков.

Показатели частоты и направленности элементов ритуализованного агонистического поведения (рис. 2.1.4.7, Б) также свидетельствуют о том, что взрослый и полувзрослый самцы находились на вершине иерархии ($ID = 0.50$ и 0.56 , соответственно). Среди молодых особей вновь выделялась самка №55 ($ID = 0.49$), а также самец №65 ($ID = 0.36$), которым по рангу уступали остальные молодые зверьки. Среди двух последних самка №62 ($ID = 0.32$) занимала более высокое иерархическое положение в сравнении с самкой №64 ($ID = 0.22$).

Особо следует отметить, что иерархию доминирования в семейных группах монгольской песчанки нельзя назвать абсолютной, поскольку индексы асимметрии миролюбивых и ритуализованных агонистических взаи-

модействий, в которых она проявляется, относительно низки. Исключение составляют лишь некоторые аффилиативные взаимодействия (следование за партнёром, налезание на партнёра), асимметрия которых может достигать максимальных величин (рис. 2.1.4.7). Взрослым особям, занимающим высшее иерархическое положение, могут быть адресованы акты ритуализованной агрессии со стороны младших, подчинённых особей. Однако общий баланс в демонстрациях агонистических форм поведения и элементов подчинения складывается в пользу высокоранговых особей, подтверждая их высокий социальный статус.

Социальный ранг особи в семейной группе детерминируется, в первую очередь, её возрастом: взрослые особи–основатели группы занимают высшее иерархическое положение, а зверьки из старших выводков доминируют над младшими. Дифференциация по рангам обнаруживается и у молодых особей одного возраста. Иерархическая организация семейных групп проявляется в различных стереотипах поведения и накладывает отпечаток на поведенческие роли каждого члена группы. Характерным индикатором высокого социального ранга особи служит принудительная чистка. Взрослые особи регулярно проделывают эту процедуру с подрастающими детёнышами. В группах молодых особей, по мере их взросления, также устанавливаются иерархические отношения, и высокоранговые молодые зверьки, точно так же, как и взрослые, принудительно чистят молодых особей более низкого ранга.

Стереотип поведения высокоранговой особи характеризуется относительно низкой частотой аффилиативных элементов (обнюхивание партнёра, следование за ним, налезание, позы подчинения) и, напротив, высокой частотой ритуализованных демонстраций (угрожающие боковые стойки, принудительные чистки). Этот стереотип могут демонстрировать как самцы, так и самки. Главная же особенность стереотипа поведения подчинённой особи (субординанта) – инфантилизм, проявляющийся в демонстрации поведения, типичного для детёнышей (иницирование большего числа таких актов, как обследование партнёра, следование за ним, налезание на партнёра, пассивное подчинение принудительной чистке), в сочетании с низкой частотой демонстраций ритуализованного агонистического поведения.

Следует отметить, что преобладание элементов подчинения в репертуаре поведения низкоранговых зверьков не провоцируется действиями доминантов, но, напротив, целиком определяется инициативой подчинённых особей, выражающих повышенный интерес к высокоранговым членам группы. Иерархия в семейных группах проявляется, таким образом, не только в инициировании ритуализованной агрессии, но и в демонстрации подчинения, и различия в ранговых позициях членов семейной группы проявляются в смещении баланса между ритуализованным и аффилиативным поведением в ту или иную сторону. В связи с этим термин “иерархия подчинения”, по аналогии с сообществами приматов (Rowell, 1966, 1974), представляется вполне подходящим и для описания системы взаимоотношений в семейных группах монгольской песчанки.

Наблюдения в неволе свидетельствуют, что самцы, наравне с самками, ухаживают за новорожденными детёнышами: согревают, вылизывают и затаскивают в гнездо, если те выползают наружу (Elwood, 1975; Waring, Perper, 1979, 1980a, 1980b; Weinandy, Gattermann, 1999; Громов, 2009, 2013a; Gromov, 2011b). В ухаживании за детёнышами принимают участие и молодые зверьки из старших выводков. У молодых самок, остающихся в составе семейной группы, отмечается задержка полового созревания, сочетающаяся с проявлением заботы о детёнышах (Saltzman et al., 2006).

В естественных поселениях монгольской песчанки преобладают семейные группы с парой взрослых особей, поэтому можно полагать, что для этого вида типичны моногамные отношения. Наряду с этим, встречаются семейные группы с двумя-тремя самками, и систему спариваний в этих группах можно назвать полигинической. Более того, наблюдения в природе и вольерах показывают, что самцы, равно как и самки, нередко спариваются не только со своим постоянным партнёром, но и с особями из соседних семейных групп (Громов, 1992, 2000). Таким образом, система спариваний у этого вида очень лабильна, и в ней присутствуют признаки моногамии, полигинии и полиандрии. При этом прочность парных связей в семейных группах, несомненно, высока, поэтому моногамию у монгольской песчанки следует рассматривать не как признак системы спаривания (genetic monogamy), а как характеристику социальных отношений (behavioral monogamy).

Ещё один вид, который относится к рассматриваемой категории – полёвка Брандта, *Lasiopodomys brandti*, распространённая в зоне степей южного Забайкалья, Монголии и Северо-Восточного Китая. В неволе этот вид может размножаться круглогодично, однако наибольшее число выводков появляется с марта по июль. Беременность длится 21-23 дня. Самки приносят до 6 выводков, от 2 до 12 детёнышей в каждом (в среднем 6.1), что свидетельствует о высоком репродуктивном потенциале этого вида (Зоренко, Якобсоне, 1986). Самцы, родившиеся в апреле или мае, становятся половозрелыми в возрасте 1.5 месяца, однако у родившихся позднее (в июне, июле или августе) половое созревание задерживается, и они приступают к размножению только на следующий год. Самки, рождённые в апреле, мае или июне, могут размножаться в возрасте 2 мес., однако у родившихся в июле–августе также происходит задержка полового созревания, и они приносят потомство только на следующий год (Chen, Shi, 2003).

Литературные данные о системе использования пространства и социальной организации полёвки Брандта довольно скудны. Известно, что элементарные структурные “ячейки” в поселениях этого вида – семейные группы, в составе которых насчитывается от 5 до 20 особей. В начале сезона размножения (конец марта – апрель) состав семейных групп ограничивается перезимовавшими особями (самец с одной или несколькими самками, Расин, 1986), а позднее к ним присоединяется их потомство, обычно два или три выводка (Zhang, Zhong, 1981; Fang, Sun, 1991). Молодняк, рождённый весной и в начале лета, расселяется до наступления половой зрелости, но детёныши, родившиеся в июле–августе, остаются в составе семейных групп

до весны (Fang, Sun, 1991; Wan et al., 1999, цит. по Yu et al., 2003). В конце сезона размножения некоторые крупные семейные группы распадаются на мелкие зимовочные группировки, в состав которых могут входить особи из соседних семей. Однако основную массу зимовочных группировок составляют нераспавшиеся семьи, в которых поддерживаются преимущественно толерантные взаимоотношения между особями (Wan et al., 2002).

Полевые исследования, проведённые в Монголии (Zöphel, 1999), показали, что в состав зимовочных группировок входит от 4 до 24 особей (в среднем 12 ± 4 , $n = 96$), и каждая группировка занимает обширную нору с запасами корма. В апреле, с началом очередного сезона размножения, зимовочные группировки распадаются, чему способствуют агонистические взаимодействия (Wan et al., 2002).

Систему спариваний у полёвки Брандта считают моногамной либо полигинической: в каждой семейной группе в размножении участвует единственный взрослый самец, спаривающийся с одной или несколькими самками (Shi et al., 1998; Wan et al., 1998; Zöphel, 1999; Yu, Fang, 2003; Yu et al., 2004). Избегание инбридинга за счёт ограничения размножения между родственными особями для этого вида, по-видимому, не характерно. По крайней мере, в неволе отмечены случаи рождения потомства в парах, состоящих из матери и сына, отца и дочери, брата и сестры. Как показывают эксперименты, родственные особи успешно размножаются в 45.2% случаев (Зоренко, Капрале, 2003).

Размножающиеся самки нередко живут в одной гнездовой норе, и взрослые самцы монополизируют подобные группировки самок, охраняя территорию вокруг занимаемой ими норы.

В августе, с окончанием сезона размножения, взрослые самцы перестают охранять территорию. В это же время взрослые самки и подростки начинают запасать корм на зиму и охранять территорию в радиусе 25 м от норы с запасами корма. Существование сложных семейных групп у полёвки Брандта некоторые авторы (в частности, Zöphel, 1999) объясняют именно необходимостью сооружения сложных зимовочных нор с запасами корма для переживания неблагоприятного зимнего периода.

Система использования пространства и социальная организация у полёвки Брандта подробно изучены при наблюдениях за искусственными группировками в открытых вольерах площадью 400 м² (Громов, 2001а, 2001б; 2002, 2003б). В 2000 г. провели первый цикл наблюдений за группировкой молодых особей (5 самцов и 3 самки) из трёх разных выводков, выпущенных в вольеру в возрасте 2-2.5 месяца. Наблюдения проводили с 25 августа по 20 октября. Через три недели после начала наблюдений в вольеру подсадили еще пару незнакомых особей (самца и самку) в возрасте 2.5 месяца.

С самого начала наблюдений все молодые особи объединились в одну группу и эксплуатировали общий участок обитания с двумя гнездовыми норами. Пара особей, выпущенных в вольеру на несколько недель позднее, уже через несколько часов присоединилась к основной группе, при этом

никаких проявлений агрессии между резидентами и иммигрантами не было. Не изменились также ни характер использования пространства, ни структура взаимоотношений в вольерной группировке. Следует отметить, что молодые особи использовали не всю площадь вольеры. Приблизительно одну треть пространства вольеры они посещали нерегулярно, а на остальной площади, составлявшей также не менее одной трети, не было зарегистрировано ни одного захода зверьков и никаких следов их жизнедеятельности. Таким образом, величина участка обитания вольерной группировки была меньше общей площади вольеры и не превышала 300 м², а площадь наиболее активно используемого “ядра” составляла приблизительно 150 м².

Судя по внешним признакам, все находившиеся в вольере зверьки оставались неполовозрелыми до глубокой осени. Относительно увеличенными были семенники лишь у самого старшего из самцов, однако никаких признаков размножения за весь период наблюдений отмечено не было, и это, по-видимому, объясняется задержкой полового созревания молодых особей, рождённых в летние месяцы (Chen, Shi, 2003).

К весне 2001 г. (после зимовки) число особей в вольере сократилось до четырёх, а к началу очередного цикла наблюдений (с 15 апреля 2001 г.) осталась только пара особей – самка №3 и самец №10. Остальные зверьки погибли в результате обострения взаимоотношений, типичного для начала сезона размножения. Перед очередным циклом наблюдений в вольеру выпустили ещё три пары взрослых особей, так что сформировалась новая искусственная группировка (4 самца и 4 самки), за которой вели систематические наблюдения до 26 мая (I период).

На протяжении I периода самки почти не контактировали друг с другом (зарегистрировано лишь одно агрессивное взаимодействие) и занимали практически изолированные участки обитания по периметру вольеры. Контакты между самцами отмечали неоднократно, в ряде случаев они были миролюбивыми, но чаще агрессивными. Инициатором агрессивных взаимодействий выступал единственный перезимовавший в вольере самец №10. Он свободно перемещался по всей вольере, за исключением центральной части, где один из подсаженных самцов занимал небольшой охраняемый участок площадью около 20 м². Два других самца держались вместе, но не имели собственной территории и скрывались во временных норах на участке самца №10. Наиболее регулярные взаимодействия происходили между разнополыми особями: их спектр был широким – от нейтральных до агрессивных, в зависимости от места встречи и пола партнёров. Во многих случаях инициаторами агрессивных контактов выступали самки. К концу I периода наблюдений большая часть особей исчезла, и в вольере остались только два самца, в том числе наиболее агрессивный самец №10, и одна самка. Причины исчезновения зверьков остались неизвестными.

26 мая (начало II периода наблюдений) в вольеру выпустили две пары перезимовавших особей (самцы №2 и №5, самки №1 и №19), а самца №10, как наиболее агрессивного, изъяли. Таким образом, во II периоде наблюдений (до 27 июня) в вольере находились три пары взрослых особей, в том

числе пара, находившаяся под наблюдением в I периоде (самец №6 и самка №12). Полёвки успешно размножались. В начале июня на поверхность вышел молодой, родившийся у самки №1, которая была беременной перед посадкой, а позднее – и у других самок.

Структура использования пространства у самок, сложившаяся к середине II периода, показана на рис 2.1.4.8. Индивидуальные участки самок даже в условиях вольеры оставались полностью разобщёнными. Границы участков самцов №2 и №6 практически совпадали с границами участков самок №1 и №12, соответственно. Самец №5 свободно перемещался по всей вольере, однако большую часть времени проводил на участке самки №19.

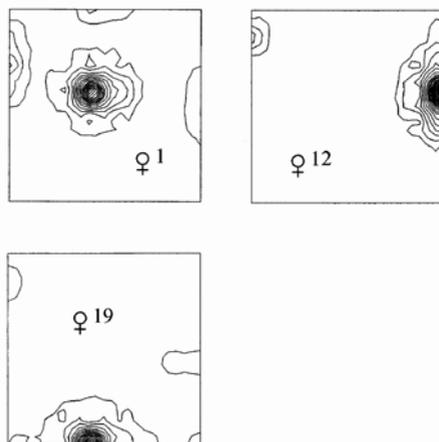


Рис. 2.1.4.8. Структура использования пространства взрослыми самками полёвки Брандта, *Lasiopodomys brandti*, в вольере 20 × 20 м. Данные регистраций особей в квадратах вольеры обработаны с помощью компьютерной программы SURFER 4.03. Высокая плотность концентрических линий указывает на центры активности особей.

С 27 июня по 2 августа в наблюдениях был сделан перерыв. К началу очередного (III) периода наблюдений в вольерной группировке остались только два взрослых зверька: самец №5 и самка №19. Самец №2 исчез в перерыве между II и III периодами. Взрослые самки №1 и №12 погибли в начале августа после очередного отлова для подновления их меток красителем.

В III периоде (со 2 августа по 20 сентября) под наблюдением находились два выводка сеголеток, рождённых самками №1 и №12 (в общей сложности 6 самцов и 5 самок), а также семейная группа в составе пары взрослых особей (самец №5 и самка №19) и их потомства – 11 сеголеток из двух выводков, в том числе 4 самца и 7 самок. Первый выводок в этой семье вышел на поверхность в начале июля, второй – в августе. После гибели двух взрослых

самок пространственная структура вольтерной группировки изменилась, но незначительно.

Активность взрослого самца №5 была сосредоточена на участке, занимаемом самкой №19 и её потомством. Два выводка сеголеток, оставшихся без родителей, объединились в одну группу и занимали общий участок обитания, площадь которого немного сократилась к концу наблюдений. В этой объединённой группе молодые зверьки свободно перемещались по всему занимаемому участку обитания, хотя и сохранили привязанность к разным гнездовым норам. Таким образом, в III периоде пространство вольтеры было поделено на две неравные части: одну (большую) занимала объединённая группа сеголеток, другую (меньшую) – семейная группа самца №5 и самки №19. До конца наблюдений обе группы охраняли занимаемые участки обитания, и степень их перекрывания была относительно небольшой.

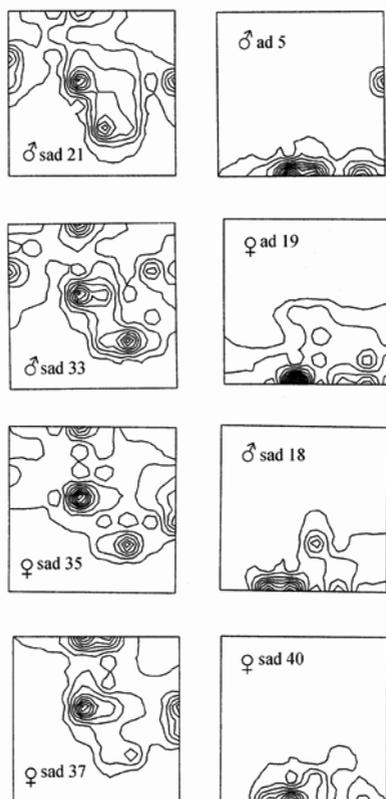


Рис. 2.1.4.9. Структура использования пространства взрослыми и полувзрослыми особями полевки Брандта, *Lasiopodomys brandti*, в вольтере 20 × 20 м. Группа сеголеток: №№ 21, 33, 35, 37. Семейная группа: самец №5, самка №19, сеголетки №18 и №40. Остальные обозначения как на рис. 2.1.4.8.

На рис. 2.1.4.9 показана система использования пространства вольеры на примере выборки особей, наиболее активных в охране территории.

Пространственное обособление и преобладание агрессивных взаимодействий между взрослыми особями одного пола позволяют сделать вывод, что у них устанавливаются отношения территориального доминирования, благодаря которым поддерживается пространственная изоляция семейно-групповых участков. При этом, однако, сохраняется возможность регулярных миролюбивых взаимодействий между взрослыми разнополыми особями из соседних семейных групп.

Наблюдения, начатые летом 2000 г. и продолженные в 2001 г., позволили проследить генезис взаимоотношений в вольерных группировках полёвки Брандта на протяжении годового репродуктивного цикла. Группа неполовозрелых сеголеток, существовавшая на одном общем участке обитания, распалась после зимовки из-за обострения отношений с началом весеннего размножения. Весной 2001 г. из всей группировки выжила только одна пара особей.

Дополнительно выпущенные в вольеру взрослые перезимовавшие зверьки разделились на семейные пары, занявшие обособленные участки обитания. В этот период взаимоотношения между особями одного пола проявлялись, преимущественно, в агрессивной форме либо в виде взаимного избегания контактов. Размножающиеся самки занимали относительно небольшие и полностью обособленные участки обитания. Судя по характеру взаимодействий, отношения между самками следует отнести к территориально-доминированию.

Подобные взаимоотношения характерны и для самцов, однако ограниченное пространство вольеры не позволяло уживаться вместе хотя бы двум трём взрослым особям этого пола, которые в естественных популяциях, по видимому, занимают более крупные участки обитания в сравнении с самками. Скорее всего, именно по этой причине к концу каждого из трёх периодов наблюдений в вольере оставался только один взрослый самец.

Известно, что весной и в первой половине лета взрослые самцы охраняют территорию, занимаемую семейной группой, однако к концу лета они уступают функции охраны территории взрослым самкам и подростку, что связывают с началом запасаения кормов (Zöphel, 1999). Наблюдения за вольерными группировками вполне согласуются с этим выводом.

Взаимодействия между детёнышами, родившимися у одной из самок (№1), были, в основном, миролюбивыми, однако уже в самом раннем возрасте у них зарегистрированы элементы ритуализованного агонистического поведения, в том числе принудительные чистки ($n = 7$). Контакты с особями-родителями были редкими и миролюбивыми (в основном, взаимное обнюхивание, $n = 9$). Зарегистрированы также взаимодействия детёнышей с другими взрослыми особями, главным образом, с самцом №5, посещавшим участок самки №1. Взрослые особи при встрече с чужими детёнышами ограничивались, в основном, обнюхиванием. Зарегистрирован единственный агрессивный контакт (атака), инициатором которого была самка №19, за-

стигшая чужого детёныша на границе своего участка. В другом случае эта же самка обратилась в бегство при встрече с чужим детёнышем на соседней территории. При встрече с незнакомыми взрослыми особями детёныши чаще всего обращались в бегство, но в некоторых случаях обнюхивали чужаков. В двух случаях зарегистрированы атаки детёнышей на взрослых особей.

В августе–сентябре (III период наблюдений) активность единственного взрослого самца №5 была сосредоточена на участке, занимаемом самкой №19 и её потомством. В объединенной группе сеголеток наиболее активно охраняли территорию зверьки старшего возраста (из выводка самки №1), в том числе три самца и самка. В семейной группе с парой взрослых особей и молодняком в охране территории лидировали взрослая самка №19 и четыре молодых особи из старшего выводка, в том числе три самки и один самец. Взрослый самец №5 не принимал участия в охране территории. Более того, он, хотя и крайне редко, посещал соседний участок, избегая встреч со старшими сеголетками, но мирно общался с младшими. Его контакты с самкой №19 были редкими: зафиксировано восемь встреч, когда оба зверька ограничили обнюхиванием друг друга, и единственная принудительная чистка, инициатором которой был самец №5.

В течение III периода наблюдений зарегистрировано 467 внутригрупповых взаимодействий. При сравнении группы сеголеток с семейной группой достоверных различий по частотам инициированных контактов не обнаружено. В подавляющем большинстве (до 87%) они были миролюбивыми (в основном, назо-назальные контакты и обнюхивание партнёра). Ритуализованные агонистические взаимодействия (до 22%) были представлены преимущественно принудительными чистками и боксированием. Избегание контактов отмечали редко (в среднем 1.7%), а агрессивные взаимодействия внутри групп вообще не зарегистрированы.

Низкие величины индексов асимметрии внутригрупповых взаимодействий указывают на отсутствие признаков социальной иерархии. В группе сеголеток особи старшего возраста находились в центре внимания других членов группы, особенно самец №33 (индекс доминирования в миролюбивых взаимодействиях $ID = 0.48$) и самка №35 ($ID = 0.46$). В семейной группе по этому показателю лидировал молодой самец №50 ($ID = 0.51$), тогда как взрослая самка №19 занимала IV место ($ID = 0.41$), а взрослый самец №5 – одно из последних мест ($ID = 0.30$). В ритуализованных агонистических взаимодействиях в группе сеголеток лидировал всё тот же самец №3 ($ID = 0.38$), а в семейной группе – молодая самка №49 ($ID = 0.39$) и молодой самец №18 ($ID = 0.38$). Взрослые особи существенно уступали молодым (самка №19, $ID = 0.17$; самец №5, $ID = 0.08$) и занимали, соответственно, V и IX места по этим показателям.

О характере внутри- и межгрупповых взаимоотношений помогают судить и социограммы (рис. 2.1.4.10), на которых для облегчения восприятия показаны не все члены семейных групп, а выборочные особи, отличавшиеся наиболее высокой социальной активностью.

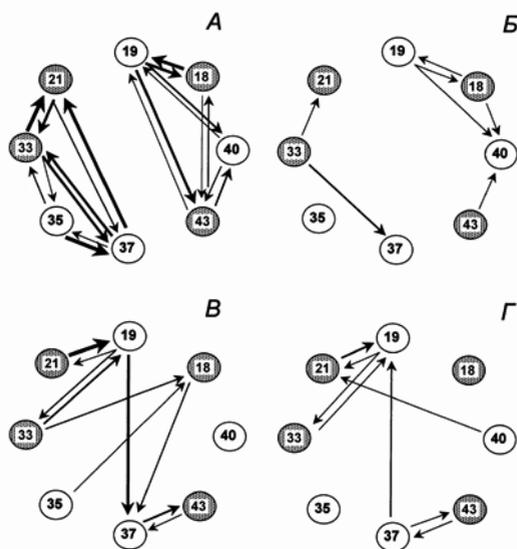


Рис. 2.1.4.10. Социограммы взаимодействий между полёвками Брандта, *Lasiopodomys brandti*, в вольтере в III периоде. А – миролюбивые контакты ($n = 117$), Б – ритуализованные агонистические взаимодействия ($n = 9$), В – агрессивные взаимодействия ($n = 24$), Г – избегание контактов ($n = 11$). Группа сеголеток – №№ 21, 33, 35, 37; семейная группа – №№ 18, 19, 40, 43. Самцы выделены серым цветом. Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных взаимодействий.

В семейных группах полёвки Брандта, находившихся под наблюдением в лабораторных условиях, лидерство в миролюбивых взаимодействиях принадлежало молодым особям, но в ритуализованных агонистических взаимодействиях доминирующее или субдоминирующее положение занимала какая-либо взрослая особь. Элементы полового поведения, в том числе успешные спаривания, зарегистрированы только у взрослых зверьков. В группах с двумя взрослыми самками обе успешно спаривались с самцом и приносили потомство, их детёныши находились в одном гнезде и нормально развивались. В группе с тремя взрослыми самками потомство приносила только одна из них (Громов, 2001б).

Наблюдения за семейными парами, выкармливающими детёнышей, показывают, что самцы принимают активное участие в выращивании потомства: они находятся в гнезде примерно такое же количество времени, что и самки, согревают и вылизывают детёнышей (Gromov, 2005; Громов, 2013а).

Таким образом, к основным особенностям пространственно-этологической структуры у полёвки Брандта относятся: охрана семейно-групповых участков, высокий уровень толерантности в отношениях между членами семейной группы, низкая степень асимметрии социальных взаимодействий и, соответственно, отсутствие абсолютных лидеров (доминантов), антаго-

низм в отношениях между членами разных семейных групп, совместная зимовка семейных групп и их распад с началом весеннего размножения, кооперация, связанная с охраной и маркировкой территории, а также запасанием корма. Миролюбивые формы взаимодействий у этого вида слабо связаны с социальным ранжированием. Более того, нет оснований говорить о существовании иерархии подчинения, поскольку частота affiliативных актов, например, следований за партнёром, была высока не у низкоранговых, а у высокоранговых особей. Асимметрия в проявлениях ритуализованного агонистического поведения также выражена слабо. Принимая во внимание все эти обстоятельства, социальную структуру семейных групп полёвки Брандта можно охарактеризовать как систему толерантных внутригрупповых отношений без явно выраженного лидирования.

Ещё один вид, относящийся к рассматриваемой категории – китайская полёвка, *Lasiopodomys mandarinus*, распространённая в степных регионах Бурятии, Северной Монголии, Северо-Восточного Китая и Корейского полуострова. Для этого вида характерен подземный образ жизни. Норы китайской полёвки представляют собой сложные сооружения, в которых число выходов достигает 70, а длина подземных коммуникаций – 95 м. Большинство переходов и туннелей, располагающихся близко к поверхности почвы, служит для добывания корма (в основном корней *Stellera chamaejasme*, богатых питательными веществами). В связи с этим зверьки редко отходят от выходов из нор на расстояние, превышающее 1 м (Сморкачева и др., 1990; Сморкачева, 1998; Smorkatcheva, 1999). Размножение в популяциях китайской полёвки происходит, в основном, с апреля по август, однако беременные самки встречаются и зимой. Беременность длится 21-25 дней, среднее число эмбрионов составляет 4.5, размер выводка варьирует от 1 до 10 детёнышей (в среднем 3.3). Самки становятся половозрелыми в возрасте 38-45 дней, самцы – в возрасте 55-60 дней. Для китайской полёвки характерно избегание инбридинга: в парах, составленных из отца и дочери или брата и сестры, размножения не было (Дмитриев, 1980; Зоренко и др., 1994; Сморкачева, 1998).

Изучение пространственной структуры поселений и социальной организации китайской полёвки проводили в 1986-1993 гг. в Бурятии на площадках мечения от 8 до 16 га с использованием методики повторных отловов (Сморкачева, 1998; Smorkatcheva, 1999). Исследование показало, что в состав семейных групп этого вида входит один взрослый самец, одна или несколько взрослых самок и молодые особи (от 1 до 3 выводков). Весной размер семейных групп невелик – обычно 2-3 особи. Летом их число увеличивается в среднем до 8-9 (максимально – 22). В конце лета и осенью состав семей вновь сокращается до 3-4 особей. Каждая семья занимает отдельную нору (рис. 2.1.4.11) и охраняет её от других особей своего вида. Площадь, на которой располагаются выходы из норы, занимаемой семейной группой в разгар сезона размножения, составляет в среднем $142 \pm 32 \text{ м}^2$ ($n = 13$). Особи-одиночки или пары зверьков обитают в норах меньшей площади – от 15 до 70 м^2 . Площадь участка, занимаемого семейной группой, в которой на-

считывалось 22 особи, была наибольшей – 600 м². В конце лета и осенью площадь семейно-групповых участков варьировала от 80 до 330 м², и в среднем составляла 177 ± 32 м² (n = 11).

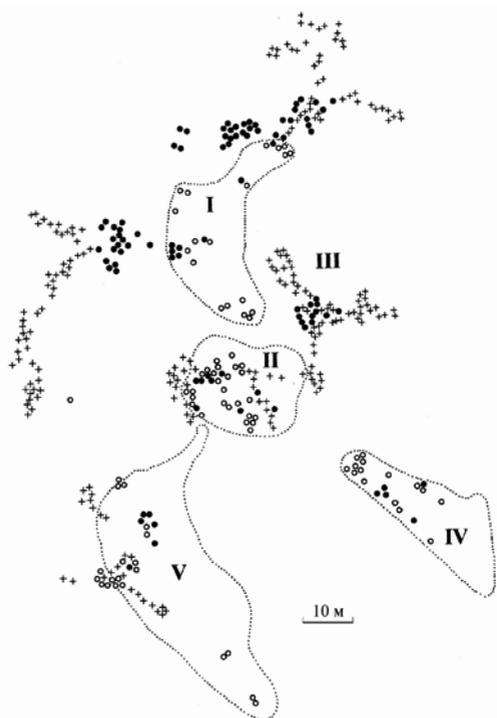


Рис. 2.1.4.11. Взаимное расположение охраняемых территорий пяти семейных групп (I-V) китайской полёвки, *Lasiopodomys mandarinus*, на площадке мечения в июне–сентябре. Пунктиром обозначено пространство, в пределах которого располагались выходы из норы каждой семейной группы, в начале июня. Кружками, чёрными точками и крестиками обозначено появление новых выходов в июне, июле и сентябре, соответственно (по: Smorkatcheva, 1999).

При высокой численности популяции расстояние между соседними норами может быть относительно небольшим, но они не соединяются общими туннелями, и заходы зверьков на чужую территорию отмечаются редко (1% повторных отловов, n = 830).

В репродуктивный период семейные группы могут быть как моногамными (41%), так и полигиническими. Моногамные семьи преобладают в начале сезона размножения (апрель–май). Из 10 обследованных полигинических семей в семи присутствовали две самки, в двух – четыре самки, и в одной – пять самок. В каждой из двух раскопанных нор, занятых семейными группами с несколькими взрослыми самками, обнаружена единственная

гнездовая камера. Следовательно, самки живут в одном гнезде и, по-видимому, совместно выращивают потомство. Самец остаётся с самкой (или несколькими самками) не только во время беременности, но и в период выкармливания детёнышей. Состав взрослых особей в семейных группах стабилен, и смена партнёров происходит, вероятно, только после их гибели.

Связь между особями–родителями и потомством поддерживается длительное время. О возрасте расселения молодняка можно судить лишь по косвенным данным. Установлено, что многие молодые особи не расселяются до 2-3 месяцев. Судя по составу семейных групп, в первую очередь выселяются молодые самцы, тогда как расселение самок происходит значительно позже. Формирование полигинических семей в разгар репродуктивного сезона можно объяснить филопатрией самок.

Обловы 16 нор в осенний период показали, что в двух из них присутствовали по паре размножавшихся самок, в 11 норах – по одной взрослой самке, а в трёх других размножавшиеся самки вообще отсутствовали. Лишь в пяти из 13 семейных групп у взрослых самцов обнаружены увеличенные семенники. Каждую из трёх нор, где отсутствовали взрослые самки, занимала пара самцов (перезимовавший и родившийся в текущем году).

В целом, для китайской полёвки характерен ярко выраженный консерватизм в использовании пространства, обусловленный высокой степенью оседлости зверьков и низкими темпами восстановления их численности.

Судьбу молодняка в популяциях китайской полёвки можно представить следующим образом. По окончании периода молочного вскармливания детёныши остаются в родительской норе еще 20-40 дней, и за это время взрослая самка успевает выкормить ещё один или два выводка. Затем следует расселение молодых самцов, и каждый из них старается найти себе пару. Молодые самки остаются в составе семейной группы и принимают участие в воспитании младших братьей и сестёр. Благодаря филопатрии, они получают возможность унаследовать родительскую нору и таким образом избежать риска гибели, связанного с расселением. Однако эта возможность реализуется лишь в том случае, если в семье происходит смена взрослого самца–основателя. Некоторые самки, достигшие половой зрелости и не получившие возможности обзавестись потомством в родительской норе, расселяются (Сморкачева, 1998).

Наблюдения за семейными группами в лабораторных условиях показали, что внутрисемейные отношения отличаются дружелюбием: за 250 часов наблюдений не зарегистрировано ни одного агрессивного акта. Взрослая пара до 76% времени проводила в одном гнезде. В период выкармливания детёнышей самец находился в гнезде столько же времени, сколько и самка, проявлял активную заботу о потомстве, обогревая и вылизывая детёнышей (Сморкачева, 1998; Smorkatcheva, 2003).

Сходные черты пространственно-этологической структуры обнаруживаются и у прерийной полёвки, *Microtus ochrogaster*, распространённой в некоторых южных провинциях Канады и во многих степных регионах США. Экологии и поведению этого вида посвящено значительное число

исследований (Harvey, Barbour, 1965; Krebs, 1970; Thomas, Birney, 1979; Abramsky, Tracy, 1980; Getz, Carter, 1980; Gaines, Johnson, 1982; Getz, Hofmann, 1986; Solomon, 1991; Getz et al., 1993; Getz, Carter, 1996; Paz y Miño, Tang-Martinez, 1999). Размножение в популяциях прерийной полёвки происходит во все сезоны года, но в весенне–летний период его темпы наиболее высоки (Getz et al., 1993; Getz, McGuire, 1997). Половая зрелость наступает в возрасте около 40 дней, однако в присутствии особей–родителей размножение молодняка подавлено (Richmond, Stehn, 1976; Getz, Carter, 1980). Средний возраст расселения у самцов составляет 34 дня, у самок – 36 дней, при этом расселяется приблизительно 32% молодых самцов и 25% молодых самок. Уровень смертности молодняка очень высок (Getz, Hofmann, 1986).

В пределах своего ареала прерийная полёвка населяет преимущественно биотопы с относительно густой травянистой растительностью, поэтому прямые наблюдения в природе крайне затруднены. Основываясь на косвенных данных, многие исследователи полагают, что элементарные внутривидовые группировки в поселениях прерийной полёвки – это моногамные пары и семьи (Krebs, 1970; Gray, Dewsbery, 1973; Thomas, Birney, 1979; Getz, Hofmann, 1986; Shapiro, Dewsbery, 1986; Carter, Getz, 1993). Об этом свидетельствует то, что взаимоотношения в семейных группах характеризуются ярко выраженной толерантностью. В контактах же между незнакомыми особями преобладают элементы агрессивного поведения. При парных ссаживаниях на “нейтральной территории” самцы и самки, живущие семейными парами, агрессивно реагировали на незнакомых особей противоположного пола. Кроме того, самки в период послеродового эструса неохотно спаривались с незнакомыми самцами (Getz et al., 1981; Shapiro, Dewsbery, 1986). Установлено также, что если самец постоянно живёт с одной самкой, он принимает активное участие в воспитании потомства: обустроивает гнездо, приносит корм, обогревает и вылизывает детёнышей, а также значительное время проводит в гнезде с потомством в отсутствие самки (Thomas, Birney, 1979; Getz, Carter, 1980; Wilson, 1982; Carter, Getz, 1993).

Следует отметить, что вывод о существовании моногамии у прерийной полёвки основан, прежде всего, на лабораторных исследованиях. Однако в этих же исследованиях зафиксирована и полигиническая система размножения. Кроме того, в 56% обследованных в природе выводков выявлено множественное отцовство, свидетельствующее о том, что самки, наряду с постоянными половыми партнёрами, спариваются и с другими самцами (Wolff, Dunlap, 2002; Solomon et al., 2004). Таким образом, вряд ли следует считать прерийную полёвку исключительно моногамным видом, хотя на этом и настаивают многие исследователи (Carter, Getz, 1993; Carter et al., 1995; Insel et al., 1995; Roberts et al., 1998; Mahadi, Wolff, 2002; Solomon et al., 2004; Lucia, Keane, 2012).

Система использования пространства у прерийной полёвки изучена относительно слабо. В разных литературных источниках приводятся данные о размерах индивидуальных участков самцов и самок, показателем которых служило расстояние между крайними точками отловов (*RL*). Многие инди-

видуальные участки имеют вытянутую форму (Harvey, Barbour, 1965), и по данным исследования, проведённого в штате Вайоминг (США), средняя длина участков обитания взрослых самцов и самок составляла 13.9 и 13.7 м, соответственно (Abramsky, Tracy, 1980). Сходные характеристики получены для взрослых самцов и самок в штате Канзас – соответственно, 21.1 и 15.5 м (Gaines, Johnson, 1982). С увеличением плотности населения площадь участков обитания уменьшается.

В полевых исследованиях, проведённых в 1972-1979 гг. в штате Иллинойс (США) с использованием методики повторных отловов на девяти площадках мечения размером от 0.5 до 2.0 га (Getz, Carter, 1980), установлено, что из 120 моногамных пар, выявленных по окончании первой сессии трёхдневных отловов, к началу второй сессии отловов, проведённой через четыре недели после первой, сохранилась 41 пара (34.2%), и лишь в четырёх парах (3.3%) произошла смена партнёров. В 18 парах состав партнёров оставался неизменным после четырёх последовательных сессий отловов, проведённых с интервалом в 3-4 недели. Партнёры в семейных парах не менялись ни в сезон размножения, ни по его окончании.

В дополнение к полевым исследованиям проведены наблюдения за тремя семейными парами, содержащимися в выгородках размером 3×3 м. При подсадке чужаков взрослые особи, особенно самцы, активно их преследовали. Наблюдения проводили до тех пор, пока у каждой пары не родилось несколько выводков, и молодые особи не достигли возраста, по меньшей мере, 50 дней. В каждой паре размножалась только самка-основатель группы. В общей сложности в трёх группах родились 44 самки, но беременность наступила только у двух.

На основании полевых и экспериментальных исследований сделан вывод, что семейные пары у прерийной полёвки образуются из неродственных особей. Каждая пара находит свободную территорию и совместно устраивает гнездо. Самец прогоняет с этой территории всех других особей своего пола. Самка во время эструса спаривается со своим партнёром и становится агрессивной по отношению к другим самцам. Самец после спаривания со своей самкой также становится агрессивным к другим особям противоположного пола. В результате образуется моногамная семья. Самец активно проявляет заботу о детёнышах. После рождения второго выводка подросшие молодые зверьки из первого выводка проявляют заботу о младших собратьях, в частности, обогревают их и затаскивают в гнездо, если те выползают наружу. В возрасте около 40 дней молодые особи становятся половозрелыми, однако приступают к размножению только в том случае, если покидают семейную группу и находят себе партнёра из другой семьи (Getz, Carter, 1980). Установлено, что присутствие в семейной группе двух выводков биологически выгодно для существования вида: постоянное пребывание в гнезде молодых особей из первого выводка положительно сказывается на развитии детёнышей из второго выводка, поскольку они реже остаются в гнезде одни и, следовательно, не переохлаждаются. Кроме того, взрослый самец получает возможность больше времени проводить вне гнезда, чтобы

подкормиться. Благодаря дополнительному теплу, получаемому детёнышами второго выводка из-за присутствия в гнезде своих старших собратьев, они значительно прибавляют в весе (на 13%), и у них раньше открываются глаза (Solomon, 1991).

В исследовании, проведённом в 1980-1984 гг. в штате Иллинойс (США) с использованием методики повторных отловов на двух гектарных площадках (Getz, Hofmann, 1986), установлено, что 50% обследованных внутрипопуляционных группировок ($n = 280$) представляли собой моногамные семейные группы с потомством. Среди прочих, 27% составляли неполные семейные группы (самки с детёнышами) и 23% – сложные группировки (называемые авторами “коммунальными”), в состав которых входили либо пара взрослых самцов с самкой, либо самец с двумя самками. Каждая семейная группа занимала обособленный участок обитания, который в редких случаях частично перекрывал соседние участки, при этом степень перекрытия была небольшой (рис. 2.1.4.12). Гнездовая нора располагалась не в центре семейно-группового участка, а на его периферии.

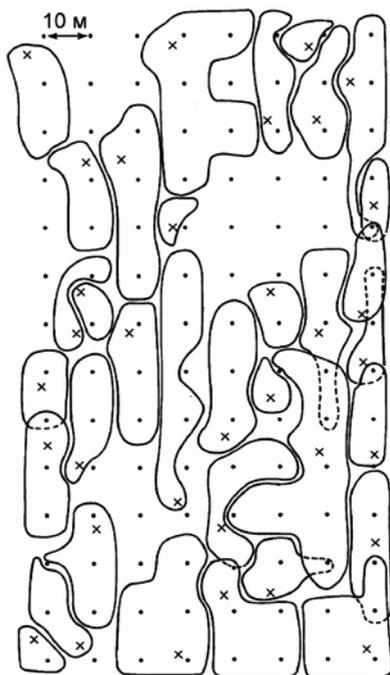


Рис. 2.1.4.12. Распределение участков обитания простых и сложных семейных групп прерийной полёвки, *Microtus ochrogaster*, на площадке мечения размером 1 га с декабря 1982 г. по март 1983 г. в штате Иллинойс (США). Крестиками обозначено расположение гнездовых нор. Зоны перекрытия соседних участков выделены штриховой линией (по: Getz, Hofmann, 1986).

В дальнейшем авторы исследований (Getz et al., 1993; Getz, Carter, 1996; Getz, McGuire, 1997), посчитали, что элементарные группировки в популяциях прерийной полёвки следует разделить на три категории: (1) семейные пары, (2) одиночные самки с детёнышами и (3) коммунальные группировки. В состав последних входили взрослые особи и сеголетки в возрасте старше 30 дней. С марта по октябрь соотношение трёх указанных категорий группировок составляло, соответственно, 36.3, 36.8 и 26.9% от их общего числа ($n = 386$), а с октября по февраль – соответственно, 24.0, 7.4 и 68.6% ($n = 325$). Таким образом, осенью и зимой преобладали коммунальные группировки, многие из которых, по сути, являются семейными группами с подросшим молодняком. Особо отметим, что по ходу исследования, когда молодняк, выращиваемый семейной парой или одиночной самкой, становился взрослым, достигая возраста 30 дней, группировку переводили в разряд коммунальных, и это означает, что многие группировки в ходе исследования учитывались как минимум дважды под разными категориями.

Подавляющее большинство семейных пар (79.1%) образуется весной, когда распадаются зимовочные агрегации. В составе семейных групп остаётся 68% самцов и 73% самок, родившихся весной и летом. Новые пары возникают при объединении партнёров, переживших зиму в составе разных группировок. Значительную часть репродуктивных группировок (11%) в весенний период составляют одиночные самки, выкармливающие потомство без участия самцов. В течение летнего и зимнего сезонов в общей сложности зарегистрировано 180 одиночных самок с потомством. Из них 8.3% выселились из семейных групп. Неполные семьи появляются чаще всего в результате гибели самцов, и у самок в дальнейшем детёныши рождаются не от постоянных партнёров, а от самцов, временно посещающих их только для спаривания. В зимний период такие неполные семьи (самки с половозрелым потомством) составляют значительную часть зимовочных агрегаций. Кроме того, в поселениях прерийной полёвки во все сезоны года присутствуют одиночные самцы (до 46%) и самки (до 24%) (Getz, Carter, 1996).

Зимой образование коммунальных группировок происходит из-за задержки расселения молодых особей (до 70%). Этому способствует и снижение смертности среди молодняка благодаря отсутствию хищников, в основном змей, залегающих в спячку (Getz, Carter, 1996). Остальную часть (30%) составляют неродственные особи, присоединяющиеся к семейным группам. Большинство самцов (82.4%, $n = 261$) и самок (77.3%, $n = 132$), вошедших в состав зимних коммунальных группировок, относилось к категории “странствующих” одиночек (Getz, McGuire, 1997).

Помимо зимних коммунальных группировок, в которых насчитывается от 2 до 19 особей (в среднем 8.0 ± 0.2 , $n = 237$), существуют и летние коммунальные группировки, объединяющие от 3 до 6 особей (в среднем 3.4 ± 0.1 , $n = 104$). Доля летних коммунальных группировок составляла около 27%. Эта цифра, однако, вызывает большие сомнения, поскольку авторы исследования указывают, что семейные группы с потомством в возрасте старше 30 дней переводились в разряд коммунальных. В сезон размножения

совокупная доля семейных групп (полных и неполных) составляла около 73%, т.е. почти втрое превышала долю коммунальных. Можно полагать, что за 6 месяцев весенне–летнего сезона отловов в подавляющем большинстве семейных групп молодые особи повзрослели и были переведены в категорию взрослых ещё до расселения (поскольку средний возраст расселения молодняка – 34–36 дней), а соответствующие семейные группы стали учитываться как коммунальные группировки. Напрашивается вывод: подавляющее большинство группировок, отнесённых к категории коммунальных в весенне–летний сезон размножения, – это уже учтённые ранее семейные пары и одиночные самки с повзрослевшим потомством. Принимая во внимание это обстоятельство, остается констатировать, что доля коммунальных группировок в популяциях прерийной полевки в сезон размножения, приведённая в указанных исследованиях (Getz, Hofmann, 1986; Getz et al., 1993; Getz, McGuire, 1997), явно завышена.

Летние коммунальные группировки, в которых присутствуют два или три взрослых зверька одного пола, очень неустойчивы: средняя продолжительность их существования составляет всего 28 дней. Это свидетельствует о том, что в сезон размножения в составе коммунальных группировок чаще всего бывает один или два взрослых самца, которые живут в одной норе с одной или двумя взрослыми самками. Такие группировки существуют непродолжительное время, во всяком случае, меньше, чем требуется самкам для вынашивания и выкармливания потомства. Судя по всему, подобные коммунальные группировки представляют собой остатки семей, в которых погибла взрослая самка или оба взрослых зверька. Молодые особи, достигшие половой зрелости в возрасте 40 дней, не уживаются вместе в разгар сезона размножения, и эти неполные семейные группы, переведённые в разряд коммунальных, в конечном итоге, распадаются. С этим выводом согласуются и данные повторных отловов, свидетельствующие, что весной, летом и в начале осени значительная доля (21%) зверьков, обнаруженных в составе коммунальных групп, перемещается из одной группировки в другую. Зимние коммунальные группировки (т.е. сложные семейные группы) более стабильны, и их состав не меняется длительное время – в среднем около трёх месяцев. Зимой только 4% особей переходят из одной коммунальной группировки в другую (Getz, Carter, 1996; Getz, McGuire, 1997).

На основе этих данных авторы исследования (Getz, Carter, 1996; Getz, McGuire, 1997) делают заключение: в поселениях прерийной полевки, вне зависимости от сезона года, преобладают коммунальные группировки, основу которых составляют семейные пары или одиночные самки с половозрелым, нерасселившимся потомством. В состав коммунальных группировок могут входить взрослые особи, выселившиеся из других семей, особенно в осенне–зимний сезон. В летний период доля коммунальных группировок относительно мала, но осенью и зимой они составляют подавляющее большинство (около 69%), поскольку регулярно пополняются за счёт нерасселившегося молодняка. Доля коммунальных группировок, образовавшихся за счёт присоединения неродственных особей к уже существующим семей-

ным группам, летом составляет 27.9%, а зимой – 31.1%. В годы высокой численности увеличивается и число коммунальных группировок. Такая социальная структура в популяциях прерийной полёвки не приводит к повышению инбридинга, поскольку молодняк не приступает к размножению, пока остаётся в составе семьи (Carter, Getz, 1993; Getz et al., 1993; Getz, Carter, 1996).

Принимая во внимание факт, что основную массу в популяциях прерийной полёвки составляют семейные группы, объединяющие особей–родителей с потомством (в том числе и в так называемых коммунальных группировках), можно заключить, что для этого вида наиболее типичен, всё-таки, не коммунальный, а семейно-групповой образ жизни. Термин *коммунальные группировки*, по сути неопределённый и неточный, вводит читателя в заблуждение, поскольку наводит на мысль, что подобные группировки чем-то принципиально отличаются от семейных. И полевые наблюдения, и лабораторные исследования свидетельствуют, что инбридинг в коммунальных группировках – крайне редкое явление, и этот факт также свидетельствует в пользу семейно-групповой организации этого вида.

Социальная организация, однако, допускает присоединение к существующим семейным группам неродственных особей. Явление это – хотя и редкое, но всё же вполне объяснимое для сезона размножения, если учитывать, что значительная доля среди учтённых элементарных внутривидовых группировок – это неполные семейные группы (23.3%). Потенциально они могут составлять половину коммунальных группировок, образованных на основе неполных семейных групп (с одной взрослой самкой), к которым позднее присоединяются взрослые самцы. А если самец образует пару с неродственной ему самкой (пусть даже с выводком), то это – уже вполне ожидаемое и закономерное явление.

Неудачное использование термина *коммунальные группировки* становится особенно очевидным при знакомстве с одной из последних работ, посвящённой феномену социальности у прерийной полёвки (McGuire et al., 2002). Авторы этого исследования оценивали индивидуальную приспособленность (fitness) и репродуктивный успех самок в зависимости от размера и состава коммунальных группировок. В качестве меры репродуктивного успеха они использовали такой показатель, как число детёнышей, достигших возраста 30 дней, в расчёте на одну взрослую самку, и установили, что репродуктивный успех самок был наиболее высоким в группировках, состоящих из трёх взрослых особей, не считая детёнышей. Если в состав группировки, помимо самки, входили два взрослых самца, то её репродуктивный успех был существенно выше, чем в группировках с меньшим или большим числом самцов. Таким образом, более успешными в плане размножения и выживания молодняка оказывались коммунальные группировки, в состав которых входили одна взрослая самка и два взрослых самца. Семейные пары, одиночные самки с детёнышами, а также другие коммунальные группировки, в составе которых насчитывалось большее число взрослых особей – все они характеризовались более низкими показателями репродуктивного успеха.

Авторы исследования (McGuire et al., 2002) попытались найти ответ на вопрос: почему коммунальные группировки именно такого состава (одна взрослая самка и два взрослых самца) оказываются наиболее успешными в размножении? Анализируя данные полевых и экспериментальных исследований, они приходят к выводу, что взрослые самки плохо уживаются друг с другом, проявляют взаимную агрессию, и это, в конечном счете, отрицательно сказывается на размножении. Даже если в составе группировки находится несколько родственных самок, то успешно размножается, как правило, только одна них. Что касается взрослых самцов, то, как известно, они проявляют активную заботу о потомстве (Oliveras, Novak, 1986) и даже способны защищать его от короткохвостых бурозубок (*Blarina brevicauda*), которые в отсутствие взрослых особей могут проникнуть в гнездо и съесть беззащитных детёнышей (Getz et al., 1992). Кроме того, взрослый самец охраняет участок обитания с норой, где находятся детёныши, от других взрослых самцов (McGuire et al., 1990). Подросшие и не расселившиеся самцы также проявляют заботу о своих младших братьях и сестрах, и благодаря их присутствию в гнезде самка больше времени уделяет кормёжке (Wang, Novak, 1992). И, наконец, молодые самцы больше времени проводят в гнезде в тесном контакте с детёнышами и взаимодействуют с ними чаще, чем молодые самки (Roberts et al., 1998). Принимая во внимание все эти обстоятельства, авторы исследования (McGuire et al., 2002) делают вполне логичный вывод: присутствие двух самцов, помогающих в воспитании детёнышей, оказывается выгодным для достижения максимального репродуктивного успеха. И именно поэтому у прерийной полёвки индивидуальная приспособленность, мерилom которой является репродуктивный успех, наиболее высока у тех особей, которые, по мнению авторов исследования, образуют коммунальные группировки указанного выше состава.

Однако зададимся вопросом: как можно охарактеризовать этих двух взрослых самцов в составе такой коммунальной группировки? Нет сомнений, что один из них – половой партнёр самки и отец детёнышей (если не всех, то хотя бы части из них). Но откуда может взяться другой взрослый самец? Может ли он быть чужаком, присоединившимся к уже образовавшейся семейной паре? Результаты многочисленных полевых и экспериментальных исследований, свидетельствуют, что это маловероятно. Скорее всего, он будет изгнан с участка семейной пары самцом–резидентом, и уж тем более сомнительно, что он станет ухаживать за детёнышами. Следовательно, второй взрослый самец – это, вероятнее всего, один из нерасселившихся потомков семейной пары (напомним: всех нерасселившихся молодых особей старше 30 дней авторы исследования автоматически переводили в категорию взрослых). Но если это так, то группировка, о которой идет речь – это типичная семейная группа с разновозрастным потомством (extended family), и потому не вполне понятно, зачем называть её коммунальной.

Справедливости ради следует согласиться, что коммунальные группировки, объединяющие более двух неродственных особей, действительно существуют в популяциях прерийной полёвки. Однако их доля, как подска-

зывает логика, невелика. Кроме того, они быстро распадаются и поэтому не играют существенной роли в размножении, и уж, тем более, не определяют сути социальной организации вида. Не вполне корректное использование термина *коммунальные группировки* при описании социальной структуры у прерийной полёвки особенно контрастирует с тем, что этот вид многими исследователями (в том числе и теми, которые используют этот термин) признается моногамным (Carter, Getz, 1993; Carter et al., 1995; Insel et al., 1995; Roberts et al., 1998; Mahadi, Wolff, 2002; Solomon et al., 2004; Lucia, Keane, 2012). Особенность моногамии прерийной полёвки, однако, заключается в том, что она является социальной (поведенческой), а не сексуальной, и не исключает возможности спаривания самок с другими самцами, равно как и самцов с другими самками. Поэтому во многих выводах обнаруживается множественное отцовство (Solomon et al., 2004).

Подводя итог, остается констатировать, что для прерийной полёвки характерен не коммунальный, а семейно-групповой образ жизни. В некоторых популяциях этого вида преобладают моногамные пары. Однако моногамия отражает не систему спаривания (*genetic monogamy*), а тип взаимоотношений (*behavioral monogamy*), заключающийся (1) в совместном использовании половыми партнёрами общей гнездовой норы и общего участка обитания, (2) в территориальном поведении самцов, изгоняющих с семейного участка других особей своего пола, и (3) в проявлении у них родительского поведения. Возможно, именно благодаря социальной моногамии взрослые особи зачастую не образуют новую пару после гибели партнёра.

Семейно-групповой образ жизни с отсроченным расселением молодняка характерен и для многих видов крупных наземных беличьих, в том числе для чернохвостой луговой собачки, *Synomys ludovicianus*, распространённой на юге провинции Саскачеван в Канаде и ряде степных регионов США. В отличие от других наземных беличьих, этот вид не залегает в спячку, хотя в зимний период его активность существенно снижается по сравнению с летними месяцами. Спаривания самцов с самками отмечаются в конце февраля – начале марта. Детёныши рождаются в конце марта или апреле и выходят на поверхность в мае. Их число в выводах невелико – в среднем 2.9. Период молочного вскармливания длится от 4 до 7 недель. Молодые особи приступают к размножению в возрасте двух лет или старше. Ежегодная смертность в популяциях чернохвостой луговой собачки достигает 50% (Tileston, Lechleitner, 1966; Hoogland, 1978, 1979).

Поселения чернохвостой луговой собачки имеют мозаичную структуру, в которой выделяются относительно крупные образования – колонии, или варды (King, 1955, цит. по Tileston, Lechleitner, 1966), отделённые одна от другой участками высокотравья, речными протоками, холмами и другими элементами пересечённого рельефа (Hoogland, 1981). Особи из соседних колоний могут видеть или слышать друг друга, но крайне редко вступают в прямой контакт. Каждая колония (варда) состоит из нескольких территориально обособленных субъединиц – котерий (King, 1955, цит. по Tileston, Lechleitner, 1966), представляющих собой сложные семейные группировки,

в состав которых входят один взрослый самец, от 1 до 6 взрослых самок, полувзрослые (годовалые) особи и сеголетки (Hoogland, 1978, 1981; Garrett, Franklin, 1988). В наиболее крупных семейных группах может быть до трёх взрослых самцов (Tileston, Lechleitner, 1966; Hoogland, Foltz, 1982). Некоторые котерии объединяют только взрослых самцов (от 2 до 4), однако наиболее типичный состав – пара взрослых с разновозрастным молодняком. Число особей в котериях варьирует от 2 до 10, и в среднем составляет 6.3 (Tileston, Lechleitner, 1966; Hoogland, Foltz, 1982).

Активность членов котерии сосредоточена на ограниченном участке обитания с отчётливо выраженными границами. Его площадь составляет в среднем 0.26 ± 0.12 га (Hoogland, 1981). Участки соседних котерий, как правило, не перекрываются (рис. 2.1.4.13).

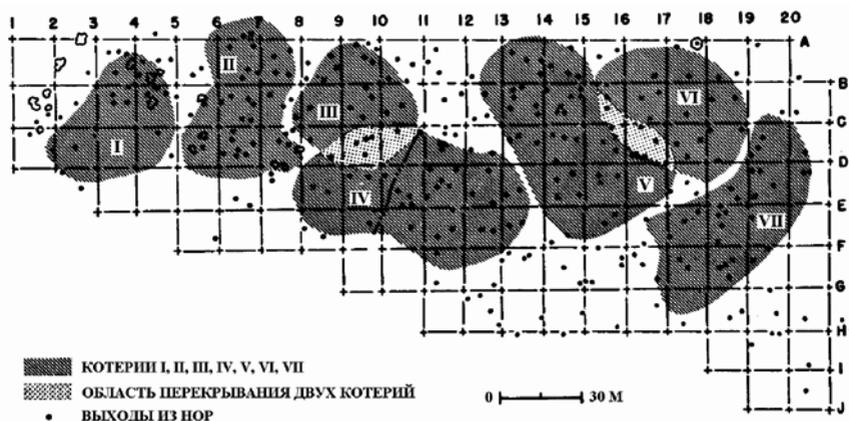


Рис. 2.1.4.13. Распределение семи котерий (семейных групп) в одной из колоний (вард) чернохвостой луговой собачки, *Synomys ludovicianus*, на площадке наблюдений в 1960 г. в штате Колорадо, США (по: Tileston, Lechleitner, 1966, с изменениями).

Взрослые особи, особенно самцы, входящие в состав одной котерии, охраняют занимаемую территорию (King, 1955, цит. по Fitzgerald, Lechleitner, 1974), однако территориальные конфликты возникают относительно редко (Tileston, Lechleitner, 1966). Можно полагать, что пространственная обособленность котерий обеспечивается активной охраной территории на первых этапах её освоения и в дальнейшем поддерживается за счёт взаимного избегания охраняемых участков. В котериях с несколькими самцами выявлена иерархия доминирования, проявляющаяся, однако, в достаточно мягкой форме (King, 1955, цит. по Fitzgerald, Lechleitner, 1974).

Взрослые самки обычно более осторожны, чем самцы, и заняты, преимущественно, воспитанием детёнышей. Наблюдения показывают, что по

окончании периода спариваний они проявляют агрессивность по отношению к самцам и отгоняют их от гнездовой норы. Агрессивность самок снижается только после выхода молодняка на поверхность. Выводки обычно держатся вместе. У молодых зверьков хорошо выражено аффилиативное поведение, в особенности акты обследования и социальные чистки (груминг), адресованные взрослым особям. Среди детёнышей отмечено соперничество в виде игровой борьбы и взаимного преследования (Tileston, Lechleitner, 1966). Важной формой взаимодействий между взрослыми и молодыми особями служат взаимные чистки (King, 1955, цит. по Fitzgerald, Lechleitner, 1974).

В крупных котериях (сложных семейных группах) самки в большинстве случаев (62%) спариваются с одним самцом. Множественное отцовство обнаружено только в 3 из 102 обследованных выводков. Самцы, напротив, спариваются с несколькими самками. В простых семейных группах самка спаривается преимущественно со своим постоянным партнёром (73% случаев) и дополнительно – с самцами-соседями. В семейных группах с несколькими самцами самки спаривались последовательно, по меньшей мере, с двумя самцами. Часть самок (18%) спаривалась как со своими постоянными партнёрами, так и с самцами из соседних семейных групп. Некоторые самки (2%) спаривались исключительно с самцами из соседних семейных групп. В целом, систему спаривания у чернохвостой луговой собачки можно назвать полигинической (Foltz, Hoogland, 1981; Hoogland, Foltz, 1982), однако имеет место и факультативная полиандрия.

Уровень генетического разнообразия семейных группировок невысок (Chesser, 1983), и в связи с этим высказано предположение, что семейно-групповой образ жизни чернохвостой луговой собачки и соответствующее ему поведение сформировались благодаря инбридингу и процессам, обусловленным генетическим дрейфом. Тем не менее, существуют механизмы избегания инбридинга, в частности, выселение молодняка и особей более старшего возраста из семейных групп. Молодые самки по достижении половой зрелости могут остаться в составе своей семейной группы, но молодые самцы, как правило, расселяются в возрасте 12-14 месяцев (Hoogland, 1982). Кроме того, самки, приступающие к размножению в возрасте одного года, спариваются, как правило, с неродственными самцами, а взрослые самцы в ряде случаев переходят в другую семейную группу прежде, чем их дочери достигают возраста половой зрелости (Hoogland, 1982; Garrett, Franklin, 1988).

Процессы, связанные с расселением, подробно изучены в ходе исследования, проведенного в 1979-1982 гг. в штате Дакота (США) с использованием радиотелеметрии (Garrett, Franklin, 1988). Выявлены, в частности, перемещения некоторых особей как в пределах одной колонии (варды), так и между соседними колониями (на расстояние, составляющее в среднем 2.4 км). Нечастый обмен особями между отдельными котериями (семейными группами) происходит круглый год. Массовые переходы из одной колонии в другую отмечены только весной, и этот процесс совпадает с выходом мо-

лодняка. У расселяющихся особей выявлены существенные возрастные различия. Среди самцов преобладали годовалые неполовозрелые особи (91%), расселение которых обусловлено поиском половых партнеров. Однако в большинстве случаев самцы спариваются с самками лишь на следующий год (Hoogland, 1982). Реже отмечаются переходы годовалых самцов из одной семейной группы в другую, и в этом случае они сразу приступают к размножению (Garrett, Franklin, 1988). Что касается расселяющихся самок, то их возраст обычно превышает 2 года. За весь период исследований не выявлено ни одного случая образования новой колонии (варды), состоящей исключительно из мигрантов.

Внедрение мигранта в любую колонию поначалу встречает активное сопротивление со стороны резидентов. Присутствие чужака действует возбуждающе на всех членов семейных групп, и они активно нападают на него, вынуждая скрываться от преследования во временных норах на периферии колонии. В итоге, только 12 из 27 (44%) мигрирующих особей, за которыми вели наблюдения, закрепились в составе новых колоний, и лишь менее половины из них (40%) дожили до следующей весны и приняли участие в размножении.

Переходы луговых собачек из одной семейной группы в другую в пределах одной колонии связаны, главным образом, с истощением кормовых ресурсов на охраняемой территории. В этой ситуации часть особей гибнет либо из-за агрессивных стычек с особями-соседями, либо от истощения, но некоторые, в особенности самки, выживают, если им удаётся закрепиться в соседних семейных группах. Таким образом, расселение в популяциях чернохвостой луговой собачки, в целом приуроченное к весеннему периоду, способствует перераспределению особей в семейных группах и колониях, и благодаря этому снижается степень инбридинга, а также оптимизируется использование кормовых ресурсов.

Семейно-групповой образ жизни с отсроченным расселением молодняка и ярко выраженной охраной территории характерен для многих видов сурков, в частности, для сурка Мензбира, *Marmota menzbieri*, распространённого на Западном Тянь-Шане. Ленточные поселения сурка Мензбира располагаются на высотах 2150-3400 м над уровнем моря и обычно изолированы складками рельефа. Этот вид отличается очень коротким периодом наземной активности, продолжающимся с конца апреля (после выхода из зимней спячки) до третьей декады августа, когда сурки вновь залегают в спячку (Машкин, 1983).

Семейная группа у сурка Мензбира обычно состоит из пары взрослых особей (старше 3 лет) и их потомства (максимально до 8 молодых особей). Встречаются семьи с двумя взрослыми самцами, состоящими в родстве (Машкин, 1983). Возрастной состав и число членов семейной группы периодически меняются. Молодые особи, пережившие третью зиму, отселяются и образуют новые семьи. Большинство из них даёт потомство в том же году. Некоторые особи, не нашедшие себе партнёра для образования пары, возвращаются в родительскую семью. В некоторых семьях происходит об-

мен годовальными особями. Возможны также переходы самцов из одной семейной группы в другую. Однако основа семейной группировки сохраняется в течение длительного времени, и смена одного из родителей – не частое явление, к тому же не приводящее к распаду семьи (Машкин, 1983).

Каждая семейная группа охраняет свой обособленный участок обитания (рис. 2.1.4.14). После выхода молодняка семейно-групповые участки расширяются и частично перекрываются (рис. 2.1.4.14, А), однако степень перекрывания невелика и составляет всего 5-8% (Машкин, 1983). Перед залеганием в спячку площадь семейно-групповых участков сокращается, и они полностью изолируются в пространстве (рис. 2.1.4.14, Б). Обособленность семейных групп поддерживается активной охраной и запаховой маркировкой территории.

Взаимодействия между членами одной семьи характеризуются высокой степенью толерантности. Наиболее частые контакты – взаимные обнюхивания. При обнюхивании партнёры особое внимание уделяют лицевой, шейной и ано-генитальной области.

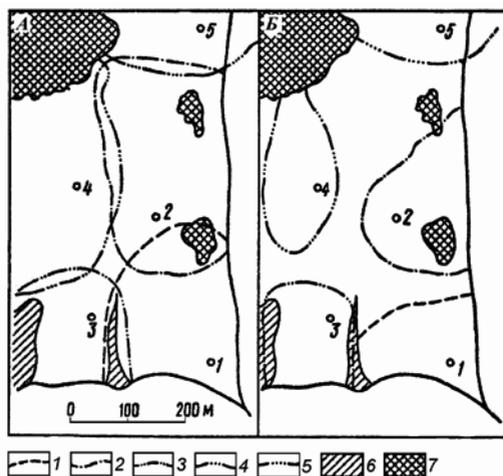


Рис. 2.1.4.14. Взаимное расположение пяти семейно-групповых участков сурка Мензбира, *Marmota menzbieri*, на площадке мечения в Чаткальском заповеднике в конце июня (А) и первой декаде августа 1977 г. за 8-12 дней до залегания в спячку (Б). Границы участков: 1 – семьи №1, 2 – семьи №2, 3 – семьи №3, 4 – семьи №4, 5 – семьи №5, 6 – каменистая осыпь, 7 – скалы (по: Машкин, 1983, с изменениями).

Назо-назальные и другие опознавательные контакты чаще отмечаются в весенние месяцы. В этот же период наиболее вероятны и нейтральные междусемейные контакты, когда члены соседних семей кормятся рядом на небольших, прогретых солнцем участках площадью 17-28 м². По мере таяния снега семейно-групповые территории увеличиваются в размерах, и частота

межгрупповых взаимодействий снижается. За 60-70 дней до залегания в спячку число контактов в поселениях сурка Мензбира сокращается до минимума (Машкин, 1983).

Сеголетки после выхода из выводковых нор первые 2-3 дня контактируют только с матерью, а позднее – с годовальными особями и другими членами семьи. Социальная чистка (груминг) – относительно редкое явление и не играет особой роли в становлении внутрисемейных отношений. Наибольшая частота чисток отмечается во второй половине сезона наземной активности, при этом их инициаторами чаще выступают молодые особи в возрасте до 2 лет. Нередко отмечаются чистки детёнышей, инициированные самкой. Взрослые самцы ни разу не были отмечены в качестве инициаторов чистки. Чистка партнёра и взаимодействия при чистках не отражают иерархической организации семейной группы (Машкин, 1983).

Гораздо более важную связующую роль играет скучивание. Весной такие социальные взаимодействия отмечаются часто, но на короткое время, и скучиваются обычно 2-3 особи. Ближе к залеганию в спячку сурки скучиваются группами по 4-6 особей. При этом они находятся в тесном телесном контакте друг с другом в течение 15-20 минут, а в некоторых случаях – до 2 часов. Регулярно отмечаются игровые взаимодействия, в которых присутствуют некоторые элементы агонистического поведения, а также груминг и обследование партнёра. Обязательные элементы игрового поведения – боксирование и захват резцов партнёра в вертикальной стойке. Групповые игры, как правило, непродолжительны, и инициативу в них чаще всего проявляют молодые особи.

Агонистическое поведение представлено такими элементами, как угрожающие и защитные стойки, преследование, атака, схватка и бегство от партнёра. Демонстрация угрожающих поз и преследование зарегистрированы во взаимодействиях между членами соседних семей, охраняющих свои участки обитания. Территориальные конфликты возникают только после окончательного установления границ между семейными участками, примерно через два месяца после выхода из спячки. При встрече особи-соседи чаще ограничиваются демонстрациями поз угрозы, в частности, боковых стоек. Если же чужак обнаруживается в центре охраняемого участка, хозяин территории атакует его и преследует до самой границы участка, а затем метит приграничную территорию и ближайшие норы.

Жёсткая иерархия доминирования в семейных группах сурка Мензбира отсутствует. Социальная организация отражает не ранговую структуру, а функциональные роли особей (Батулин, 1983; Машкин, 1983). Сеголетки и годовалые особи не проявляют признаков агрессии по отношению к чужакам, хотя помогают изгонять их в присутствии старших членов группы. Эти действия являются, скорее, актом подражания взрослым особям, чем проявлением агрессии. Все члены семьи принимают участие в запасании гнездового материала и оповещении об опасности. Взрослые и полувзрослые особи участвуют в охране и маркировке семейно-групповой территории, но в разной степени. В семьях с одним взрослым самцом именно он наиболее

активен в маркировке и охране участка, а также в социальных взаимодействиях. При наличии в семье полувзрослых самцов (в возрасте 2-3 лет) часть функций, связанных с охраной и маркировкой территории, распределяется между ними при сохранении подчинённого положения по отношению к взрослому самцу. В семьях с двумя взрослыми самцами (в возрасте 5-11 лет) наибольшую активность проявляет только один из них (“главный”). Второй самец нередко занимает одно из последних мест в охране и маркировке территории, и в контактах с “главным” самцом демонстрирует все признаки подчинения. Доминирующее положение самца–основателя семьи поддерживается в значительной степени соответствующим поведением остальных членов группы. В семьях без “главного” самца весь комплекс поведения, свойственный его “роли”, проявляется у одной или двух взрослых самок (Батурин, 1983; Машкин, 1983).

Сходная социальная организация обнаруживается у олимпийского сурка, *Marmota olympus* (Varash, 1973a). Исследования в популяциях этого вида, распространённого в субальпийском и альпийском поясах на северо-западе штата Вирджиния (США), показали, что типичная колония (семейная группа) включает в себя одного взрослого самца (в возрасте старше 3 лет), двух взрослых самок (в возрасте старше 2 лет), выводок годовалых особей и выводок сеголеток (Varash, 1973a). Самки приносят потомство (в среднем по 4 детёныша) раз в два года, поэтому со взрослой самкой живут либо сеголетки, либо годовалые особи. Расселение молодняка происходит на третьем году жизни (после второй зимней спячки) и стимулируется относительно высоким уровнем агонистических взаимодействий. В некоторых случаях расселение молодняка задерживается, и двухгодовалые особи остаются в составе семейных групп. Самки становятся половозрелыми в возрасте трёх лет.

Все члены семейной группы выходят после зимней спячки из одной норы. В первые же дни самец спаривается с одной из двух самок. Через несколько недель после выхода из спячки семья перемещается в летнюю нору, располагающуюся в радиусе 30 м от зимовочной норы. Первой летнюю нору занимает беременная самка, и там у неё вскоре появляется потомство. Все остальные члены семейной группы живут некоторое время в зимовочной норе, но взрослый самец периодически также уединяется в своей отдельной норе. В пределах семейно-группового участка у особей нет никаких ограничений в перемещениях. Во время кормёжки они собираются в группы по 2-8 особей. В 7 из 38 обследованных семейных групп присутствовал второй взрослый самец (старше 2 лет), занимавший подчинённое положение. После выхода из спячки он обычно переселялся в отдельную нору на периферии семейно-групповой территории (в 40-150 м от норы самца–доминанта), но в середине лета присоединялся к остальным членам группы, сохраняя своё подчинённое положение. Осенью он укладывался в спячку в общей норе с другими особями.

В социальной организации семейных групп олимпийского сурка можно выделить следующие характерные черты: детёныши и годовалые особи жи-

вместе с матерью; взрослый самец занимает особое положение, доминируя над другими самцами (если таковые присутствуют в группе); двухгодовалые особи расселяются либо занимают отдельные норы.

Иерархические отношения в семейных группах этого вида выражаются в том, что высшее (доминирующее) положение занимает взрослый самец, которому подчиняются взрослые самки; на третьей ступени иерархии располагаются особи старше двух лет, затем годовалые особи, а на низшей ступени находятся детёныши. Отношения доминирования–подчинения чаще всего проявляются в виде избегания контактов с высокоранговыми членами группы. Агрессивные схватки отмечаются редко, и их с трудом можно отличить от игровой борьбы. Беременные и кормящие самки зачастую агрессивно реагируют на приближение взрослого самца. Агрессивность снижается только по окончании периода лактации (в первой декаде июля), когда детёныши выходят на поверхность из выводковой норы.

Отношения доминирования–подчинения среди самцов устанавливаются лишь на ограниченный период, и это можно показать на следующем примере. В одной из семейных групп самец–доминант жил вместе с самкой и её годовалыми отпрысками в отдельной гнездовой норе. Другую нору, расположенную в 6 м от первой, занимала ещё одна самка с выводком сеголеток. Подчинённый самец обосновался в третьей норе, расположенной на расстоянии 60 м от норы доминанта. В июне и июле он активно избегал встреч с доминантом, последний же часто преследовал подчинённого самца (до 8 раз за день, при этом продолжительность погонь составляла до 3 минут). Тем не менее, за весь период наблюдений между самцами не зарегистрировано ни одной схватки. Частота преследований с течением времени снижалась: в июне – в среднем 0.3 за 1 час (110 часов наблюдений), с 1 по 15 июля – 0.16 за 1 час (63 часа наблюдений), а с 15 по 31 июля – ни одного преследования за 71 час наблюдений. В первой декаде августа все контакты между доминирующим и подчинённым самцами стали миролюбивыми. В середине августа подчинённый самец присоединился к остальным членам семейной группы. Наблюдения показывают, что подчинённые самцы могут замещать доминантов в случае их гибели (Barash, 1973a).

Если семейно-групповые участки располагаются на значительном удалении (300–400 м) один от другого, контакты между соседями практически отсутствуют, и редкие стычки происходят только при встречах с расселяющимися двухгодовалыми особями. При компактном расположении семейно-групповых участков отмечается относительно высокая частота межгрупповых взаимодействий, особенно в конце весны – начале лета. Их инициаторами выступают, как правило, взрослые самцы, предпринимающие “разведывательные рейды” на соседние участки. Годовалые особи не проявляют враждебности к чужакам. В некоторых случаях зафиксированы назо-назальные контакты между чужаками и взрослыми самками; у последних зарегистрировано боксирование с чужаками, но это не обращало их в бегство. Если чужак оказывался на расстоянии менее 30 м от взрослого самца, тот сразу атаковал его, заставляя ретироваться. Подобные “разведывательные

рейды”, помимо прочего, позволяют самцам спариваться с самками из соседних семей (Barash, 1973a).

Ещё один вид грызунов, несомненно, относящийся к рассматриваемой категории, – речной бобр, *Castor fiber*, широко распространённый на евразийском континенте – от Скандинавского полуострова и Центральной Европы до верховьев рек Вилюя и Алдана в Восточной Сибири, а также в Монголии и Северо-Восточном Китае (Жарков, Соколов, 1967). Это один из самых крупных грызунов с массой тела, достигающей 31.7 кг (в среднем 17.7 кг). Среди других грызунов он является долгожителем: отдельные особи в зоопарках доживали до 35 лет, а в природе – до 25 лет (Дежкин и др., 1986; Волох, 1988). Образ жизни бобра тесно связан с внутренними водоёмами, чаще всего ручьями и небольшими реками, которые он перегораживает искусственными плотинами, используя в качестве строительного материала небольшие стволы и ветви деревьев и кустарников, а также камни и речной ил. Спаривание бобров происходит в январе–феврале. Эструс у самок, по данным одних авторов, длится 4-8 часов, по другим данным – от 12 до 24 часов. Если самка не оплодотворена, спаривание повторяется через 12-15 суток. Продолжительность беременности составляет в среднем 105 дней (вариации – от 102 до 108 суток). Самки приносят потомство один раз в год (в конце апреля или мае). Средний размер выводка невелик, и в разных популяциях число детёнышей варьирует от 2.2 до 2.9. Некоторые самки дают приплод в возрасте старше 20 лет. Новорожденные покрыты густым мехом, глаза у них полуоткрыты, во рту имеются резцы. Молочное вскармливание длится до 1.5 месяца, однако в неволе период лактации может увеличиваться до 65 дней. Детёныши начинают употреблять растительную пищу в возрасте 2-3 недель, а в месячном возрасте совершают первые выходы из норы. Массовый выход молодняка в лесостепной зоне и на юге таежной зоны приходится на май – начало июня (Лавров, 1938; Жарков, Соколов, 1967; Дежкин и др., 1986).

Элементарной внутривидовой группировкой у бобра является семья (некоторые авторы в качестве синонима используют такие термины, как поселение и колония). В состав семьи чаще всего входят пара взрослых размножающихся особей и молодняк двух последних выводков – годовалые и сеголетки (в общей сложности – до 12 особей). При недостатке свободной территории отмечается задержка расселения годовалых особей, и тогда образуются укрупнённые семьи с 3-4 генерациями молодых особей, у которых наступление половой зрелости задерживается порой до 5-7 лет. Среднее число особей в семейных группах в разных популяциях варьирует от 2.8 до 5.3 (Ставровский, 1978; Дежкин и др., 1986; Гревцев, 2007).

Самец и самка, составляющие семейную пару, живут вместе до тех пор, пока не гибнет один из партнёров. Молодые особи становятся половозрелыми на третьем году жизни, однако некоторая часть самок (7-12%) может приносить потомство уже в возрасте 2 лет. По достижении половой зрелости молодняк покидает семейную группу и расселяется в поисках подходящей пары и свободной территории. В некоторых случаях молодые особи

остаются в составе семейной группы до 4 лет, при этом у них происходит задержка полового созревания (Лавров, 1953; Жарков, 1963; Жарков, Соколов, 1967; Дежкин и др., 1986).

Участок обитания семьи бобров занимает часть водоёма с прилегающей к нему узкой береговой полосой (шириной до нескольких десятков метров), которая расширяется в местах заготовки деревьев до 100-150 м (рис. 2.1.4.15).

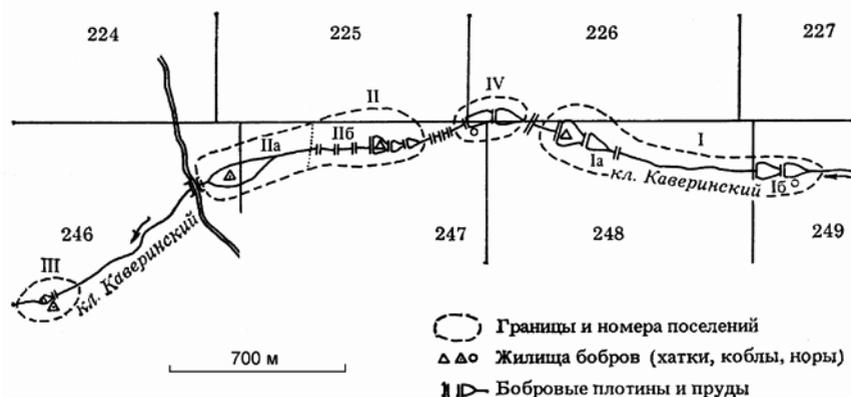


Рис. 2.1.4.15. Участки четырёх семейных групп (I-IV) бобра, *Castor fiber*, с системой плотин на Каверинском ключе в Воронежском заповеднике (по: Дежкин и др., 1986, с изменениями).

Протяжённость участка обитания семейной группы вдоль береговой линии варьирует от нескольких сотен метров до 1 км. В биотопах с очень бедными кормовыми ресурсами, а также на мелких лесных ручьях она может достигать 3 км. Состав семейной группы не влияет на размеры участка обитания. Участки соседних семейных групп разделены нейтральной полосой шириной в среднем около 200 м (Жарков, Соколов, 1967; Richard, 1970; Дежкин и др., 1986).

В пределах семейного участка располагается одно главное убежище (нора или “хатка”, в зависимости от высоты и заболоченности берегов водоёма), несколько временных нор или хаток, сеть путей перемещения, хорошо заметных как в воде, так и на суше, по которым доставляются разделённые на части стволы деревьев или ветви и совершаются обходы участка обитания, а также запасы корма.

Нора – основной тип убежища речного бобра. Входное отверстие норы скрыто под водой на глубине 1.5-2 м. Норы, используемые в течение многих лет, имеют несколько подводных выходов и 2-3 гнездовых камеры. Хатка

представляет собой конусообразное сооружение высотой до 3 м и шириной до 6 м, сложенное из ветвей и обрезков стволов, скреплённых илом. Этот тип убежища используется лишь в том случае, если бобры не имеют возможности выкопать нору. Хатки ремонтируются и надстраиваются бобрами дважды в год – весной перед рождением детёнышей и осенью перед началом зимовки.

Освоение участка обитания вновь образованной парой бобров имеет несколько стадий. На первой стадии пара, обживающая участок, в течение нескольких дней обследует и маркирует его внешние границы. На следующей стадии, длящейся до наступления холодов, пара регулярно патрулирует границы участка. На третьей стадии семейная группа, полностью освоившая участок обитания, занимается регулярной заготовкой деревьев и потреблением веточных кормов, а также сооружением постоянных убежищ, используемых в течение нескольких лет. Бобры в первую очередь валят деревья вблизи основной норы или хатки, затем, в течение нескольких лет, постепенно перемещаются к периферии занимаемой территории. Для облегчения доставки корма по воде бобры сооружают плотины, наращивая их поэтапно, либо роют каналы и туннели, уходящие вглубь лесного массива до 100 метров (Решетников, 1957). После полного истощения древесных ресурсов на своем участке обитания бобры перемещаются на другое место.

Для обозначения границ своего участка бобры оставляют запаховые метки, которые могут отпугивать чужаков. Наряду с этим, члены семейной группы активно охраняют занимаемую территорию. В результате агрессивных столкновений хозяев территории с чужаками на теле взрослых особей остаются следы ранений (числом до 40). Серьёзные травмы могут привести к гибели одного из участников конфликта, чаще всего чужака. Наблюдения, проведённые в 1967-1972 гг. в Окском заповеднике показали, что у особей из семейных групп, находящихся в непосредственной близости от соседей, число шрамов от ранений было значительно большим (в среднем 27 на одну особь), чем у особей, чьи участки обитания располагались обособленно (в среднем 7 шрамов на одну особь). Враждебные отношения характерны и для молодых особей из разных семей. Взаимная агрессивность незнакомых взрослых особей настолько велика, что является серьёзным препятствием для содержания и разведения бобров в неволе (Richard, 1970; Жарков, Соколов, 1967; Дежкин и др., 1986).

Взаимоотношения между членами одной семейной группы можно в целом охарактеризовать как нейтральные, однако отмечаются и миролюбивые взаимодействия – назо-назальные контакты, обнюхивание партнёра, взаимные чистки. Взрослый самец занимает доминирующее положение, которое особенно отчётливо проявляется в период спариваний; на втором месте в социальной иерархии стоит взрослая самка, затем – молодые особи в соответствии с их возрастом. Наиболее тесные узы связывают самок с детёнышами (Richard, 1970; Дежкин и др., 1986).

В зависимости от характера условий обитания моногамия у речного бобра может быть облигатной или факультативной (Гревцев, 2007). Взрослые

самцы проявляют заботу о потомстве, которая выражается, по крайней мере, в том, что они приносят свежий веточный корм, который детёныши начинают употреблять в пищу в возрасте 1.5-2 недель. Взрослый самец, однако, не занимается чисткой детёнышей (Hodgdon, Lancia, 1983). В первые дни после рождения детёнышей активность всех членов семьи сосредоточена вблизи норы или хатки, где находится самка с новорожденными. Вместе с самкой активное участие в заботе о детёнышах принимают и годовалые особи, в том числе самцы. Основная форма поведения детёнышей, которые впервые выходят из норы в возрасте от 2 до 4 недель, – следование за матерью и другими членами семейной группы.

Среди грызунов, относящихся к рассматриваемой категории видов, особо следует выделить некоторых представителей трибы *Hystriognathina*, в том числе одного из южноамериканских грызунов – дегу, *Octodon degus*, распространённого в Чили. Этот вид предпочитает каменистые биотопы, поросшие кустарником, и активен в светлое время суток (Meserve et al., 1983). Размножение у дегу сезонное и приурочено к концу периода дождей (сентябрь–октябрь). Самки приносят обычно по одному помёту в год, в котором насчитывается от 3 до 8 детёнышей (в среднем 5.3), но в наиболее благоприятные годы могут приносить и два помёта. Беременность длится 90-95 дней, а период лактации – 4-5 недель. Половая зрелость у молодняка наступает в возрасте около 9 месяцев (Woods, Boraker, 1975; Fulk, 1976).

Сведения об образе жизни дегу очень фрагментарны. Известно, что этот грызун живёт семейными группами, в состав которых входят от одного до пяти взрослых самцов и до восьми кормящих самок с молодняком, но в подавляющем большинстве случаев в семейной группе присутствует только один взрослый самец. Каждая семья занимает отдельную охраняемую территорию со сложной системой нор, однако самки не устраивают специальных гнёзд для выращивания детёнышей. Последние выходят из выводковых убежищ в возрасте около 3 недель и до наступления половой зрелости держатся однополыми группами. В неволе несколько взрослых самок могут занимать одно общее гнездо даже при наличии свободных гнездовых домиков. В природе подобные группировки состоят из родственных самок (Woods, Boraker, 1975; Fulk, 1976; Yáñez, 1976, цит. по Ebensperger, Bozinovic, 2000; Ebensperger et al., 2004, 2007, 2012; Hayes et al., 2009).

В 1973 г. были проведены наблюдения за пятью семейными группами в одном из естественных поселений (Fulk, 1976). В состав одной из семейных групп входили два взрослых самца и пять взрослых самок; три из них были беременными и жили в одной общей норе. Каждая семейная группа охраняла занимаемую территорию (рис. 2.1.4.16). Выходы из нор в пределах одной территории соединялись хорошо заметными тропинками. Через месяц после начала наблюдений в семейной группе А (с тремя беременными самками) появились 12 детёнышей. Все три самки вместе со своим потомством жили в одной норе.

Взаимодействия между особями, входящими в состав семейной группы А, были преимущественно миролюбивыми. Чаще всего отмечали назо-

назальные контакты (в 18 из 50 зарегистрированных взаимодействий). К другой характерной форме общения относились взаимные чистки, длящиеся до 4 минут. Отмечено также налезание на партнёра. Среди элементов агонистического поведения чаще всего наблюдали выпады (удары партнёра задними лапами) и боксирование в вертикальной стойке. Агрессивные взаимодействия, такие как преследование и схватки, происходили преимущественно при встрече особей из соседних семейных групп на границе между их участками (в 10 случаях из 14).



Рис. 2.1.4.16. Пространственная структура поселения дегу, *Octodon degus*, с пятью семейными группами (А-Е). Кружками, треугольниками и квадратами отмечены места регистраций особей в каждой семейной группе (размеры фигур пропорциональны числу регистраций). Чёрными точками показаны выходы из нор (по: Fulk, 1976).

Во взаимодействиях между особями-соседями преобладали элементы агрессивного и ритуализованного агонистического поведения (преследования, выпады и боксирование). Агрессивные конфликты на границе участков нередко заканчивались тем, что взрослые особи сооружали на своей территории холмики из мелких камней. Эти сооружения служили, по-видимому, важными ориентирами, указывающими на занятость участков обитания (Fulk, 1976).

Взрослые самцы дегу принимают участие в выращивании потомства, что выражается в регулярной доставке свежей травы в нору для кормления детёнышей. В течение первой недели взрослые особи затаскивали детёнышей в убежище, если они выходили на поверхность. Подобная забота о потомстве отмечена как у самок, так и у самцов. Детёныши в возрасте 2-3 недель становятся вполне самостоятельными и получают минимум заботы со сто-

роны родителей. Заходы детёнышей на территорию соседних семейных групп вызывали агрессивную реакцию последних.

Предполагается, что семейно-групповой образ жизни у дегу возник в связи с необходимостью кооперироваться при рытье нор и подземных коммуникаций и для поддержания их в надлежащем состоянии. При рытье норы члены семейной группы выстраиваются цепочкой и поочередно продвигают грунт в сторону поверхности. Кооперация у дегу распространяется не только на сооружение нор, но и, как отмечено выше, на доставку корма детёнышам и ухаживание за ними, а также на социальную терморегуляцию (Ebensperger, Wallem, 2002).

Кооперация, существенно облегчающая и ускоряющая строительство подземных туннелей (Ebensperger, Vozinovic, 2000), обнаруживается и у других подземных видов грызунов, в частности, у голого землекопа, *Heterocephalus glaber*, распространённого в Кении, Сомали и Эфиопии, которого относят к немногим эусоциальным видам среди грызунов (Jarvis, Sale, 1971; Jarvis, 1981; Lovegrove, 1989; Bennett et al., 1994). Этот грызун населяет районы с очень плотным щебнистым грунтом и питается сочными подземными частями растений (луковицами и корневищами). Взрослые особи лишены волосяного покрова, за исключением редких вибрисс, растущих по всему телу. Для добывания корма голые землекопы используют сложную сеть подземных тоннелей, соединяющих гнездовые камеры и подземные хранилища с запасами корма (рис. 2.1.4.17). Их совокупная длина на участке одной семейной группы может достигать 3.5 км.

Размножение у голого землекопа круглогодичное. Беременность длится 78-84 дня. Самки ежегодно приносят по 4-5 выводков, в среднем по 14 детёнышей в каждом. В неволе у некоторых самок рождались очень крупные выводки – до 27 детёнышей. Смертность молодых особей в природе очень высока (в основном из-за хищников). Хотя в неволе взрослые особи доживают до 18 лет, состав неполовозрелых особей из-за их высокой смертности полностью обновляется в семейных группах в течение трёх лет (Jarvis, 1981; Bennett, Jarvis, 1988; Honeycutt, 1992; Jarvis et al., 1994).

Семейные группы голого землекопа очень многочисленны – в их состав входит от 40 до 90 особей, а в неволе – до 300 (Bennett, Jarvis, 1988; Jarvis et al., 1994). В каждой семье имеется единственная и самая крупная размножающаяся самка (называемая, как у муравьёв и термитов, “царицей”), спаривающаяся с двумя-тремя самцами, а также несколько выводков молодых особей, которые, в соответствии со своими биологическими ролями, делятся на несколько “каст” (Jarvis, 1981). Большинство молодых и самых мелких особей принадлежит к касте “рабочих”, занимающихся, главным образом, рытьём и расчисткой подземных тоннелей, а также поиском и доставкой корма и гнездового материала (Jarvis, 1981). При рытье и расчистке нор у “рабочих” особей отмечена кооперация: они выстраиваются цепочкой и по очереди проталкивают порции грунта на поверхность (Jarvis, Sale, 1971). Часть молодых и полувзрослых особей с относительно крупными размерами тела относится к касте “помощников”, ухаживающих за детёнышами

(Jarvis, 1981), а другая часть – к касте “солдат”, обеспечивающих охрану участка обитания семейной группы (Jarvis, 1988, цит. по Honeycutt, 1992). Представители всех трёх каст не принимают участия в размножении, пока находятся в составе семейной группы (Jarvis, 1981).

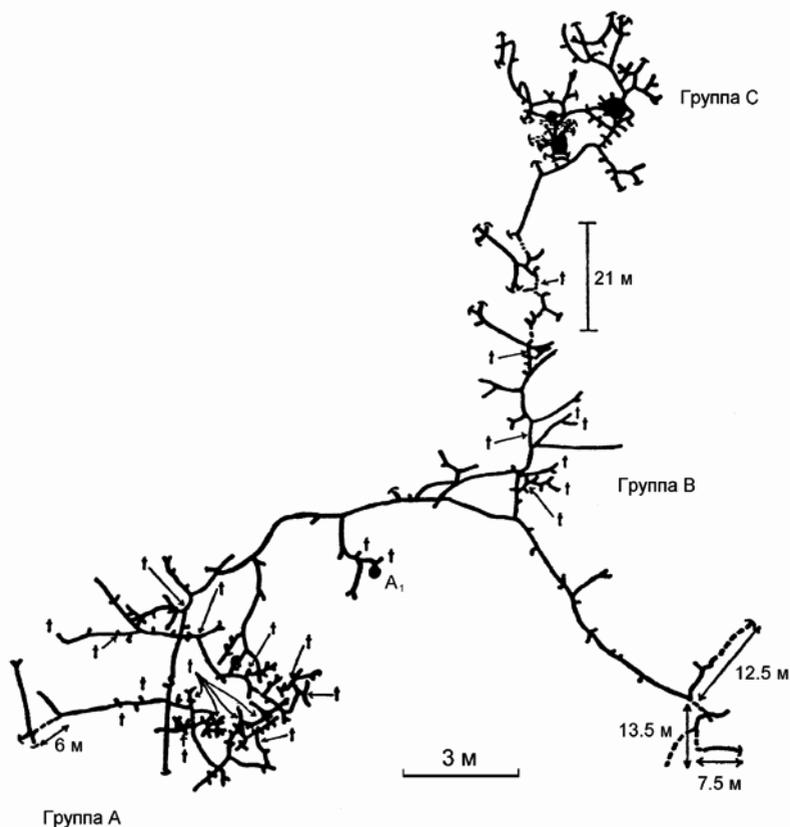


Рис. 2.1.4.17. План системы нор и подземных коммуникаций, соединяющих участки обитания трёх семейных групп (А-С) голого землекопа, *Heterocephalus glaber*; t – расположение частично обнаженных корневищ и лукович кормовых видов растений (по: Jarvis, Sale, 1971).

Наблюдения в неволе показывают, что члены семейной группы в периоды отдыха собираются в одном общем гнезде. В случае опасности “рабочие” и “помощники” быстро выносят детёнышей из гнезда, а когда опасность минует, детёнышей возвращают в гнездо уже все члены семейной группы. Молодые зверьки, достигшие возраста 1-2 месяцев, в основном пополняют касту “рабочих”. Они растут очень медленно и достигают среднего веса, характерного для представителей этой касты, только на втором году

жизни. Некоторые из молодых особей растут быстрее других и переходят в касту “помощников”, которые при благоприятных условиях могут заменить размножающихся самцов, а также “царицу” в случае её гибели. Большинство членов семейной группы в течение всей жизни принадлежит к касте “рабочих” (Jarvis, 1981).

Помимо “рабочих” и “помощников”, в семейных группах голого землекопа имеется очень немногочисленная каста “переселенцев”, члены которой отличаются относительно крупными размерами тела благодаря накопленным жировым запасам, не занимаются ни рытьем подземных тоннелей, ни доставкой гнездового материала или корма, ни уходом за детёнышами (Bromham, Harvey, 1996; O’Riain et al., 1996). Они выполняют особую функцию – в определённый момент покидают семейную группу и внедряются в состав другой семьи либо образуют семейную пару с незнакомым партнёром. Таким образом, они снижают степень инбридинга, характерного для популяций голого землекопа: как показывают исследования, высокая степень генетического сходства обнаруживается не только у членов одной семейной группы, но и у особей соседних семейных групп (Honeycutt, 1992).

Размножающаяся самка (“царица”) и спаривающиеся с ней самцы не принимают участия ни в охране территории, ни в обустройстве гнезда, ни в добычании корма. Их биологическая функция ограничивается исключительно спариванием с самкой и заботой о детёнышах. Самка–царица проявляет агрессивность ко всем младшим членам семейной группы и занимает высшее иерархическое положение. Основатели семейной группы, в особенности самка–царица, своим присутствием подавляют размножение молодых особей, однако последние сохраняют потенциальную способность к репродукции и реализуют её при выселении из семьи.

Хотя с доминирующей самкой спариваются только выборочные самцы (максимум – 3), у большинства других взрослых особей этого пола, никогда не ухаживающих за самкой, отмечается сперматогенез. У дочерних самок происходит задержка овуляции из-за сниженной секреции гонадотропных гормонов под влиянием запаховых стимулов доминирующей самки. Внутри норы имеется одно общее место (“туалет”), где скапливается помёт и моча всех членов семейной группы. После уринации зверьки обычно чистят себя задними лапами и наносят на тело экскременты других особей, в том числе и доминирующей самки. Полагают, что некоторые компоненты её мочи, попадая на тело самок–дочерей, подавляют у них репродуктивную функцию (Jarvis, 1981). В отсутствие доминирующей самки (например, после её гибели), среди наиболее крупных подчинённых самок возникают агрессивные конфликты, и та, что одерживает верх, становится новой “царицей” (Honeycutt, 1992; Bennett et al., 1994; Jarvis et al., 1994).

Обобщая характеристики видов, относящихся к рассматриваемой категории, следует отметить, что элементарными внутривидовыми ячейками в популяциях этих видов являются семейные группы, в которых помимо размножающейся пары или репродуктивного “ядра” (самца с двумя-тремя самками, реже самки с двумя-тремя самцами), присутствует несколько

ко выводков разновозрастных молодых особей. Благодаря задержке расселения молодняка, в составе семейных групп может насчитываться несколько десятков и даже сотен особей, как, например, у голого землекопа. Однако существуют и виды с очень небольшими семейными группами (например, *L. mandarinus*, *M. ochrogaster*), объединяющими лишь пару взрослых особей с двумя-тремя детёнышами.

Семейные группы обычно занимают обособленные участки обитания с высокой степенью их монополизации за счёт активной охраны и маркировки территории, в которой принимают участие и взрослые, и молодые особи. У ряда видов (например, у *H. glaber*) охрана территории становится исключительной прерогативой молодняка.

В отличие от видов со слабо консолидированными семейными группами (тип III), сезонные изменения в пространственно-этологической структуре поселений рассматриваемой категории видов (тип IV) практически не выражены или выражены слабо, как, например, у *L. brandti* и *M. ochrogaster*, в популяциях которых образуются зимовочные группировки за счёт объединения семейных групп с неродственными особями.

Систему взаимоотношений между семейными парами или семейными группами можно охарактеризовать как территориальное доминирование. Подобные же отношения складываются между территориальными самками в сложных семейных группах некоторых видов (например, у *M. unguiculatus*, *L. brandti*). Отношения между особями внутри семейных групп характеризуются высокой степенью толерантности и низкой частотой агрессивных взаимодействий, хотя у ряда видов беременные и кормящие самки становятся агрессивными к остальным членам семейной группы (например, у *C. ludovicianus* и *M. olympus*).

В семейных группах многих видов хорошо выражена возрастная иерархия, проявляющаяся в доминировании взрослых особей над молодыми, а среди молодняка – особей старшей возрастной категории над младшими. Однако доминирование проявляется в мягкой форме, и у многих видов (в частности, у *M. unguiculatus*) выражается лишь в демонстрации аффилиативных форм поведения подчинёнными (молодыми) особями в присутствии старших членов группы, так что для определения подобной социальной организации более точно подходит термин *иерархия подчинения*.

Социальная организация семейных групп многих видов отражает, скорее, не ранговое положение особей, а их функциональные роли. Основатели семьи, в особенности самцы, наиболее активны в маркировке и охране территории. В случае их гибели эти функции переходят к взрослым самкам или перераспределяются между полувзрослыми особями (как, например, у *M. unguiculatus*, *L. brandti*, некоторых видов *Marmota*). У эусоциальных видов (например, *H. glaber*) специализация в распределении поведенческих ролей достигает наивысшей степени и распространяется, помимо прочего, на рытьё подземных коммуникаций и фуражирование.

Практически у всех видов хорошо развиты интеграционные формы поведения, способствующие увеличению сплочённости семейных групп –

груминг, скучивание, некоторые другие взаимодействия, а также акустическая сигнализация и запаховая маркировка. Хорошо развита кооперация во многих видах деятельности: при рытье нор и подземных коммуникаций, сооружении наземных убежищ, добывании и запасании кормов, уходе за детёнышами.

Система спаривания у видов, относящихся к рассматриваемой категории, весьма лабильна. У многих из них образуются моногамные пары, однако половые партнеры в сезон размножения могут спариваться с особями из соседних семейных групп. Поэтому, наряду с моногамией, отмечается факультативная или облигатная полигиния, а также полиандрия. В связи с этим под моногамией во многих случаях следует понимать не систему спаривания, а социальные взаимоотношения партнёров.

Характерной чертой репродуктивной биологии рассматриваемой категории видов является дифференцированное размножение: потомство приносят только особи—основатели семейных групп. Размножение молодняка, пока таковой находится в составе семейных групп, подавлено даже в том случае, если молодые особи достигают возраста половой зрелости. Подавление репродуктивных функций может быть обусловлено влиянием запаховых стимулов мочи и других экскретов взрослых размножающихся особей, которые ингибируют секрецию половых гормонов у молодняка. Существует и другой механизм, ограничивающий размножение молодых особей в семейных группах — инцест-табу. У большинства видов (за исключением наземных беличьих) взрослые самцы и полувзрослые особи проявляют как прямую, так и косвенную заботу о детёнышах. Это также способствует укреплению социальных связей между членами семейной группы. В целом, прочность парных связей у рассматриваемой категории видов наиболее высока.

Расселение молодняка из семейных групп происходит со значительной задержкой (порой на несколько лет, как у *Castor fiber*, *M. olympus* и некоторых других видов), при этом у молодых самок обнаруживается относительно хорошо выраженная филопатрия, благодаря которой формируются сложные семейные группировки с несколькими размножающимися самками, называемые нередко гаремами (особенно у наземных беличьих).

Особняком стоят некоторые представители семейства Sciuridae (например, *S. ludovicianus* и *M. olympus*), у которых относительно высок уровень внутривидовых агонистических взаимодействий и отсутствует прямая забота о потомстве у самцов. Пространственно-этологическую структуру этих видов можно рассматривать как промежуточный вариант между типами III и IV. То же самое справедливо и в отношении таких видов, как *L. brandti* и *M. ochrogaster*, у которых обнаруживается сезонная вариабельность пространственно-этологической структуры с образованием зимовочных агрегаций, характерных для типа III.

Приведённые выше примеры свидетельствуют о том, что в популяциях грызунов присутствуют два основных типа группировок: (1) агрегации взрослых особей с частично перекрывающимися участками обитания, которые формируются у видов с пространственно-этологической структурой

типа II, а в зимний период – и у некоторых видов с пространственно-этологической структурой типа III; и (2) семейные группы, занимающие, как правило, обособленные участки обитания, и являющиеся элементарными внутривидовыми образованиями у видов с пространственно-этологической структурой типов III и IV. В этой классификации социальная организация видов с пространственно-этологической структурой типа I, характерной для условно одиночных видов, рассматривается как наиболее примитивная, а у видов с пространственно-этологической структурой типа IV – как наиболее сложная и прогрессивная в контексте социальности (Громов, 2005а, 2008). Следовательно, четыре выделенных типа пространственно-этологической структуры популяций грызунов можно рассматривать как соответствующие грады социальности с переходом от условно одиночных видов (тип I) к видам со сложными, структурированными семейными группами (тип IV). Иными словами, эволюцию социальности у грызунов можно представить в виде трансформации социальной организации с переходом от условно одиночного образа жизни к семейно-групповому. Соответственно, наиболее социальными у грызунов следует считать виды с семейно-групповой организацией, к которым, несомненно, относятся и так называемые эусоциальные виды – *H. glaber*, *Cryptomys damarensis*, *C. hottentotus*, *Fukomys anselli*, *F. mechowii* (Bennett, Jarvis, 1988; Burda, 1989, 1990; Jarvis et al., 1994; Faulkes, Bennett, 2007; Kawalika, Burda, 2007).

Этот вывод заставляет взглянуть на эволюцию социальности у грызунов иначе, чем на аналогичный процесс, связанный с трансформацией социальной структуры у других представителей класса млекопитающих. В Части I было показано, что у приматов, копытных и, отчасти, хищных эволюция социальности последовательно ведёт к образованию крупных группировок (group-size evolution). Однако у грызунов формирование разных типов группировок – процесс, скорее, не последовательный, а дихотомический. С одной стороны, под влиянием определённых факторов, особи–одиночки образуют агрегации с перекрывающимися участками обитания, в которых, из-за обострения конкуренции за ресурсы (в том числе, партнёров для спаривания), складываются отношения доминирования–подчинения, проявляющиеся в агрессивных взаимодействиях. С другой стороны, под влиянием уже других факторов, самцы и самки объединяются в семейные пары и приносят потомство, которое определённое время живёт вместе с родителями на одном общем участке обитания. Так образуются семейные группы. Взрослые и молодые члены семейных групп кооперируются в охране и запаховой маркировке территории, в сооружении нор и подземных коммуникаций, в добывании и запасании корма, в уходе за детёнышами. Размножение в семейных группах дифференцировано, и потомство приносят только особи–основатели семьи, находящиеся на вершине социальной иерархии. Такая социальная организация основана не на проявлении агрессии, а на ритуализованных агонистических и аффилиативных взаимодействиях (Громов, 2005б). В плане сложности социальной организации семейные группы стоят гораздо выше агрегаций, и поэтому правомерно говорить, что именно они

находятся на вершине социальности у грызунов. Но, с другой стороны, в составе семейных групп обычно не бывает более 10-15 особей. У некоторых социальных видов их число вообще ограничивается несколькими особями. Лишь в очень редких случаях, как, например, у голого землекопа, в семейных группах может насчитываться несколько десятков особей. Следовательно, термин *group-size evolution* не подходит в качестве синонима эволюции социальности у грызунов. Последнюю следует рассматривать, скорее, в контексте усложнения социальной организации, и для грызунов более подходящим является термин *evolution of social complexity* (Blumstein, Armitage, 1998), т.е., эволюция сложных социальных систем.

Неотъемлемой характеристикой сложной социальной организации и, одновременно, семейно-группового образа жизни у грызунов, является кооперация, которая проявляется на самом первом этапе формирования семейных групп – с момента образования семейной пары. Самец с самкой – основатели семейной группы – занимают общий участок обитания, который ревниво охраняют от других представителей своего вида. У одних видов в охране территории более активны самцы, у других – самки, однако совместные действия пары особей обеспечивают максимально возможный эффект. То же относится и к запаховой маркировке участка обитания. Самец, помимо прочего, активно помогает самке в обустройстве норы, расчистке подземных ходов и доставке гнездового материала (Громов, 2013а). Это позволяет самке экономить энергию для вынашивания и выкармливания потомства и, несомненно, способствует повышению её индивидуальной приспособленности (*fitness*). Полагают, что те же действия, дополненные заботой о детёнышах, автоматически повышают индивидуальную приспособленность самца. Таким образом, кооперация тесно связана со всеми проявлениями семейно-группового образа жизни грызунов и может рассматриваться в качестве одного из ведущих факторов эволюции социальности.

Необходимо обратить внимание ещё на одну особенность социальной биологии грызунов. Во Введении уже было отмечено, что социозологи проводят разграничение между такими понятиями, как *социальная организация* и *социальная структура* (Rowell, 1972), и один и тот же тип социальной структуры может формироваться при разных вариантах социальной организации. В частности, социальная структура семейных групп у таких видов, как общественная полёвка и монгольская песчанка, может быть однотипной, но в социальной организации у этой пары видов обнаруживаются существенные различия. То же касается и так называемых гаремных группировок, на существование которых указывают многие авторы (Armitage, 1981; Hoogland, Foltz, 1982; Schwagmeyer, 1990; Hare, Murie, 2007; Honeycutt et al., 2007; Hoogland, 2007; Nutt, 2007; Waterman, 2007). Подобные группировки описаны, в частности, у сусликов (*Spermophilus richardsoni*, *S. columbianus*), сурков (*Marmota flaviventris*, *M. olympus*) и луговых собачек (*Cynomys leucurus*, *C. gunnisoni*, *C. ludovicianus*) (Armitage, 1962, 1981; Bakko, Brown, 1967; Barash, 1973b; Fitzgerald, Lechleitner, 1974; Foltz, Hoogland, 1981; Hoogland, 1981, 1995; Hoogland, Foltz, 1982; Davis, Murie, 1985; Travis,

Slobodchikoff, 1993). По формальным признакам гаремными можно считать и некоторые элементарные группировки в популяциях дневной песчанки (Gromov, 2001; Чабовский и др., 2007), а также семейные группы с несколькими самками у полёвки Брандта, общественной и обыкновенной полёвок, монгольской и большой песчанок, и ряда других видов (Дубровский, 1978; Boyce, Boyce, 1988; Randall et al., 2005; Громов, 2000, 2008, 2013а). Однако, несмотря на внешнее сходство социальной структуры, в социальной организации подобных группировок имеются принципиальные различия, и нельзя ставить знак равенства при сравнении социальной организации, скажем, у суслика Ричардсона, желтобрюхого сурка и полёвки Брандта. Возникает вопрос о селективных факторах, обуславливающих различия при однотипной социальной структуре, но это предмет отдельного анализа.

Существует ещё одна особенность социальной организации грызунов. В разных популяциях одного и того же вида, а нередко, в одной и той же популяции, обнаруживаются группировки разного состава (т.е. вариации социальной структуры), характеризующиеся, тем не менее, однотипной социальной организацией. Например, у прерийной полёвки, наряду с популяциями, в которых преобладают моногамные семейные группы, существуют популяции, в которых чаще встречаются полигинические (гаремные) группировки (Roberts et al., 1998). Другой пример – монгольская песчанка, в поселениях которой обнаруживаются как простые семейные группы, в состав которых входит только пара взрослых особей с молодым, так и сложные семейные группы, объединяющие взрослого самца с двумя или тремя взрослыми самками, либо самку с двумя взрослыми самцами (Громов, 1992, 2000, 2008). Ещё один пример – синантропные виды грызунов (*Mus musculus*, *Rattus norvegicus* и др.), у которых социальная структура и социальная организация кардинально меняются в зависимости от условий обитания (Crowcroft, 1955; Barnett, 1963; Crowcroft, Rowe, 1963; Lidicker, 1976; Хохлова, Краснов, 1986; Квашнин, Карасева, 1985; Хохлова, 1987; Соколов и др., 1990). Возникает закономерный вопрос: могут ли такие понятия как *социальная структура*, *социальная организация* и *система спаривания* служить характеристиками вида в целом при наличии такого внутривидового разнообразия, или же они должны быть адресованы исключительно конкретным популяциям или даже отдельным внутривидовым группировкам? Традиционный социозоологический подход не даёт ответа на этот вопрос, и многие социозологи попадают в затруднительное положение, когда речь заходит о видовых характеристиках. Показательный пример – прерийная полёвка, которую многие исследователи считают классическим моногамным видом, хотя у него существуют популяции с преобладанием полигинических группировок.

Этот и другие важные вопросы обсуждаются в следующем разделе, посвящённом анализу факторов, способствующих формированию разных типов группировок в популяциях грызунов, и различных гипотез, объясняющих эволюцию социальности у представителей этого самого многочисленного отряда млекопитающих.

2.2. Факторы, способствующие формированию группировок в популяциях грызунов

В основу социоэкологической концепции заложено несколько постулатов, один из которых сводится к тому, что мозаичное (patchy) распределение кормовых ресурсов способствует образованию агрегаций в популяциях млекопитающих и птиц (Crook, 1965, 1970; Crook et al., 1976). Формирование агрегаций и других подобных им группировок неизбежно приводит к обострению конкуренции за кормовые ресурсы и партнёров для спаривания, а также другим неблагоприятным последствиям, в частности, увеличению риска инфантицида и передачи инфекционных и паразитарных заболеваний (Alexander, 1974; Krebs, Davies, 1993; Alcock, 1998; Krauze, Ruxton, 2002). Логично предположить, что риски, связанные с групповым образом жизни, должны чем-то компенсироваться, чтобы объединение особей в группы было для них оправданным и биологически выгодным. Иными словами, особи, объединившиеся в группы, должны иметь определённые преимущества перед особями-одиночками. По мнению многих исследователей, к основным преимуществам группового образа жизни относятся, прежде всего, возможность своевременно обнаруживать хищников и успешно защищаться или скрываться от них, а также эффективно использовать и охранять кормовые и другие ресурсы (Crook, 1970a, 1970b; Alexander, 1974; Geist, 1974; Jarman, 1974; Clutton-Brock, Harvey, 1977a; Bertram, 1978; van Schaik, van Hooff, 1983; Madison, 1984; Pulliam, Caraco, 1984; Focardi, Paveri-Fontana, 1992; Sterck et al., 1997; Stephens et al., 2007; Majolo et al., 2008). В соответствии с этой логикой, именно пресс хищников и пространственное распределение кормовых ресурсов признаются ведущими факторами эволюции социальности (Wynne-Edwards, 1962; Lack, 1968; Goss-Custard, 1970; Vine, 1971; Krebs et al., 1972; Lazarus, 1972; Ward, Zahavi, 1973; Macdonald, 1983; Creel, Macdonald, 1995; Danchin, Wagner, 1997; Hill, Lee, 1998; Brashares et al., 2000; Gyax, 2002; Caro et al., 2004; Grove, 2012). Такой же логики придерживаются исследователи, анализирующие феномен социальности у грызунов (Sherman, 1977, 1980, 1981; Hoogland, 1981; Slobodchikoff, 1984; Slobodchikoff et al., 1986; Ostfeld, 1990; Travis, Slobodchikoff, 1993; Jarvis et al., 1994; Yáber, Herrera, 1994; Armitage et al., 1996; Blumstein, 1996; Blumstein, Armitage, 1997; Faulkes et al., 1997; Ebensperger, Wallem, 2002; Lacey, Sherman, 2007; Ebensperger et al., 2012).

Однако, как показывает критический анализ накопленных к настоящему времени данных, классический (традиционный) социоэкологический подход не всегда оказывается успешным, когда дело касается грызунов, у которых, как было показано выше, существуют два основных типа группировок – агрегации и семейные группы. Агрегации, как правило, объединяют большее число особей в сравнении с семейными группами, и, следуя логике социоэкологического подхода, пресс хищников, способствующий увеличению размеров группировок, должен благоприятствовать образованию агрегаций, но не семейных групп. Вместе с тем, у грызунов на вершине социальности

располагаются как раз виды с семейно-групповой организацией. Это явно противоречит логике традиционного социозэкологического подхода, но, как ни удивительно, не всегда осознаётся социозэкологами.

Ниже рассмотрены различные гипотезы, объясняющие формирование группировок в популяциях грызунов под влиянием пресса хищников, пространственного распределения кормовых ресурсов и ряда других факторов, в том числе физиологических и социальных.

2.2.1. Пресс хищников

По мнению социозэкологов, хищники оказывают положительное влияние на поведение животных, объединяющихся в группы. Это проявляется в том, что, во-первых, значительно облегчается своевременное обнаружение опасности ('many eyes effect'), во-вторых, любой особи легче затеряться среди своих сородичей при нападении хищника и тем самым избежать участи жертвы ('dilution effect', 'selfish herd effect'), и, в-третьих, группа защищается от нападения хищников эффективнее, чем особь-одиночка (Hamilton, 1971; Pulliam, 1973; Lima, 1990; Lima, Dill, 1990; McNamara, Houston, 1992; Romey, 1997). Существует также 'эффект группы' (group-size effect), благодаря которому затраты времени на сканирование окружающего пространства с целью обнаружения хищников (бдительность, настороженность) существенно снижаются, если особь находится в группе сородичей (Berger, 1978; Lipetz, Bekoff, 1982; Holmes, 1984; Elgar, 1989; Lima, 1990; Roberts, 1996).

В соответствии с этими представлениями предложен ряд математических моделей, обосновывающих формирование агрегаций под давлением пресса хищников (Treisman, 1975a, 1975b; McNamara, Houston, 1992). Однако подобные гипотетические построения обнаруживают свою несостоятельность при экстраполяции на грызунов. Это объясняется, прежде всего, тем, что в математических моделях, ориентированных на достаточно высокую мобильность особей в популяциях многих животных (в особенности, рыб, птиц, а среди млекопитающих – приматов и копытных), позволяющую им относительно быстро перемещаться и объединяться в стаи, группы или стада, не учитывается привязанность грызунов к своим участкам обитания, существенно затрудняющая образование агрегаций. И даже если такие агрегации существуют, у грызунов при нападении хищника отсутствует координация действий, свойственная группировкам многих других животных. Фактически, у грызунов каждый спасается в одиночку. Пожалуй, единственное исключение из этого правила – капибара, у которой взрослые особи могут коллективно защищать детёнышей при нападении одичавших собак (Macdonald, 1981b). В связи с этим даже появилась гипотеза, согласно которой группировки капибары возникли в процессе эволюции под давлением пресса хищников (Ebensperger, Cofré, 2001). Однако капибара – самый крупный из всех грызунов, и поэтому действительно может дать отпор некоторым относительно небольшим хищникам, что практически невозможно для мелких представителей отряда Rodentia.

В математических моделях не учитывается также и то, что грызуны в своём подавляющем большинстве активны лишь в тёмное время суток, и у них, за исключением дикобразов (сем. *Hystriidae*), в процессе эволюции не выработалось никаких эффективных способов защиты от нападения хищников. Грызуны выживают лишь благодаря тому, что ведут скрытный образ жизни и спасаются от своих врагов в норах и других подходящих для этого убежищах.

Тем не менее, неоднократно предпринимались попытки доказать, что пресс хищников может служить фактором, способствующим формированию агрегаций в популяциях грызунов. Ссылаются, в частности, на результаты наблюдений за рыжими полёвками (*Clethrionomys glareolus*) и желтогорлыми мышами (*Apodemus flavicollis*), которые показывают, что одиночные зверьки подвергаются большому риску нападения мелких хищников (например, *Mustela nivalis*), чем особи в агрегациях (Jędrzejewski et al., 1992). Ещё один пример – полёвка *Microtus epiroticus*: у этого вида особи–одиночки также попадали в лапы пернатого хищника (*Falco tinnunculus*) гораздо чаще, чем их сородичи в агрегациях (Hakkarainen et al., 1992).

Сходная реакция на человека, как на хищника, выявлена и у других грызунов. Например, белки *Sciurus granatensis* реагируют на приближение человека быстрее, когда кормятся не по одиночке, а группами (Heaney, Thorington, 1978). Аналогичный ‘эффект группы’ описан у дикой морской свинки, *Cavia aperea*: особи в агрегациях реже демонстрировали настороженность и, соответственно, больше времени уделяли кормёжке (Cassini, 1991). Эти примеры, казалось бы, свидетельствуют в пользу одного из основных постулатов социозологической концепции, однако они, всё же, не могут служить бесспорным доказательством того, что именно пресс хищников сам по себе является причиной формирования агрегаций в популяциях грызунов. К тому же, как отмечено выше, агрегации у представителей этого отряда млекопитающих не располагаются на вершине социальности.

Обратимся теперь к видам с семейно-групповой организацией, которые также находятся в фокусе исследований, посвященных изучению влияния пресса хищников на популяции грызунов. Отмеченный выше ‘эффект группы’ описан, в частности, у дегу, *Octodon degus* (Ebensperger, Wallem, 2002; Ebensperger et al., 2012). Соответствующие наблюдения показали, что у особей этого вида, кормящихся на открытых участках местности, проявляется тенденция группирования (сокращение дистанции между ближайшими соседями), которая позволяет им обнаруживать приближение человека на значительно большем расстоянии, чем в зарослях кустарника. Выявлено также, что степень настороженности особей, кормящихся на открытых участках местности, более высока, чем у особей, занятых поисками корма среди зарослей кустарника (Vásquez, 1997; Vásquez et al., 2002). Такое поведение рассматривается как адаптация к присутствию хищников и даёт основание считать, что социальное поведение дегу определённым образом “подстраивается” под изменение окружающей обстановки, чтобы минимизировать риск, связанный с нападением хищников (Ebensperger et al., 2012).

У двух видов рода *Synomys* – *S. leucurus* и *S. ludovicianus* – также выявлен достаточно хорошо выраженный ‘эффект группы’, облегчающий своевременное обнаружение хищников (Hoogland, 1979). Автор этого исследования регистрировал такие формы поведения луговых собачек, как периодическое поднятие головы и вертикальные стойки во время кормёжки, которые позволяют им своевременно реагировать на приближение опасности. Исследование показало, что особи в крупных семейных группировках затрачивают на указанные формы поведения достоверно меньше времени, чем в небольших семейных группах. Однако в процентном выражении выявленная разница была не очень невелика и не превышала 30% регистраций.

Исследования в популяциях желтобрюхого и длиннохвостого сурков (*Marmota flaviventris*, *M. caudata*) также указывают на то, что особи в крупных группировках ведут себя менее настороженно, чем в небольших группах, но вклад ‘эффекта группы’ в изменчивость показателей, характеризующих степень настороженности, был также весьма невелик – от 6 до 14% (Carey, Moore, 1986; Blumstein, 1996). Более того, снижение показателей настороженности (сокращение времени на сканирование окружающего пространства) при увеличении числа членов группы можно объяснить и тем, что они больше времени уделяют социальным взаимодействиям (Blumstein, 1996). Соответственно, затраты на другие формы поведения в общем бюджете времени автоматическое сокращаются. Кроме того, как показывают исследования, степень настороженности зависит от множества других факторов: времени года, рельефа местности, возраста особей, расстояния до норы или ближайших членов группы (Armitage, 1962; Barash, 1973; Holmes, 1984; Armitage, Corona, 1994; Blumstein, 1996). Окончательный вердикт исследователей сводится к тому, что ‘эффект группы’ во многих случаях либо не проявляется вообще, либо оказывается столь незначительным, что вряд ли может служить фактором, действительно способствующим эволюции социальности среди наземных беличьих (Blumstein, 1996).

Аналогичное исследование проведено и на двух видах песчанок – *Psammotomys obesus* и *Rhombomys opimus* (Tchabovsky et al., 2001). В этой работе сравнивали затраты времени на кормёжку, запасание корма и действия, связанные с проявлением настороженности, у одиночных самок (*P. obesus*, *R. opimus*) и самок, живущих в парах с самцами (*R. opimus*). Исследование показало, что, в сравнении с самками *R. opimus*, живущими в парах с самцами, одиночные самки *R. opimus*, равно как и самки *P. obesus*, больше времени проводили в норах и, соответственно, меньше времени уделяли кормёжке. На этом основании сделан вывод, что в поведении самок *R. opimus* проявляется ‘эффект группы’. Вместе с тем, различий в частоте демонстраций позы настороженности (вертикальная стойка или ‘столбик’), которая напрямую связана со сканированием окружающего пространства с целью обнаружения хищников, у одиночных самок и самок, живущих парами, не обнаружено. Авторы исследования приходят к заключению, что вертикальные стойки у песчанок выполняют двойную функцию: они, с одной стороны, помогают своевременно обнаруживать приближающегося хищника, а, с другой сторо-

ны, облегчают установление контактов с сородичами. Это обстоятельство крайне затрудняет оценку влияния хищников на поведение видов, живущих семейными группами.

Подводя общий итог, можно констатировать, что ‘эффект группы’ обнаруживается как у видов с агрегациями взрослых особей, так и у видов с семейно-групповым образом жизни. Однако говорить о том, что этот эффект способствует выживанию особей, находящихся в составе семейных групп, в большей степени, чем в составе агрегаций, нет никаких оснований. Напротив, есть основания утверждать, что поведение грызунов, которое многими исследователями рассматривается исключительно как адаптация к прессу хищников (Lima, Bednekoff, 1999), таковым во многих случаях не является. Следовательно, вывод о ведущей роли хищников в эволюции социальности грызунов, основанный на существовании ‘эффекта группы’, представляется слабо обоснованным. К аналогичному выводу приходят и исследователи, изучающие поведение грызунов Нового Света (Ebensperger, Cofré, 2001).

Тем не менее, некоторые специалисты по экологии и поведению крупных наземных беличьих убеждены, что пресс хищников способствует формированию группировок и выработке коллективных способов защиты, к которым они, в частности, относят звуковую сигнализацию (Dunbar, 1989; Blumstein, Armitage, 1997). Однако и в этом направлении особого прогресса не достигнуто, поскольку специфические сигналы, подаваемые при появлении наземных или пернатых хищников, которые многими исследователями рассматриваются как эффективный способ оповещения сородичей об опасности, снижающий риск гибели, выработались в процессе эволюции лишь у немногих дневных видов, населяющих открытые пространства степей и пустынь. К ним относятся некоторые представители семейств Cricetidae, Sciuridae и трибы Hystricomorpha. Но среди наземных беличьих, у которых особенно хорошо развита акустическая сигнализация, большинство видов, тем не менее, относится к условно одиночным – род *Spermophilus* – и располагается на низшей ступени социальности. Лишь сурки (*Marmota* spp.) и луговые собачки (*Synomys* spp.) ведут семейно-групповой образ жизни. Следовательно, защита от хищников с помощью акустической сигнализации также вряд ли относится к факторам, способствующим эволюции социальности у грызунов. Вполне можно допустить, что видам с семейно-групповой социальной организацией акустическая сигнализация досталась в наследство от менее социальных предков, либо это – своеобразная адаптация к условиям обитания в открытых биотопах, никак не связанная с переходом от одиночного образа жизни к семейно-групповому.

И если акустическая сигнализация в какой-то степени помогает некоторым видам грызунов, населяющим открытые пространства, спастись в норах от крупных наземных, а также пернатых хищников, то ни у них, ни у многих других видов в процессе эволюции не выработалось никакого эффективного способа защиты от мелких хищных (куны, виверровые) и змей, свободно проникающих внутрь подземных убежищ и способных уничтожить всё население норы поголовно.

К этому можно добавить, что экскременты и запаховые метки в крупных поселениях грызунов привлекают наземных хищников в большей степени, чем вблизи нор одиночных особей, поэтому группировки, в особенности семейные, страдают от хищников чаще, чем особи—одиночки (Getz, Carter, 1996; McGuire et al., 2002). В результате, как показывают некоторые исследования (Madison et al., 1984; McGuire et al., 2002), пресс хищников может быть одним из факторов естественного отбора, способствующих не увеличению, а, напротив, уменьшению числа особей в группировках.

Для подтверждения этого вывода можно сослаться, в частности, на результаты исследований в популяциях пенсильванской полёвки, *M. pennsylvanicus*, которые показали, что в зимнее время этот вид находится под значительным прессом хищников, среди которых наибольший урон поселениям полёвок наносят лисица (*Vulpes vulpes*) и горноста́й (*Mustela erminea*), уничтожающие до 80% зимующих особей (Madison, 1979; Madison et al., 1984). В осенне—зимний период у пенсильванской полёвки формируются агрегации, в составе которых может быть до 10 особей (Madison, 1980a, 1980b, 1984; Madison et al., 1984), и именно они оказываются под наиболее мощным прессом хищников.

Ещё один пример — прерийная полёвка, *M. ochrogaster*. На численность популяций этого вида существенное влияние оказывают такие хищники, как домашние кошки, ястребы, совы, лисы, ласки и змеи (Getz et al., 1993; McGuire et al., 2002). Кроме них, заметный урон поселениям этого вида наносят короткохвостые бурозубки (*Blarina brevicauda*), проникающие в гнезда и поедające детёнышей в отсутствие родителей (Getz et al., 1992). Массовая гибель полёвок от этих хищников, в особенности змей, отмечается с апреля по сентябрь. Неудивительно, что в весенне—летний период в составе семейных групп прерийной полёвки насчитывается в среднем 3–4 особи, тогда как в зимний период, когда змеи залегают в спячку, формируются гораздо более крупные группировки (Getz, Hofmann, 1986; Getz et al., 1993; Getz, McGuire, 1997). Таким образом, есть все основания полагать, что пресс хищников оказывает не положительное, а, наоборот, отрицательное влияние на процесс формирования группировок, по крайней мере, у двух видов полёвок — *M. pennsylvanicus* и *M. ochrogaster*.

Доказано также, что грызуны наиболее уязвимы для мелких хищников и сов среди кустарниковой растительности, а также в лесу, где своевременное обнаружение опасности крайне затруднено (Kotler et al., 1992; Korpimäki et al., 1996). В связи с этим можно утверждать, что хищники во многих случаях препятствуют формированию крупных группировок и у тех видов грызунов, которые населяют закрытые биотопы.

Завершая обсуждение этого вопроса, остается резюмировать, что пресс хищников, возможно, является одним из факторов, способствующих образованию агрегаций у некоторых видов грызунов (например, у капибары), однако влияние хищников на процесс формирования агрегаций может быть и негативным. Кроме того, до сих пор не получено убедительных доказательств положительного влияния хищников на процессы формирования

группировок с наиболее сложной социальной организацией, а именно семейных групп. Следовательно, нет оснований говорить о том, что пресс хищников является одним из ведущих факторов эволюции социальности у грызунов.

2.2.2. Пространственное распределение кормовых ресурсов

Один из основных постулатов классической социоэкологической концепции заключается в том, что разные варианты социальной структуры отражают процесс адаптации вида к пространственному распределению и сезонной динамике обилия кормовых ресурсов (Crook, 1965, 1970; Crook et al., 1976).

Кормовые ресурсы действительно могут быть одним из факторов, оказывающих существенное влияние на некоторые популяционные характеристики грызунов. В частности, у двух видов сусликов, *Citellus beecheyi* и *C. lateralis*, обнаружена положительная корреляция между локальной плотностью населения и обилием травянистой растительности, которой они питаются (McKeever, 1964, цит. по Armitage, 1981). Установлено также, что в поселениях лесного сурка, *Marmota monax*, вблизи клеверных полей площадь индивидуальных участков взрослых особей сокращается, а степень их перекрытия увеличивается в сравнении с поселениями, расположенными в обычных луговых биотопах, характеризующихся меньшей питательной ценностью кормовых растений (de Vos, Gillespie, 1960). Образование мультигаремных поселений в популяциях желтобрюхого сурка, *M. flaviventris*, также связывают с влиянием кормовой базы (Johns, Armitage, 1979). Эти примеры показывают, что обилие и качественный состав растительности могут быть факторами, способствующими агрегированию особей в поселениях грызунов или, во всяком случае, увеличению степени перекрытия их участков обитания. Однако приведённые примеры, касающиеся как видов, считающихся условно одиночными (*M. monax*, *C. beecheyi*, *C. lateralis*), так и видов с гаремными группировками (*M. flaviventris*), указывают лишь на увеличение степени агрегированности особей, но не на коренное изменение социальной организации вследствие изменения пространственного распределения кормовых ресурсов либо повышения пищевой ценности кормовых растений.

Тем не менее, неоднократно предпринимались попытки доказать, что пространственное распределение кормовых ресурсов является одним из ведущих факторов, способствующих группированию (т.е. принципиальному изменению социальной структуры) в популяциях грызунов, в соответствии с упомянутой в Части 1 RDH-гипотезой (Bradbury, Vehrencamp, 1976, 1977; Macdonald, 1983; Kruuk, Macdonald, 1985; Carr, Macdonald, 1986; Johnson et al., 2002). Согласно этой гипотезе, при неравномерном (patchy) распределении кормовых ресурсов самки должны группироваться с целью коллективной охраны определённых локусов (patches), богатых кормами; если же кормовые ресурсы распределены в пространстве равномерно, то необходи-

мость в группировании самок отпадает. Что касается самцов, то при мозаичном распределении кормовых ресурсов они должны стремиться к монополизации территориальных группировок самок, и в результате этого должны формироваться полигинические (гаремные) группы; при равномерном распределении кормовых ресурсов их монополизация становится невозможной, и возникают условия, при которых самцы объединяются с самками в моногамные пары (Slobodchikoff, 1984; Ostfeld, 1990).

Для проверки этой гипотезы было предпринято сравнительное исследование в двух поселениях луговой собачки Гуннисона, *C. gunnisoni* (Travis, Slobodchikoff, 1993). В одном из поселений этого вида (I) преобладали гаремные группы – 5 из 8 (каждая гаремная группа объединяла взрослого самца с двумя-тремя взрослыми самками); остальные 3 участка обитания были заняты семейными парами. В другом поселении (II) из 10 участков обитания один был занят гаремной группой, 4 – семейными парами и 5 – одиночными самцами или самками. Существенных различий в биомассе кормовых растений в указанных поселениях не обнаружено, но распределение растительности в поселении I было более мозаичным (patchy). Принимая во внимание это обстоятельство, авторы исследования делают вывод о том, что мозаичное распределение кормовых ресурсов способствует образованию гаремных группировок у луговой собачки Гуннисона (Travis, Slobodchikoff, 1993). Более того, сделано заключение, что гаремные группы формируются в условиях, когда необходима коллективная защита кормовых ресурсов на занимаемых участках обитания. И поскольку индивидуальная приспособленность самок в большей степени зависит от кормовых ресурсов, именно они должны выполнять основные функции, связанные с охраной территории. Следовательно, в составе групп, охраняющих отдельные, достаточно крупные локусы, богатые кормами (patches), должен быть самец, монополизирующий нескольких самок. Если же для охраны кормовых ресурсов не требуются коллективные усилия самок, возникают условия для образования моногамных пар, и в этом случае охраной территории занимается преимущественно самец. Его основная задача – препятствовать проникновению других самцов на занимаемую территорию (Travis, Slobodchikoff, 1993).

Результаты этого исследования, казалось бы, свидетельствуют в пользу RDH-гипотезы (Slobodchikoff, 1984; Ostfeld, 1990), однако следует отметить, что мозаичность распределения кормовых ресурсов, если и способствовала повышению доли гаремных групп в поселениях *C. gunnisoni*, то не приводила к кардинальному изменению социальной организации элементарных внутрипопуляционных группировок этого вида, которые во всех поселениях были и остаются семейными. И, следовательно, главный вопрос о факторах, способствующих формированию семейно-групповой социальной организации, остаётся открытым.

Ещё одно исследование, проведённое в 2004-2005 гг. (Verdolin, 2007), показало, что размеры охраняемых территорий у *C. gunnisoni* зависят от биомассы находящихся в их пределах кормовых растений. Выявлена также

положительная корреляция между числом особей в семейных группах и размерами территории. Автор этого исследования полагает, что, в соответствии с RDH-гипотезой, число самцов и самок в семейных группах луговой собачки Гуннисона варьирует в зависимости от обилия и распределения кормовых ресурсов (Verdolin, 2007). Соответственно, различия в социальной структуре семейных группировок *C. gunnisoni* определяются исключительно кормовой базой и никак не связаны с выбором самцами той или иной репродуктивной стратегии (моногамия либо полигиния), поскольку таковая, как полагают другие исследователи, направлена исключительно на охрану самок, независимо от их числа в составе семейных групп.

Вместе с тем обнаружилось, что территориальная структура поселений *C. gunnisoni*, свидетельствующая о том, что самцы и самки этого вида реагируют на распределение кормовых ресурсов одинаково, а размеры их участков обитания совпадают, не соответствует одному из принципиальных положений социозэкологической концепции, которой предусматриваются различия как в территориальном поведении самцов и самок, так и в размерах их участков обитания (Orians, 1969; Downhower, Armitage, 1971). В связи с этим автор исследования (Verdolin, 2007) предлагает рассматривать пример луговой собачки Гуннисона в качестве исключения из общего правила. Такое объяснение вряд ли можно признать удовлетворительным. На мой взгляд, принципиальные положения социозэкологической концепции, базирующиеся на RDH-гипотезе, находят своё подтверждение только у тех видов грызунов, для которых характерно образование агрегаций взрослых особей, т.е. у видов с пространственно-этологической структурой типа II или у некоторых видов с пространственно-этологической структурой типа III (например, *M. libycus*). Что касается социальной организации большинства других видов с семейно-групповым образом жизни, к которым относится и луговая собачка Гуннисона, то она формируется под влиянием факторов, слабо связанных с особенностями пространственного распределения кормовых ресурсов.

Объектом ещё одного исследования, предпринятого для верификации RDH-гипотезы, была прерийная полёвка, *M. ochrogaster* (Danielson, Gaines, 1987; Getz et al., 1993; Carter et al., 1995). В штате Иллинойс (США) поселения этого вида занимают биотопы с относительно высоким уровнем влажности, относительно равномерным распределением кормовых ресурсов и обилием предпочитаемых кормовых растений, преимущественно двудольных. В этих поселениях преобладают моногамные семейные пары и семейные группы, образующиеся в результате размножения семейных пар. В штате Канзас (США), где поселения прерийной полёвки встречаются в засушливых местообитаниях, характеризующихся неравномерным распределением скудной кормовой растительности (преимущественно злаков), преобладают полигинические группировки, в которых участки обитания самцов перекрываются с гнездовыми участками нескольких самок (чаще всего – двух), т.е. образуются сложные семейные группы. Авторы исследования утверждают, что, в полном соответствии с RDH-гипотезой, именно разли-

чия в пространственном распределении кормовых ресурсов лежат в основе вариабельности социальной структуры элементарных внутрипопуляционных группировок этого вида.

Хотелось бы, однако, заострить внимание на том, что ни у прерийной полёвки, ни у луговой собачки Гуннисона кардинального изменения социальной организации в зависимости от того или иного распределения кормовых ресурсов не происходит – во всех случаях она остаётся семейно-групповой. Выявленные различия сводятся лишь к тому, что в одних популяциях преобладают простые семейные группы, а в других – сложные.

К тому же, как свидетельствуют полевые исследования, у многих видов грызунов, заселяющих культурные ландшафты и сельскохозяйственные поля с богатой кормовой базой и, вне всякого сомнения, равномерным распределением кормовых ресурсов, существенных изменений в социальной организации, по сравнению с поселениями в других биотопах, не обнаруживается (Batzli, Pitelka, 1971; Lidicker, 1980; Madison, 1980a, 1980b; FitzGerald, Madison, 1983; Bujalska, 1985, 1994; Ostfeld et al., 1985; Boyce, Boyce, 1988; Getz et al., 1993; Зоренко, 1994; Getz, McGuire, 1997). Эти факты также ставят под вопрос прогностическую ценность RDH-гипотезы в отношении грызунов.

В популяциях ещё двух видов грызунов – тамарисковой и дневной песчанок (*Meriones tamariscinus*, *Psammotomys obesus*) – хорошо выражена мозаичность (patchiness) пространственного распределения кормовых ресурсов (Громов, 2000, 2008). В северо-западном Прикаспии у тамарисковой песчанки одним из предпочитаемых кормовых растений является тамариск (*Tamarix romasissima*), и локализация участков обитания особей этого вида зачастую совпадает с пространственным распределением зарослей тамариска (см. рис. 2.1.1.5 и 2.1.1.6, стр. 124-125). У дневной песчанки излюбленным кормовым растением является лебеда солёная (*Atriplex halimus*), и участки обитания особей этого вида также располагаются среди зарослей этого кустарника, встречающихся чаще всего в понижениях рельефа и руслах пересыхающих ручьёв (Daly, Daly, 1973, 1974; Ilan, 1984). Однако, несмотря на мозаичность пространственного распределения кормовых ресурсов, самки этих двух видов песчанок не объединяются в группы для охраны ограниченных локусов, богатых кормами, с целью их монополизации. Напротив, каждая самка занимает отдельный гнездовой участок, слабо перекрывающийся либо полностью изолированный от соседних участков особей того же пола, и охраняет преимущественно пространство вблизи гнездовой норы (Громов, 2000, 2008; Gromov, 2001). Мозаичность распределения кормовых ресурсов, возможно, способствует образованию агрегаций взрослых особей в популяциях дневной и тамарисковой песчанок (Gromov, 2001), но вовсе не гаремных группировок, как предписывается RDH-гипотезой.

Влияние количества и качества потребляемых кормовых растений, а также пространственного распределения кормовых ресурсов на структуру группировок оценивали и у одного из южноамериканских грызунов – дегу, *O. degus* (Ebensperger et al., 2012). Исследование показало, однако, что ни

обилие кормов, ни мозаичность пространственного распределения кормовых ресурсов (patchyness of food) не оказывали существенного влияния на структуру внутривидовых группировок этого вида.

Если подытожить результаты исследований на разных видах грызунов, связанных с верификацией RDH-гипотезы, можно сделать вывод, что в некоторых случаях обилие наиболее предпочитаемых кормов, а также мозаичное распределение кормовых ресурсов, способствуют повышению локальной плотности населения и степени перекрывания участков обитания, т.е. агрегированности особей. Этот эффект обнаруживается у ряда видов с пространственно-этологической структурой I и II типов, т.е. у видов, располагающихся на низших ступенях социальности. Что касается видов социальных, т.е. тех, которым свойствен семейно-групповой образ жизни (с пространственно-этологической структурой III и IV типов), мозаичное распределение обильных кормовых ресурсов, равно как и неравномерное распределение в пространстве скудных кормов могут способствовать (однако, не во всех случаях) образованию сложных семейных группировок с несколькими взрослыми самками. При относительно равномерном пространственном распределении кормовых ресурсов в популяциях этих видов может отмечаться преобладание (но, опять же, не во всех случаях) моногамных пар и простых семейных групп. Однако пространственное распределение кормовых ресурсов, каким бы оно ни было, не изменяет семейно-групповую социальную организацию этих видов кардинальным образом. В целом же, как отмечают и другие исследователи (например, Ebensperger, 2001), фактологическую поддержку RDH-гипотезы в отношении грызунов следует признать крайне слабой.

Пожалуй, единственным примером среди грызунов, вполне укладывающимся в рамки RDH-гипотезы, являются синантропные виды мышей и крыс (*Mus musculus*, *M. domesticus*, *Rattus norvegicus*, *R. rattus* и др.). В разделе, посвящённом хищным (с. 90-92), описаны случаи, когда концентрация кормов в определённых местах на очень ограниченной площади способствовала образованию агрегаций у видов, к этому, в общем-то, не склонных, таких, например, как обыкновенный шакал или одичавшая домашняя кошка (Macdonald, 1979a, 1983). Популяции синантропных грызунов, по сути, приспособились к существованию в аналогичных условиях. Домовые мыши и крысы издавна облюбовали жилища человека, хозяйственные постройки, амбары с зерном, хранилища овощей и другой продукции сельского хозяйства, а также промышленные предприятия и продовольственные склады, где производятся и хранятся продукты питания, не говоря уже о свалках и контейнерах с пищевыми отходами. Во всех этих местах сосредоточено большое количество легкодоступного корма для домашних мышей и крыс. По-видимому, именно столь высокая концентрация кормовых ресурсов и их крайне неравномерное распределение способствовали формированию агрегаций у синантропных видов грызунов, в которых поддерживается жёсткая социальная организация, основанная на иерархии доминирования. (Строго говоря, обилие доступного корма – не единственный фактор, делающий

жилище человека и окружающую его территорию привлекательными для грызунов: в домах и других строениях они находят себе надёжные убежища для успешного размножения). В природных популяциях тех же самых видов формируется совершенно иная социальная структура, основанная преимущественно на территориальных отношениях между взрослыми особями одного пола, защищающими индивидуальные участки обитания с относительно бедными и ограниченными кормовыми ресурсами (Crowcroft, 1955; Barnett, 1963; Crowcroft, Rowe, 1963; Lidicker, 1976; Хохлова, Краснов, 1986; Квашнин, Карасева, 1985; Хохлова, 1987; Соколов и др., 1990). Этот пример показывает, что такой фактор как распределение кормовых ресурсов в некоторых случаях действительно может существенно влиять на социальную структуру и социальную организацию у грызунов, однако эти изменения связаны исключительно с усилением тенденции агрегирования взрослых особей, но не с трансформацией социальной структуры в семейно-групповую, которая подразумевает укрепление парных связей, участие самцов в воспитании потомства, отсроченное расселение молодняка, дифференцированное размножение и развитие кооперации.

Ещё одна гипотеза, в которой рассматривается влияние пространственного распределения кормовых ресурсов на социальную организацию грызунов, касается эволюции эусоциальных видов (aridity–food-distribution hypothesis, AFDH, Jarvis, 1978, 1985; Gamlin, 1987; Bennett, Jarvis, 1988; Burda, 1990; Jarvis et al., 1994; Faulkes et al., 1997; Lacey, Sherman, 2007). В частности, эусоциальность голого землекопа (*H. glaber*) рассматривается как экологическая адаптация к засушливому климату Эфиопского нагорья, где в сухой сезон дневные температуры очень высоки, щелнистая почва чрезвычайно тяжела для рытья нор и подземных коммуникаций, а корм становится главным лимитирующим фактором. Ко всему прочему, геофиты, составляющие основу питания голого землекопа, распределены в пространстве крайне неравномерно. Поиск геофитов – жизненно важного источника пищи и влаги для многих видов подземных грызунов в этом регионе – сопряжён со значительными затратами энергии на рытьё многочисленных и протяжённых подземных тоннелей, требующих коллективных усилий многих особей, т.е. хорошо развитой кооперации. Эти, в достаточной степени уникальные, экологические условия, по мнению авторов гипотезы, и стимулировали эволюционные процессы, способствующие формированию у голого землекопа очень крупных семейных группировок с наиболее сложной среди грызунов социальной организацией. Иными словами, суровость условий обитания в сочетании с неравномерным распределением кормовых ресурсов создали предпосылки для эволюции эусоциальности у некоторых представителей отряда Rodentia.

В пользу AFDH-гипотезы приводятся следующие доводы. Во-первых, анализ распространения представителей сем-ва Bathyergidae на африканском континенте свидетельствует, что лишь социальные виды достаточно успешно осваивают территории с крайне тяжелыми для рытья щелнистыми почвами, тогда как виды, называемые условно одиночными, предпочитают

местообитания с более мягкой и податливой почвой (Jarvis et al., 1994). Во-вторых, сравнительные исследования в двух популяциях обыкновенного пескороя (*C. hottentotus*) показывают, что молодняк этого вида реже расселяется и чаще остаётся в составе семейных групп в тех местообитаниях, где почвы более тяжёлые, и, соответственно, семейным группам требуются дополнительные волонтеры для рытья подземных коммуникаций (Spinks et al., 2000a, 2000b). И, в-третьих, у дамарского пескороя (*C. damarensis*) именно крупные семейные группы успешнее выживают в условиях засухи, существенно затрудняющей рытьё подземных коммуникаций и добывание корма (Faulkes, Bennett, 2007).

Однако не все исследователи соглашаются с доводами авторов AFDH-гипотезы. Некоторые полагают, что эволюция сложных форм социальной организации не может зависеть от стратегии фуражирования (Alexander, 1974; Burda, 1990). По их мнению, такая стратегия, будь то конкурентная или кооперативная, сама возникает как результат эволюции группировок, формирование которых происходит под контролем других факторов. Существует также мнение, что зусоциальность видов, принадлежащих к родам *Heterocephalus* и *Cryptomys*, есть не результат их приспособления к современным экологическим условиям, а всего лишь филогенетическое наследство, доставшееся им от общего предка (Honeycutt et al., 1987).

К этому остается добавить, что AFDH-гипотеза показала свою несостоятельность при проверке на других видах. Так, ареалы двух видов южноамериканских грызунов располагаются в регионах с тяжёлым для рытья грунтом. Один из этих видов – туко-туко, *Stenomys sociabilis*, с типичным семейно-групповым образом жизни (Lacey et al., 1997), предпочитает, тем не менее, участки местности с относительно мягкими почвами, тогда как другой вид, относящийся к условно одиночным – *Stenomys haigi* – напротив, широко осваивает территории с тяжёлым грунтом, трудно поддающимся рытью (Lacey, Wiczorek, 2003). Стратегия фуражирования у этой пары видов не согласуется с AFDH-гипотезой, и для объяснения эволюции социальности туко-туко выдвинута другая гипотеза, согласно которой формированию семейных групп *C. sociabilis* способствовала мозаичность распределения наиболее пригодных биотопов, затрудняющая процесс расселения молодняка (Lacey, Wiczorek, 2003). Иными словами, основным фактором эволюции социальности туко-туко признаётся не пространственное распределение кормовых ресурсов, а дефицит пригодных для заселения биотопов, ограничивающий процесс расселения молодняка и, тем самым, способствующий образованию семейных групп за счёт филпатрии.

Таким образом, прогностическая ценность AFDH-гипотезы оказывается довольно сомнительной, если принимать во внимание исключительно экологические факторы, ответственные, по мнению авторов этой гипотезы, за формирование крупных группировок со сложной социальной организацией, и не учитывать вклада в этот процесс физиологических и социальных факторов (в частности, кооперации). На этом фоне доводы оппонентов AFDH-гипотезы выглядят более обоснованными.

Согласно одному из принципиальных положений социоэкологической концепции, равномерное распределение кормовых ресурсов, препятствующее их монополизации, должно способствовать объединению разнополых особей в семейные пары. Однако данные экологических исследований в популяциях видов, характеризующихся семейно-групповым образом жизни, таких, как бобры (*Castor fiber*, *C. canadensis*), ондатра (*Ondatra zibethicus*), большая, монгольская и краснохвостая песчанки (*Rhombomys opimus*, *Meriones unguiculatus*, *M. libycus*), обыкновенная и общественная полёвки (*Microtus arvalis*, *M. socialis*), китайская полёвка и полёвка Брандта (*Lasiopodomys mandarinus*, *L. brandti*) и многие другие, свидетельствуют об отсутствии равномерного распределения кормовых ресурсов в местах их обитания (Страутман, 1963; Жарков, Соколов, 1967; Richard, 1970; Wilsson, 1971; Le Boulenge, 1972; Daly, Daly, 1975b; Дубровский, 1978; Зоренко, 1979; Ågren, 1979; MacArthur, Aleksiuik, 1979; Дмитриев, 1980; Proulx, Gilbert, 1983; Дежкин и др., 1986; Воуце, Воуце III, 1988; Smorkatcheva, 1999; Касаткин, 2002; Громов, 2000, 2008). Более того, в одних и тех же популяциях ондатры, общественной полёвки, полёвки Брандта, монгольской песчанки и ряда других видов, наряду с моногамными семьями, присутствуют и сложные семейные группы с несколькими взрослыми самками (Громов, 2008). С другой стороны, равномерность распределения кормовых ресурсов также не приводит к принципиальному изменению социальной организации у многих видов грызунов. То же самое касается и мозаичности в распределении кормов. Напрашивается вполне логичный вывод: социальная структура элементарных внутривидовых группировок грызунов слабо связана с характером пространственного распределения кормовых ресурсов.

Тем не менее, кормовые ресурсы всё-таки могут способствовать увеличению степени агрегированности особей в популяциях грызунов. Наиболее показателен пример с синантропными видами, приведённый выше. Кроме того, формирование агрегаций можно объяснить питанием легкодоступной, обильной и высококалорийной пищей, например, семенами или плодами растений. Благодаря стабильной кормовой базе и высокой энергетической ценности кормов формируются агрегации взрослых разнополых особей у многих мышевидных грызунов (роды *Apodemus*, *Clethrionomys*, *Gerbillus*, *Meriones*, *Maxomys*) и беличьих (роды *Citellus*, *Sciurus*, *Xerus*, *Callosciurus*, *Funambulus*). Степень открытости биотопов не имеет принципиального значения для формирования агрегаций, поскольку таковые существуют как у видов, обитающих в степях и пустынях (например, *Gerbillus dasyurus*, *Meriones meridianus*), так и у видов, обитающих в лесах (например, *Clethrionomys glareolus*, *C. gapperi*, *Apodemus sylvaticus*, *A. uralensis*, *Maxomys surifer*). Однако следует ещё раз подчеркнуть, что увеличение степени агрегированности особей не влечёт за собой коренного изменения социальной организации элементарных внутривидовых группировок. Иными словами, глубокая трансформация социальной структуры и социальной организации у грызунов происходит под влиянием других факторов, не имеющих прямой связи с характером распределения кормовых ресурсов.

2.2.3. Другие факторы, способствующие формированию группировок

Филопатрия

У многих видов грызунов молодые особи (преимущественно самки) не расселяются по достижении половой зрелости, а остаются на родительском участке обитания либо обживают по соседству с ним. Это явление получило название филопатрии (Greenwood, 1980; Armitage, 1984; Boonstra et al., 1987; Waser, 1988; Chesser, 1991; Randall et al., 2005; Solomon, Keane, 2007).

Благодаря филопатрии в популяциях грызунов возникают относительно компактные агрегации (кластеры) родственных самок, описанные, в частности, у ряда видов рода *Spermophilus* (Vestal, MacCarley, 1984; Yensen, Sherman, 2003), а также у многих других видов: *Sciurus carolinensis* (Koprowski, 1996), *Microtus townsendii* (Lambin, Yoccoz, 1998), *Clethrionomys rufocanus* (Kawata, 1985), *Microcavia australis* (Rood, 1972), *Mus musculus* и *M. domesticus* (Dobson, Baudoin, 2002), *Cynomys ludovicianus* (Hoogland, 1995), *Marmota flaviventris* (Armitage, Schwartz, 2000) и *Rhombomys opimus* (Дубровский, 1978; Randall et al., 2005).

Для обоснования подобного поведения молодых особей предложена соответствующая теоретическая модель (ecological constraints model of philopatry, ЕСМР), согласно которой филопатрия обусловлена, с одной стороны, избеганием рисков, связанных с расселением, а с другой стороны – преимуществами совместного обитания на одной территории находящихся в родстве взрослых и молодых особей (Emlen, 1982, 1991, 1997; Stacey, Ligon, 1987, 1991; Koenig et al., 1992; Sherman et al., 1995; Hatchwell, Komdeur, 2000; Koenig, Dickinson, 2004).

Существование на одном участке обитания или, по крайней мере, близкое соседство с родственными особями считается биологически выгодным, поскольку в этом случае повышается индивидуальная приспособленность (fitness) за счёт миролюбивых взаимодействий особи с её сородичами (Sherman, 1980; Michener, 1981), а также благодаря кооперации при добыче корма и защите от хищников или других особей своего вида (Sherman, 1980, 1981; Murie, Michener, 1984; Wolff, 1993; Hoogland, 1995). Кроме того, молодая особь может унаследовать участок обитания взрослой родственной особи, освободившийся после гибели последней (Stacey, Ligon, 1991).

Эти теоретические рассуждения подкрепляются данными полевых исследований. Так, на примере ряда видов наземных беличьих (*Spermophilus richardsonii*, *S. beldingi*, *C. ludovicianus* и *M. flaviventris*) показано, что соседство самок с родственными особями своего пола положительно влияет на их репродуктивный успех (Sherman, 1980; Davis, 1984; Hoogland, 1995; Armitage, Schwartz, 2000). В экспериментах с полёвками *Microtus townsendii* установлено, что лучше выживают детёныши тех самок, которые соседствуют с родственными особями своего пола (Lambin, Yoccoz, 1998). С другой стороны, в аналогичных экспериментах с полёвками *Microtus canicaudus* подобного эффекта обнаружить не удалось (Dalton, 2000).

Гипотезой, объясняющей формирование агрегаций благодаря преимуществам филопатрии (Stacey, Ligon, 1987, 1991), предписывается, что там, где кормовые ресурсы богаты и легко доступны, индивидуальная приспособленность молодняка повышается, если он остаётся на родительском участке обитания. Считается, что обилие кормовых ресурсов благоприятствует успешному размножению молодых особей в составе семейной группы, и они, таким образом, избегают рисков, связанных с расселением.

В действительности же подобная ситуация возможна лишь в отношении молодых самок, которые у некоторых видов, как, например, у полёвки Брандта, *L. brandti*, могут размножаться, оставаясь в семье вместе со своей матерью (Громов, 2008). Что касается молодых самцов, то они в подавляющем большинстве случаев вынуждены покидать родительский участок, и приступают к размножению только после расселения. У большинства видов грызунов, чей молодняк остаётся в составе семейных групп, речи о повышении прямой индивидуальной приспособленности (direct fitness) вообще быть не может, поскольку молодые особи не размножаются, пока остаются в составе семейной группы. Таким образом, применительно к грызунам эта гипотеза имеет ряд существенных ограничений.

Другой гипотезой, связанной с перенаселением пригодных биотопов (Brown, 1974; Koenig, Pitelka, 1981; Emlen, 1982), предписывается, что филопатрия должна проявляться в те периоды, когда плотность популяции высока, а кормовые ресурсы обеднены. В этих условиях вероятность обосноваться на свободном участке обитания у молодых особей крайне низка, поэтому им выгоднее оставаться на родительском участке и помогать воспитывать младших братьев и сестёр. Позднее они могут унаследовать родительский участок и приступить к размножению. Таков непрямой путь повышения индивидуальной приспособленности (indirect fitness). Авторы этой гипотезы, однако, упускают из виду, что в реальности индивидуальная приспособленность повышается не у всех молодых особей, а только у единственного самца, унаследовавшего участок обитания, поскольку ему, во избежание инбридинга, в качестве партнёра необходима неродственная самка, либо у единственной самки (в отдельных случаях – у пары–тройки самок), к которой (или которым) присоединяется неродственный самец. Остальные молодые особи вынуждены отправляться на поиски другого, свободного участка обитания, и, следовательно, ни о каких преимуществах филопатрии и повышении индивидуальной приспособленности в отношении них речи не идёт. Иными словами, совокупная индивидуальная приспособленность молодых особей в этой ситуации крайне низка.

Высказано также предположение, что, например, у прерийной полёвки, *M. ochrogaster*, семейно-групповая социальная организация сформировалась в далёком прошлом, когда этот вид обитал в условиях высокотравных прерий, характеризующихся относительно бедной кормовой базой (Getz, 1978, 1985; Carter, Getz, 1993). Эти условия, якобы, вполне соответствуют гипотезе, объясняющей возникновение филопатрии в условиях дефицита пригодных биотопов. Однако в таком случае следует признать, что социальная

структура по своей природе консервативна и должна сохранять ранее приобретённые черты вне зависимости от изменения экологических условий. Но если это так, то, во-первых, не понятно, почему в настоящее время обнаруживается изменчивость социальной структуры в разных популяциях прерийной полёвки? И, во-вторых, имеет ли вообще смысл искать связь между социальной структурой вида (или группировок) и ныне существующими экологическими условиями?

Но главное: вопрос о том, в чём заключаются причины филопатрии у видов с семейно-групповым образом жизни – вообще не самый существенный. На первом месте должны стоять другие вопросы, и, прежде всего: каковы биологические преимущества объединения особей в пары, дающие начало семейным группам? Почему самцу биологически выгоднее иметь одного постоянного полового партнёра и помогать выращивать потомство, причём не всегда своё собственное, вместо того, чтобы спариваться с другими самками, распространяя свои гены в популяции? Обе упомянутые выше гипотезы оставляют эти вопросы без ответа.

Возвращаясь к предмету обсуждения, отметим, что некоторые авторы указывают на причинно-следственную связь между филопатрией самок и формированием группировок с так называемым коммунальным размножением (Solomon, 2003; Solomon, Keane, 2007). Схематически это показано на рис. 2.2.3.1.

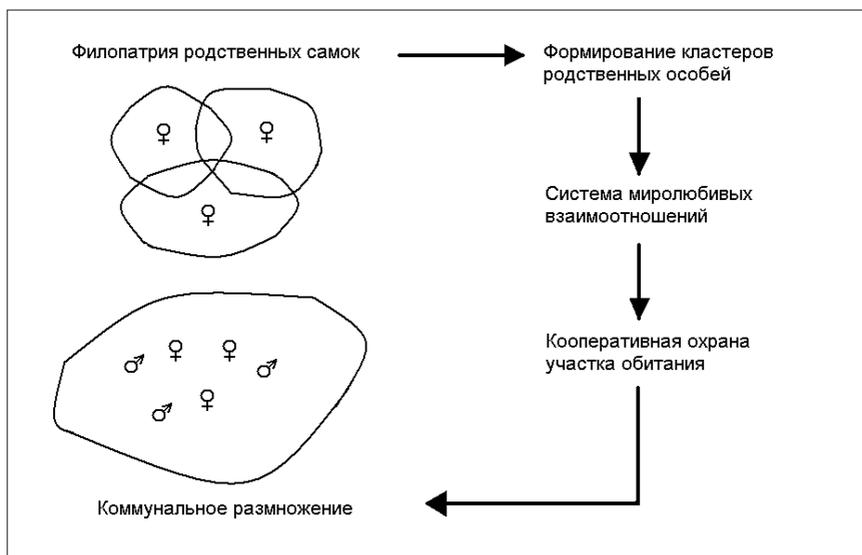


Рис. 2.2.3.1. Процесс образования кластеров родственных самок и сложных размножающихся группировок в популяциях грызунов, связанный с филопатрией, способствующей коммунальному размножению (по: Solomon, Keane, 2007, с изменениями).

Коммунальное, или кооперативное, размножение – это процесс, при котором в выращивании детёнышей участвуют не только родители, но и другие особи. Среди грызунов этот феномен обнаружен приблизительно у 40 видов, для которых характерен семейно-групповой образ жизни (Solomon, Getz, 1997; Blumstein, Armitage, 1999; Hayes, 2000). При коммунальном размножении молодые особи из первых выводков не расселяются и принимают участие в уходе за более поздними выводками (alloparenting, или помощничество). Приблизительно у половины видов с подобной социальной организацией в семейных группах обнаруживается присутствие не менее двух размножающихся самок, которые могут быть сёстрами (Packer et al., 1992; Pusey, Packer, 1994; Lewis, Pusey, 1997; Ebensperger et al., 2004).

Адаптивный смысл помощничества, как полагают некоторые исследователи, заключается в том, что эта форма поведения способствует достижению максимального репродуктивного успеха и, соответственно, повышению индивидуальной приспособленности размножающихся особей (Brown, 1987; Solomon, Keane, 2007). “Помощники” снижают энергетические затраты особей, участвующих в размножении, принимая на себя определённую часть функций, связанных с заботой о потомстве. Однако о прямой выгоде помощничества можно судить пока что только на примере нескольких видов сурков (в частности, *M. marmota* и *M. caudata*), у которых молодые особи из старших выводков, согревая младших собратьев в гнезде во время спячки, способствуют их выживанию в суровые зимние холода (Arnold, 1993; Blumstein, Arnold, 1998.). У незимоспящих видов грызунов, как показывают полевые и экспериментальные исследования, ни коммунальное гнездование, ни помощничество не приводят к увеличению числа или размера выводков и повышению шансов на выживание молодняка (Solomon, 1991; French, 1994; Wolff, 1994; Pilastro et al., 1996; Solomon, Keane, 2007). Более того, у двух видов (*Cynomys ludovicianus* и *Ctenomys sociabilis*) обнаружена негативная связь между размером семейных групп и числом выкормленных детёнышей (Hoogland, 1995; Lacey, 2004).

Существует, однако, другая положительная сторона помощничества, которая заключается в том, что детёныши, выкормленные при участии старших членов группы, отличаются большей массой тела. Это свидетельствует о косвенном повышении индивидуальной приспособленности, поскольку молодые особи с большей массой тела, набранной к концу периода молочного вскармливания, выживают успешнее своих относительно мелких собратьев (Solomon, 1991; Huber et al., 2001). Более крупные молодые особи, становясь взрослыми, также отличаются большими размерами тела. Такие особи наиболее привлекательны как партнёры для спаривания (Solomon, 1993) и более конкурентоспособны во внутривидовых конфликтах (Sheridan, Tamarin, 1988). У некоторых видов, в частности, у домового мыши, крупные детёныши, к тому же, раньше становятся половозрелыми (Fuchs, 1982). И, наконец, от массы тела, которую набирают детёныши–самки к концу периода молочного вскармливания, зависят темпы роста их собственного потомства (Solomon, 1994).

Заслуживает внимания и тот факт, что детёныши, прерийной полёвки, выращенные в экспериментальных группах с “помощниками”, отличались большей массой тела в сравнении со своими сородичами, выкормленными семейными парами без “помощников”, если внешние условия были близкими к критическим – например, при низкой температуре окружающей среды или нехватке корма (Solomon, 1991; Solomon, Keane, 2007). Положительный эффект помощничества в этом случае, несомненно, связан с тем, что детёныши получали дополнительную тактильную стимуляцию и обогрев со стороны других членов группы (Gromov, 2011a, 2011b, 2014b).

Итак, результаты полевых и экспериментальных исследований свидетельствуют о том, что у некоторых видов грызунов обнаруживается положительная взаимосвязь между филопатрией и индивидуальной приспособленностью. Однако в рассуждениях о филопатрии социоэкологи почему-то не делают различий между разными типами группировок – агрегациями и семейными группами (см. например, Randall, 2007; Solomon, Keane, 2007). Но формирование агрегаций и семейных групп – это совершенно разные процессы. Агрегации действительно могут возникать в результате филопатрии, но это происходит либо в процессе, либо по завершении расселения молодняка. Кроме того, в состав агрегаций могут входить и неродственные особи. Что касается семейных групп, то они формируются не в результате расселения молодняка, а благодаря задержке его расселения. Матрилинейные агрегации самок, описанные у разных видов, формируются только из родственных особей одного пола, тогда как в состав семейных групп входят молодые особи обоих полов. Внедрение в состав уже существующих семейных групп особей–иммигрантов – крайне редкое явление. Такое становится возможным только после гибели одного из основателей семейной группы, чаще всего самца, на смену которому, если группа не распадается, иногда приходит другой самец (Орленев, 1983, 1987; Громов, 1992, 2000).

Подводя итог, остаётся констатировать, что ЕСМР–гипотеза (Emlen, 1982, 1991; Stacey, Ligon, 1991; Koenig et al., 1992; Sherman et al., 1995; Koenig, Dickinson, 2004; Solomon, Keane, 2007) отчасти (но не полностью) объясняет формирование агрегаций в популяциях грызунов, но совершенно не раскрывает причин возникновения семейных групп, начало которым дают семейные пары, объединяющие разнополых особей, не состоящих в родстве. Иными словами, гипотетическая схема, показанная на рис. 2.2.3.1, имеет мало общего с действительностью. ЕСМР–гипотезу можно было бы считать вполне приемлемой для объяснения причин формирования гаремных группировок (сложных семейных групп) у грызунов, но в этом случае такие группировки должны состоять исключительно из родственных самок, что опровергается данными полевых исследований (Громов, 2008).

Рассуждая о некоторых положительных сторонах филопатрии, следует отметить, что задержка расселения молодняка у ряда видов грызунов Палеарктики, помимо прочего, может объясняться преимуществами группового образа жизни, создающего условия для кооперации при фуражировании (добывании и запасании корма) и охране кормовых запасов в неблагоприят-

ный зимний период. Особи–одиночки существенно уступают семейным группам в эффективности фуражирования и охраны запасов корма. Иными словами, кооперация может быть одним из ведущих факторов, способствующих филопатрии у тех видов грызунов, для которых типична семейно-групповая социальная организация.

Формирование группировок у наземных беличьих

Большинству видов сусликов (*Spermophilus* (= *Citellus*) spp.) свойствен условно одиночный образ жизни, при котором взрослые особи занимают в той или иной степени обособленные индивидуальные участки обитания в пределах их поселений, нередко называемых колониями. Лишь у колумбийского суслика, *S. columbianus*, существует некое подобие гаремных группировок (Michener, 1973).

Что касается сурков (*Marmota* spp.), то их, в контексте социальности, разделяют на три или четыре категории видов. Согласно одной из классификаций (Armitage, 2007), среди сурков различают: 1) виды с условно одиночным образом жизни (*M. monax*), 2) виды с гаремными группами (*M. flaviventris*), 3) виды с простыми семейными группами (*M. caligata*, *M. olympus*, *M. vancouverensis*), и 4) виды со сложными семейными группами (*M. baibacina*, *M. bobac*, *M. broweri*, *M. camtschatica*, *M. caudata*, *M. marmota*, *M. menzbieri*, *M. sibirica*). У видов с простыми семейными группами, в состав которых входят один взрослый самец, от одной до трёх взрослых самок, сеголетки и годовалые особи, молодняк расселяется в возрасте двух лет. У видов со сложными семейными группами, объединяющими доминирующую пару взрослых особей, нескольких подчинённых взрослых и годовалых особей и сеголеток, молодняк расселяется в возрасте трёх лет или даже позднее (Armitage, 2007).

Более 40 лет назад была выдвинута гипотеза (Barash, 1974), согласно которой внешние факторы, а именно климатические условия, ограничивающие длительность сезона наземной активности, оказывают существенное влияние на сроки расселения молодняка и, соответственно, социальную организацию трёх видов североамериканских сурков: у лесного сурка *M. monax*, относящегося к условно одиночным видам, наживровка наиболее длительная (до 150 дней), и молодняк расселяется в возрасте нескольких месяцев (перед залеганием в спячку); у желтобрюхого сурка *M. flaviventris* наживровка короче (70-100 дней), и молодые особи расселяются на втором году жизни (после первой спячки), а у олимпийского сурка *M. olympus*, период наземной активности самый короткий (40-70 дней), и выводки расселяются на третьем году жизни. Гипотезой Бараша (Barash, 1973a) предписывается, что темпы роста молодняка в популяциях сурков замедляются по мере увеличения высоты над уровнем моря, и в поселениях сурков, расположенных на разных высотах, должны обнаруживаться соответствующие различия в развитии молодых особей (Barash, 1973b, 1974).

Гипотеза Бараша была подвергнута проверке в поселениях желтобрюхого сурка, *M. flaviventris*, расположенных на разных высотах – 2900 и 3400 м

над уровнем моря (Andersen et al., 1976; Armitage, 1977). Исследование показало, что в поселениях *M. flaviventris* на высоте 3400 м длительность периода наживки была столь же короткой, как и в популяциях *M. olympus*, что вполне согласуется с тестируемой гипотезой (Barash, 1973a). Однако темпы роста молодняка желтобрюхого сурка в этих поселениях оказались более высокими, чем на высоте 2900 м, а не наоборот, как предписывается гипотезой. Таким образом, прогностическая ценность гипотезы Бараша оказалась слабой. Этот пример наглядно показывает, что, казалось бы, вполне обоснованные теоретические построения, объясняющие влияние экологических факторов на социальную организацию близкородственных видов, на деле оказываются несостоятельными и не выдерживают проверки.

Нет, однако, никаких оснований сомневаться в том, что к наиболее социальным среди наземных беличьих относятся виды с крупными размерами тела, низкими темпами роста и коротким сезоном наземной активности. Эволюцию социальности (т.е. переход от условно одиночного к семейно-групповому образу жизни) у сурков связывают, прежде всего, с суровыми климатическими условиями, характеризующимися низкими температурами в зимний период. Эти условия оказывают существенное влияние на размножение взрослых особей, а также на выживание и темпы роста молодняка (Armitage, 2007). Хорошо известно, что к концу зимней спячки у сурков значительно уменьшается масса тела вследствие истощения накопленных перед спячкой жировых запасов. У самок, к тому же, в неблагоприятные годы происходит резорбция значительной части эмбрионов (до 50%). Из-за суровости климатических условий самки многих видов приносят потомство лишь раз в два года, а у таких видов, как *M. baibacina*, *M. caligata*, *M. camtschatica*, *M. caudata*, *M. menzbieri* и *M. vancouverensis* пауза в размножении может достигать двух и более лет (Blumstein, Arnold, 1998; Armitage, 2000; Armitage, Blumstein, 2002). У большинства видов молодняк, набирающий к концу первого года жизни лишь 25-40% массы тела взрослых особей, не готов к расселению и остаётся зимовать в родительской норе. Совместная зимовка существенно снижает риск гибели молодых особей во время спячки, хотя и не исключает его полностью (Blumstein, Armitage, 1997, 1998; Armitage, 1999, 2007).

Детальные исследования экологии зимующих сурков позволили сделать одно важное открытие. Дело в том, что наиболее высокая смертность в период зимней спячки (из-за значительного снижения массы тела) обнаруживается как у особей, зимующих по одиночке, так и в семейных группах, представленных лишь парой взрослых особей с сеголетками. В последнем случае нередко погибают все члены семьи (Arnold, 1990a, 1990b; Lenti Воеро, 1999). Если же в зимовочной норе вместе с взрослыми особями и сеголетками находятся годовалые или двухгодовалые особи, то вероятность благополучного выживания всей семейной группы существенно возрастает. Происходит это благодаря тому, что особи из старших выводков обеспечивают благоприятный температурный режим своим младшим собратьям, замедляющий расходование жировых запасов (Arnold, 1988, 1990a, 1990b,

1993). Таким образом, благодаря естественному отбору, у некоторых видов сурков формируются наиболее сложные семейные группы, в состав которых входит не менее двух разновозрастных выводков. При этом полувзрослые особи вносят существенный вклад в выживание всей семьи, пассивно проявляя заботу о своих младших собратьях (Armitage, 2007).

Пример сурков показывает, что экологические факторы, способствующие формированию семейных групп, действуют не изолированно, а в одной связке с социальными факторами (не случайно авторами указанных выше исследований введён в оборот термин ‘социальная спячка’ в качестве альтернативы ‘групповой спячке’). Подобную стратегию поведения, несомненно, можно рассматривать и в качестве одного из проявлений кооперации, которая в различных формах способствует формированию сложных семейных групп у разных представителей отряда Rodentia (Gromov, 2014a, 2017). Следует, однако, отметить, что семейно-групповой образ жизни сурков, связанный с усложнением социальной организации, отрицательно сказывается на индивидуальной приспособленности, поскольку репродуктивный потенциал самок у наиболее социальных видов снижается (Blumstein, Armitage, 1997, 1998; Armitage, 2007).

Факторы онтогенеза

Семейно-групповой образ жизни характерен не только для сурков и луговых собачек, но и для ряда других крупных грызунов, обитающих как в открытых, так и закрытых стациях: ондатра (*Ondatra zibethicus*), бобры (*Castor fiber*, *C. canadensis*), некоторые представители трибы Hystricomorpha (например, *Hystrix indica*, *Lagidium peruanum*, *Lagostomus maximus*). Полагают, что у крупных грызунов формирование семейных групп предопределено относительно низкими темпами роста и развития детёнышей, не способных к самостоятельному существованию в раннем возрасте и потому вынужденных длительное время находиться под опекой родителей (Barash, 1974; Arnold, 1990a, 1990b).

Низкие темпы внутриутробного и постнатального развития признаются одним из ведущих факторов эволюции сложной социальной организации и у эусоциальных видов грызунов (Burda, 1989, 1990). Так, например, длительность беременности у самок *H. glaber* и *C. hottentotus* составляет в среднем 70 и 98 дней, а период молочного вскармливания детёнышей – 60 и 82 дня, соответственно (Burda, 1990). К тому же самки этих видов – самые мелкие из всех представителей трибы Hystricomorpha: масса тела у *H. glaber* и *C. hottentotus* составляет в среднем 50 и 76 г, соответственно (Burda, 1990). Самкам с относительно небольшой массой тела для вынашивания и вскармливания детёнышей требуется значительно больше энергии, чем крупным самкам других представителей трибы Hystricomorpha, и они в период беременности и лактации особенно нуждаются в дополнительной помощи со стороны своих половых партнёров. Именно эти особенности репродуктивной биологии *H. glaber* и *C. hottentotus*, как полагают, послужили первопричиной эволюции эусоциальности среди грызунов (Burda, 1990). Спра-

ведливости ради следует отметить, что ещё у одного вида – *C. damarensis* – также относящегося к эусоциальным (Bennett, Jarvis, 1988; Bennett et al., 1994), самки намного крупнее (масса тела в среднем составляет 175 г), а период лактации – существенно короче (в среднем 21 день), но беременность длится также около 3 месяцев (в среднем 85 дней). Энергетические затраты, связанные с выращиванием потомства, у самок этого вида существенно меньше, чем у самок *H. glaber* и *C. hottentotus*, и, тем не менее, *C. damarensis* также считается эусоциальным видом. Следовательно, селективные факторы, способствующие эволюции эусоциальности среди представителей трибы *Huysricomorpha*, могут быть различными.

В целом же можно констатировать, что малые размеры тела, отсутствие жировых запасов и низкие темпы внутриутробного и постнатального развития – главные особенности, характерные для эусоциальных видов грызунов. В связи с этим представляется вполне логичным, что именно физиологические, а не экологические факторы выступают на первый план в эволюции эусоциальности среди грызунов (Burda, 1990).

Социальная среда

Многие исследователи твёрдо убеждены, что формирование сложных форм социального поведения, равно как и образование структурированных семейных групп, происходит у грызунов под влиянием не только экологических факторов, но и социальной среды, под которой подразумевается непосредственное социальное окружение – половые партнёры, родственные особи и ближайшие соседи. Влияние социальной среды может быть как прямым – через агрессивные или миролюбивые взаимодействия с особями своего вида, так и опосредованным – через запаховые метки и следы жизнедеятельности сородичей.

Некоторые авторы (Гольцман и др., 1994; Попов, Чабовский, 2005), рассматривающие социальную среду как автономную часть внешней среды и как самостоятельный эволюционный фактор, пытаются объяснить существование разных вариантов социальной организации у грызунов приспособлением особей к прессу социального давления, или, иными словами, адаптацией к различной плотности социальной среды, под которой они подразумевают “напряжённость сигнального биологического поля ..., дополненную прямыми взаимодействиями партнёров” (Попов, Чабовский, 2005). Подразумевается, что у наиболее социальных видов плотность социальной среды должна быть самой высокой, а у несочальных (условно одиночных) – самой низкой (Гольцман и др., 1994).

Перспективность такого подхода к анализу эволюции социальности среди грызунов представляется довольно сомнительной. Его авторы не приводят никаких количественных оценок плотности социальной среды, поэтому не понятно, на чём основано их убеждение о существовании значительных межвидовых различий по этому показателю. Кроме того, оценить плотность социальной среды, исходя из приведенного выше определения, вообще не представляется возможным. “Напряжённость” сигнального биологического

поля (Наумов, 1973), методика оценки которой совершенно не разработана, и частота прямых взаимодействий между особями в естественных условиях зависят от множества внешних и внутривидовых факторов – сезона года, погодных условий, времени суток, локальной плотности населения, процессов, связанных с размножением, и многих других. Вследствие этого корректное сравнение данных, полученных в разных условиях, оказывается невозможным даже для представителей одного вида, не говоря уже о межвидовом сравнительном анализе. Кроме того, при таком подходе игнорируется характер взаимодействий партнёров (миролюбивый, нейтральный либо агрессивный), который влияет на социальные отношения в значительно большей степени, чем частота прямых контактов.

Если, тем не менее, попытаться сравнить плотность социальной среды, например, в синантропных популяциях домовых мышей (*Mus musculus*, *M. domesticus*) или крыс (*Rattus rattus*, *R. norvegicus*) и в природных поселениях видов, живущих семейными группами (например, *L. lagurus*, *M. socialis*, *L. brandti*, *M. unguiculatus*), то вполне может оказаться, что уровень маркировочной активности и частота контактов в группировках синантропных мышей и крыс будут выше, а, значит, и плотность социальной среды, следуя принятому определению, будет более высокой, чем у видов с семейно-групповым образом жизни. Однако синантропные виды мышей и крыс, у которых отсутствуют прочные парные связи, а самцы не проявляют заботы о потомстве, не относятся к высоко социальным. Таким образом, подход, при котором эволюция социальности рассматривается как следствие приспособления вида к более высокой плотности социальной среды, не имеет перспектив для своего развития.

Вряд ли можно признать перспективным и другой подход (Чабовский и др., 2007), основанный на анализе частных проявлений социальной организации (например, упорядоченности или избирательности связей между разнополами особями, которым авторами этого подхода придаётся ведущее значение в эволюционном социогенезе), в отрыве от других её характеристик. Чабовский с соавторами (2007) показали, что у двух видов песчанок, ведущих одиночный (*Psammomys obesus*) и семейно-групповой образ жизни (*Rhombomys opimus*), обнаруживается сходство в системе социосексуальных отношений, названных социальной полигинией, основанной на устойчивых избирательных связях между половыми партнёрами (хотя крепость этих связей различна: слабые у *P. obesus* и прочные у *R. opimus*). Между тем, внешнее сходство в системе социосексуальных отношений обнаруживается у многих видов грызунов с разными типами пространственно-этологической структуры. Например, признаки моногамии можно найти не только у видов с семейно-групповой социальной организацией (типы III и IV), но также и среди условно одиночных видов (тип I) в форме псевдомоногамных или квазимоногамных связей, как, например, у полёвки-экономки, *Microtus oeconomus*, или водяной полёвки, *Arvicola terrestris* (Плюснин, Евсиков, 1983; Viitala, 1994). Можно поставить вопрос о причинах существования такого сходства или о факторах, которые этому способствуют, но вряд ли

при этом найдётся удовлетворительное объяснение разным путям эволюционного развития видов, которое, в конечном итоге, приводит к формированию полярных либо одинаковых социальных структур.

Столь же слабо обоснована и другая точка зрения вышеупомянутых авторов (Tchabovsky et al., 2001; Чабовский и др., 2007), предположивших, что формированию прочных парных связей у *P. obesus* препятствует конкуренция за ограниченные пищевые ресурсы. На самом деле, причины этого явления более глубоки, и следует задаться другим вопросом, однозначного ответа на который до сих пор нет: почему среди млекопитающих, и, в частности, грызунов, преобладают виды с условно-одиночным образом жизни (т.е. со слабыми парными связями), составляющие более 90% от их общего числа? Многие из них не являются узкими пищевыми специалистами, как *P. obesus*, и не испытывают острого недостатка в кормовых ресурсах. Более того, примеры узких пищевых специалистов можно найти и среди видов с семейно-групповой социальной организацией: к таковым, в частности, относятся китайская полёвка, *L. mandarinus* (Smorkatcheva, 1999) и голый землекоп, *H. glaber* (Jarvis, 1985). Следовательно, слабость парных связей трудно напрямую связать с обострённой внутривидовой конкуренцией за корма. К тому же существуют гипотезы, объясняющие формирование социальной моногамии и, соответственно, прочных парных связей именно под влиянием условий среды обитания с бедными кормовыми ресурсами, обостряющими внутривидовую конкуренцию (Getz, 1978; Slobodchikoff, 1984).

Если всё же рассматривать социальную среду в качестве одного из факторов эволюции социальности у грызунов, то более перспективным для сравнительного межвидового анализа представляется другой подход. В его основу положены хорошо известные популяционным экологам представления о том, что характер распределения особей в популяции, оцениваемого, например, по таким показателям, как расстояние между центрами активности и степень перекрытия участков обитания, является прямым следствием социальных взаимодействий (Шилов, 1977). Обособление участков обитания взрослых особей одного пола объясняется их взаимным антагонизмом и повышенной агрессивностью. Напротив, сосуществование особей на одном участке обитания (например, в семейных группах) есть результат миролюбивых, толерантных взаимодействий. На пространственную структуру поселений грызунов влияют и конкурентные отношения (Ostfeld, 1985): размножающиеся самки, конкурирующие за защитные и кормовые ресурсы, занимают обособленные участки обитания, тогда как участки самцов, конкурирующих за самок, могут перекрываться, и в результате образуются агрегации с иерархией доминирования среди особей этого пола (Bujalska, Saitoh, 2000). Основываясь на анализе пространственной структуры элементарных группировок, можно с высокой степенью вероятности предсказывать особенности их социальной организации и системы спаривания (Громов, 2000, 2008; Lacey, Sherman, 2007). Параметры, отражающие степень пространственной агрегированности особей и специфику социальных взаимодействий (в частности, соотношение миролюбивых и агрессивных кон-

тактов, величина их асимметрии), могут использоваться не только для анализа пространственно-этологической структуры поселений грызунов, но и служить вполне адекватной и объективной характеристикой социальной среды. Иными словами, предлагаемый сравнительный подход к анализу социальной среды основан на комплексной оценке параметров, характеризующих особенности пространственно-этологической структуры популяций грызунов (Громов, 2005а, 2008).

Ниже приведены результаты подобного анализа на примере шести видов песчанок (*Gerbillus perpallidus*, *Meriones meridianus*, *M. libycus*, *M. tamariscinus*, *M. unguiculatus*, *Psammomys obesus*) и двух видов полёвок (*Microtus socialis*, *Lasiopodomys brandti*) с пространственно-этологической структурой I-IV типов (Громов, 2007б). Для сравнения видов использовали 10 показателей: коэффициент Е (*relative Exclusiveness of use of space*, Alho, 1979) в диадах самцов в репродуктивный (1) и пострепродуктивный (2) периоды, а также в диадах разнополых особей (3), взрослых и молодых особей (4) и неполовозрелых особей (5) в репродуктивный период; (6) доля агрессивных взаимодействий и (7) величина их асимметрии в диадах самцов; доля агонистических взаимодействий, инициированных самцами (8) и самками (9) в разнополых диадах; (10) возраст расселения молодняка. Статистическую обработку данных проводили с помощью одного из методов многомерной статистики – анализа главных компонент. Результаты этого анализа графически представлены на рис. 2.2.3.2.

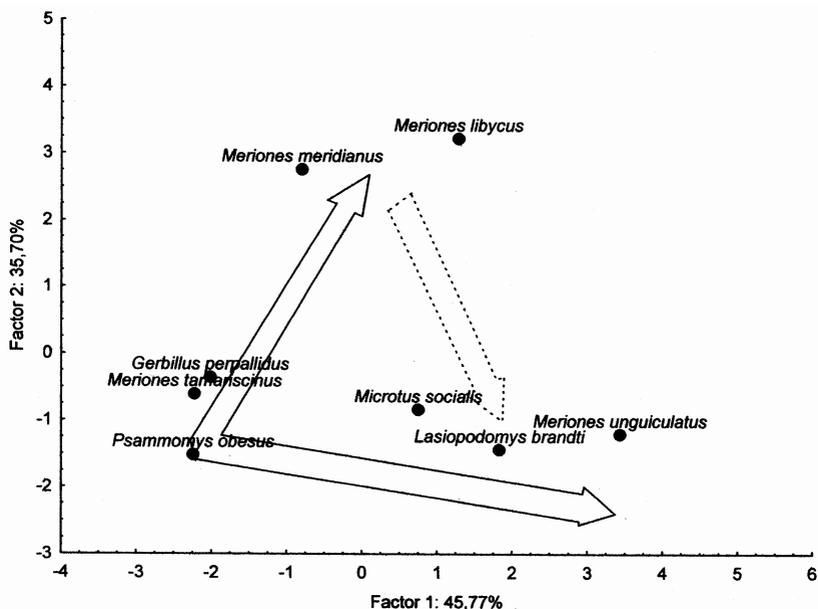


Рис. 2.2.3.2. Распределение выборок восьми видов грызунов на плоскости проекций двух главных факторов. Остальные пояснения в тексте.

Распределение выборок восьми указанных выше видов грызунов на плоскости проекций двух главных факторов, объясняющих 81.5% изменчивости всех параметров, позволяет выделить три основных кластера: (1) виды с системой обособленных индивидуальных участков, агрессивными взаимодействиями между взрослыми особями одного пола, агонистическими контактами разнополюх особей и ранним расселением молодняка (*G. perpallidus*, *M. tamariscinus*, *P. obesus*); (2) виды с системой агрегаций индивидуальных участков (*M. meridianus*) и слабо консолидированными семейными группами (*M. libycus*), у которых относительно низка доля агрессивных контактов между однополыми партнёрами, высока степень ритуализации взаимодействий и формируется иерархия доминирования среди самцов; (3) виды с системой охраняемых территорий, занимаемых семейными группами с молодняком, у которого происходит задержка расселения (*M. socialis*, *L. brandti*, *M. unguiculatus*). Краснохвостая песчанка (*M. libycus*) по многим показателям сходна с общественной полевкой (*M. socialis*), и проекции этой пары видов на горизонтальную ось (фактор 1, отражающий прочность парных связей) близки, однако первый вид отличается от второго большей лабильностью в системе использования пространства и возможностью формирования иерархии доминирования среди самцов (фактор 2), что сближает его с полуденной песчанкой (*M. meridianus*).

Полученные результаты, помимо прочего, позволяют говорить о вероятных путях становления и развития разных форм социальной организации у грызунов. За исходную (примитивную) форму следует принять систему обособленных индивидуальных участков особей, чьи взаимодействия, независимо от пола партнёров, как правило, агрессивны. Снижение агрессивности в отношениях между половыми партнёрами служит залогом укрепления парных связей и последующего образования семейных групп с отсроченным расселением молодняка (стрелка вдоль горизонтальной оси проекции). Снижение степени пространственной сегрегации взрослых особей, благодаря повышению толерантности в отношениях между ними, создаёт предпосылки для формирования агрегаций с иерархией доминирования среди самцов (стрелка вдоль вертикальной оси проекции). Возможен и третий путь – усиление парных связей в агрегациях, в результате чего также формируются семейные группы (стрелка, обозначенная пунктиром). О возможных факторах и механизмах естественного отбора, действующего в указанных направлениях, подробнее будет сказано в разделе 2.2.7.

Повышение индивидуальной приспособленности (fitness)

В соответствии с основными постулатами социэкологической концепции, об эволюции социальности можно говорить лишь в том случае, если индивидуальная приспособленность членов группы оказывается более высокой, чем у особей–одиночек, либо если особи вынуждены группироваться под давлением внешних (экологических) условий или каких-то иных факторов, препятствующих их расселению (Armitage, 1981; Wrangham, Rubenstein, 1986; Brown, 1987; Alexander, 1991; Krebs, Davies, 1993). Согласно

теории совокупной приспособленности (inclusive fitness theory, Hamilton, 1964), таковая может быть как прямой (direct fitness), так и косвенной (indirect fitness). Прямую индивидуальную приспособленность обычно оценивают через репродуктивный успех особи, т.е. по числу оставленных ею потомков, а косвенную – через репродуктивный успех потомков особи. Социоэкологической концепцией предусматривается обязательное существование факторов, обеспечивающих повышение репродуктивного успеха, т.е. индивидуальной приспособленности, при групповом образе жизни (Emlen, 1991; Lacey, Sherman, 1997, 2007).

Считается, что если индивидуальная приспособленность особей увеличивается пропорционально увеличению размеров группы, то у таких видов социальность поддерживается благодаря преимуществам, непосредственно связанным с групповым образом жизни. Если же при увеличении размеров группы происходит снижение индивидуальной приспособленности, то у таких видов, как полагают социоэкологи, объединение особей происходит под давлением экологических или иных факторов, ограничивающих расселение молодых особей либо отрицательно сказывающихся на процессах, связанных с размножением (Lacey, 2004).

Оценить повышение индивидуальной приспособленности при переходе от условно одиночного образа жизни к семейно-групповому не всегда возможно, особенно если таковое происходит опосредованно. Однако факторы, обеспечивающие повышение опосредованной индивидуальной приспособленности, как вполне справедливо отмечается и самими социоэкологами, не могут способствовать эволюции группового образа жизни, поскольку их действие проявляется уже после формирования группировок.

Данные, позволяющие судить об увеличении или снижении индивидуальной приспособленности в зависимости от размеров внутривидовых группировок, получены лишь для очень ограниченного числа видов. В частности, установлено, что у трёх видов грызунов – сони-полчка (*Glis glis*), белоногого и оленьего хомячков (*Peromyscus leucopus*, *P. maniculatus*) – число детёнышей в выводках не зависит от размеров группы (Wolff, 1994; Pilastro et al., 1996). Эти виды, однако, не относятся к высоко социальным. У двух социальных видов – *Synomys ludovicianus* и *Ctenomys sociabilis* – величина прямой индивидуальной приспособленности связана с размерами группы обратной пропорциональной зависимостью (Hoogland, 1995; Lacey, 2004), т.е. с увеличением числа особей в группе размеры выводков уменьшаются. Эти, хотя и скудные, данные всё же свидетельствуют о том, что взаимосвязь между социальностью (если мерилом таковой считается размер группы) и величиной индивидуальной приспособленности у грызунов выражена слабо либо не выражена вообще (Lacey, Sherman, 2007).

У грызунов, по-видимому, вообще не имеет смысла искать отчётливо выраженную взаимосвязь между величиной прямой индивидуальной приспособленности и размером группы как показателем социальности. У некоторых наиболее социальных видов в семейных группах присутствует очень небольшое число особей. В качестве примера можно указать на китайскую

полёвку, *L. mandarinus* (Smorkatcheva, 1999), прерийную полёвку, *M. ochrogaster* (Getz, Hofmann, 1986) и африканских пескороев, *Cryptomys* spp. (Begall, Burda, 1998). О том же свидетельствует и сравнение размеров выводков. Известно, что в выводках слабо социальной пенсильванской полёвки, *M. pennsylvanicus*, среднее число детёнышей равно 5.1, а у сосновой и прерийной полёвок (*M. pinetorum* и *M. ochrogaster*), для которых типичен семейно-групповой образ жизни – значительно меньше: в среднем 2.3 и 3.6 детёныша, соответственно (Innes, 1978). Эти цифры явно свидетельствуют о снижении индивидуальной приспособленности у видов с семейно-групповой социальной организацией в сравнении с видами, для которых характерны агрегации взрослых особей. Кроме того, у большинства социальных видов размножение молодых особей в составе семейных групп подавлено, и, значит, о повышении индивидуальной приспособленности у них говорить вообще бессмысленно.

Хорошо известно, что переход к моногамии также сопряжён с падением репродуктивного потенциала (Kleiman, 1977). И поскольку среди грызунов, ведущих семейно-групповой образ жизни, многие виды считаются моногамными, то вполне закономерно, что их репродуктивный потенциал, равно как и индивидуальная приспособленность, относительно низки по сравнению с видами, относящимися к слабо социальным.

Предположение о том, что участие самцов в воспитании детёнышей должно повышать индивидуальную приспособленность самок, также не подтверждается. В частности, анализ полевых данных о размножении более 700 семейных групп прерийной полёвки, показывает, что репродуктивный успех самок, выращивающих потомство в одиночку, ничуть не ниже, чем у семейных пар, воспитывающих детёнышей до наступления у них половой зрелости (McGuire et al., 2002). С другой стороны, имеются доказательства, что социальная моногамия, допускающая, в отличие от генетической моногамии, спаривание самцов не только со ‘своей’, но и с другими самками, повышает репродуктивный успех самцов и, соответственно, их индивидуальную приспособленность (Ophir et al., 2008). Таким образом, вопрос о том, как влияет на индивидуальную приспособленность переход к семейно-групповому образу жизни, требует дополнительного изучения.

Объектом одного из таких исследований была, в частности, обыкновенная полёвка, *M. arvalis* (Громов, 2016), у которой существование семейных групп некоторыми авторами ставится под сомнение. Исследование показало, что в группах с двумя особями–родителями отмечается повышенная смертность детёнышей и снижение темпов их роста в сравнении с группами, где самки ухаживали за потомством без участия самцов (рис. 2.2.3.3).

Установлено также, что репродуктивный успех и, соответственно, индивидуальная приспособленность самцов зависит от особенностей их поведения и, прежде всего, от склонности к проявлению агрессии: потомство самцов, характеризующихся низкой агрессивностью и проявляющих качества субординантов, выживает успешнее и отличается более высокими темпами роста (Громов, 2016).

Результаты этого исследования свидетельствуют о том, что, с одной стороны, присутствие самцов в семейных группах обыкновенной полёвки негативно отражается на выживаемости и темпах роста детёнышей, но, с другой стороны, репродуктивный успех самцов зависит от их индивидуальных качеств, и самцы, демонстрирующие низкий уровень агрессивности, оказываются более приспособленными к семейно-групповому образу жизни.

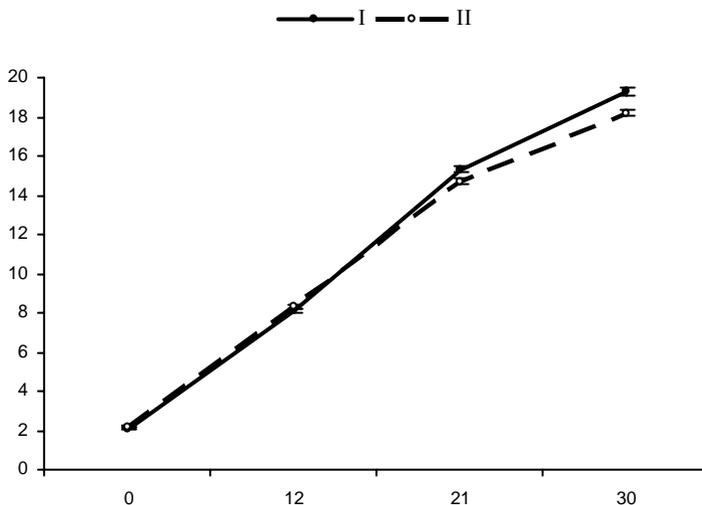


Рис. 2.2.3.3. Увеличение массы тела детёнышей обыкновенной полёвки, *Microtus arvalis*, ($M \pm m$) с возрастом в экспериментальных группах I (без самца) и II (с самцом). Вертикальная шкала – масса тела, г; горизонтальная шкала – возраст, дни.

Снижение индивидуальной приспособленности самцов обыкновенной полёвки в составе семейных групп, в соответствии с традиционным социо-экологическим подходом, можно было бы объяснить влиянием неких внешних факторов, которые либо ограничивают расселение молодняка, либо снижают репродуктивный потенциал взрослых особей, а, возможно, и то, и другое одновременно. Однако о природе этих факторов невозможно сказать ничего определённого. С другой стороны, накапливается всё больше данных, свидетельствующих о том, что укрепление парных связей и стимуляция родительского поведения у самцов (а это – неотъемлемые атрибуты семейно-группового образа жизни) находятся под контролем не внешних (экологических), а внутренних (физиологических и социальных) факторов (Громов, 2009а, 2013а, 2013б; Громов, Вознесенская, 2013; Gromov, 2011а, 2014б). Под влиянием этих факторов поведение самцов существенно меняется (феминизируется), и эти изменения вполне согласуются с переходом к семейно-групповому образу жизни, который у многих видов грызунов, по-

видимому, неизбежно связан с падением репродуктивного потенциала. Следовательно, эволюция социальности у грызунов во многих случаях сопряжена со снижением прямой индивидуальной приспособленности (*direct fitness*), о чём ранее заявляли и другие исследователи (например, Burda, 1990; Blumstein, Armitage, 1998). Возникает, таким образом, довольно существенное (для социозологической концепции) теоретическое затруднение: с одной стороны, эволюцию социальности у грызунов нельзя связать с обязательным повышением прямой индивидуальной приспособленности, а с другой стороны, об экологических факторах, ограничивающих репродуктивный потенциал вида при переходе к семейно-групповому образу жизни, также нельзя сказать ничего определённого. Вместе с тем, появляются данные, свидетельствующие о том, что переход к семейно-групповому образу жизни у грызунов всё-таки благоприятствует повышению индивидуальной приспособленности, но косвенным путём (*indirect fitness*) – через кооперацию. Подробнее об этом будет сказано в разделе 2.2.6.

2.2.4. Эволюция систем спаривания и социальность

Между такими понятиями, как *социальность* и *система спаривания*, имеется вполне определённая взаимосвязь (Emlen, Oring, 1977). Под системой спаривания подразумевается сложный комплекс, включающий в себя: 1) число половых партнёров, 2) способ формирования брачных связей, 3) прочность парных связей и 4) наличие или отсутствие заботы о потомстве у партнёров обоих полов. У грызунов, как и у других млекопитающих, различают три системы спаривания: моногамию, полигамию и промискуитет (Kleiman, 1977; Kleiman, Malcolm, 1981). Под моногамией подразумевается использование парой половых партнёров одного общего участка обитания, защищаемого от других особей своего вида, предпочтительное (в некоторых случаях – исключительное) спаривание с одним половым партнёром и участие самцов в воспитании потомства. Полигамия в двух своих формах – полигинии и полиандрии – означает продолжительное сосуществование и, соответственно, спаривание с несколькими половыми партнёрами, а промискуитет характеризуется отсутствием прочных и постоянных связей между половыми партнёрами.

В разделе 2.1 было показано, что для слабо социальных видов грызунов (с пространственно-этологической структурой типов I и II) наиболее характерны промискуитет и, в меньшей степени, полигиния, тогда как у социальных видов (с пространственно-этологической структурой типов III и IV) чаще отмечается моногамия либо полигиния, а у некоторых видов – полиандрия (Waterman, 2007; Громов, 2008, 2013а). У тех видов грызунов, для которых типичны промискуитет и полигиния, о потомстве заботятся исключительно самки. У видов с семейно-групповой социальной организацией и, соответственно, моногамной, полигинической либо полиандрической системой спаривания о потомстве заботятся партнёры обоих полов (Громов, 2013а).

Одно из принципиальных положений социоэкологической концепции заключается в том, что на поведение самцов и самок действуют разные внешние факторы: пространственное распределение самок зависит, прежде всего, от обилия и доступности кормовых ресурсов, тогда как самцы распределяются в пространстве, ориентируясь на самок (Jarman, 1974; Davies, 1991; Nunn, 1999; Dunbar, 2000). Если численность самок значительно уступает численности самцов, либо их доступность ограничена какими-либо факторами, самцы вынуждены конкурировать друг с другом за особей противоположного пола. Иными словами, социальная организация вида и система спаривания настолько тесно взаимосвязаны, что зачастую сложно разделить факторы естественного отбора, под влиянием которых они сформировались в процессе эволюции (Verdolin, 2007).

С другой стороны, имеется множество свидетельств тому, что в разных популяциях одного и того же вида доминируют разные системы спаривания (Emlen, Oring, 1977; Davies, 1991; Lott, 1991; Roberts et al., 1998). Более того, у некоторых видов отмечается определённое разнообразие систем спаривания даже в пределах одной популяции. Так, например, в поселениях монгольской песчанки, *M. unguiculatus*, простые семейные группы (пары взрослых особей с потомством) соседствуют со сложными семейными группами, в составе которых может быть до трёх самок с выводками (Громов, 1992, 2000, 2008, 2013а). Поэтому есть основания утверждать, что и социальная организация, и система спаривания служат характеристиками, скорее, не вида в целом, а отдельных популяций или даже, возможно, элементарных внутривидовых группировок (Vehrencamp, Bradbury, 1984; Davies, 1991; Lacey, Sherman, 2007; Gromov, 2014a).

Эволюцию разных социальных структур и, соответственно, систем спаривания социоэкологи связывают с особенностями пространственного распределения кормовых ресурсов. Считается, что при равномерном распределении кормовые ресурсы с трудом поддаются монополизации. В этих условиях пространственное распределение размножающихся особей должно быть относительно диффузным, и, значит, возможности для формирования полигинических (гаремных) группировок отсутствуют (Slobodchikoff, 1984; Ostfeld, 1990). Давление полового отбора в этой ситуации сводится к минимуму, а репродуктивный успех (т.е. индивидуальная приспособленность), наоборот, стремится к максимуму, если особи обоих полов одинаково проявляют заботу о потомстве. В результате возникают предпосылки для закрепления моногамной системы спаривания (Emlen, Oring, 1977; Kleiman, 1977; Borgia, 1979). Среди грызунов, однако, имеется множество примеров, свидетельствующих о снижении репродуктивного потенциала вида при переходе от одиночного образа жизни к семейно-групповому (Innes, 1978; Burda, 1990; Blumstein, Armitage, 1998; Громов, 2016), и эти факты с трудом укладываются в рамки социоэкологической концепции.

При неравномерном распределении кормовых ресурсов самки, как предписывается социоэкологической концепцией, должны группироваться на участках, наиболее богатых кормами, и у самцов в этом случае появляется

возможность обрести дополнительных половых партнёров, поскольку одни из них, в сравнении с другими, способны монополизировать участки обитания с более богатыми ресурсами. В этих условиях формируются полигинические (гаремные) группировки (Kleiman, 1977; Emlen, Oring, 1977; Wittenberger, Tilson, 1980; Clutton-Brock, 1989; van Schaik, Dunbar, 1990), а у самцов закрепляется соответствующая репродуктивная стратегия, направленная либо на охрану ресурсов (resource defense polygyny), либо на охрану самок (female defense polygyny) (Fitzgerald, Lechleitner, 1974; Ostfeld, 1985, 1990; Rayor, 1988; Schwagmeyer, 1990; Hoogland, 1999; Verdolin, 2007).

При полигинической системе спаривания у самок должны отсутствовать признаки территориального поведения. Однако, как показывают полевые исследования, в сезон размножения самки многих видов грызунов, независимо от системы спаривания, охраняют занимаемые участки обитания либо целиком, либо некоторое пространство вблизи гнездовой норы (core area). Такое поведение особенно ярко проявляется у видов с семейно-групповым образом жизни, в том числе и у тех, для которых типичны сложные (гаремные) семейные группы (Громов, 2008, 2013а). Более того, у некоторых видов с гаремными группировками самки более активны в охране территории по сравнению с самцами, которые могут вообще уклоняться от этой обязанности, как, например, у полёвки Брандта в конце сезона размножения (Zöphel, 1999; Громов, 2003б, 2008, 2013а). Таким образом, поведение самок грызунов в полигинических (гаремных) группировках также зачастую не согласуется с некоторыми принципиальными положениями социоэкологической концепции.

Можно с полным основанием утверждать, что эволюция социальности, т.е. переход к семейно-групповому образу жизни, у грызунов сопряжена с закреплением либо моногамной, либо полигинической системы спаривания (полиандрия – редкое исключение). При этом наибольший интерес у социоэкологов вызывают вопросы, связанные с закреплением моногамной системы спаривания.

Согласно одному авторитетному мнению (Wilson, 1975), естественный отбор в сторону моногамии идёт в том случае, если в пределах некоторой территории сосредоточены наиболее ценные ресурсы, вынуждающие пару разнополых особей охранять их от своих сородичей. Такая ситуация, как полагают, типична, например, для бобров (Kleiman, 1977).

По мнению других исследователей, моногамные отношения закрепляются отбором при выполнении хотя бы одного из следующих условий: 1) если репродуктивный успех и, соответственно, индивидуальная приспособленность самки существенно снижается без участия самца в воспитании дётей, 2) если самка не получает никаких выгод от полигинической системы спаривания, 3) если самец охраняет самку как своего постоянного полового партнёра от посягательств со стороны других самцов, 4) если агрессивность самки служит препятствием для спаривания самца с другими особями противоположного пола, и 5) если распределение самок в пространстве таково, что самец не может монополизировать более одной особи проти-

воположного пола (Wittenberger, 1979; Wittenberger, Tilson, 1980; Clutton-Brock, 1989; Brotherton, Rhodes, 1996; Komers, Brotherton, 1997). Авторы этих теоретических построений (в частности, Wittenberger, Tilson, 1980) полагают, что моногамия у бобров (*Castor fiber*, *C. canadensis*), ондатры (*Ondatra zibethicus*) и калифорнийского хомячка (*Peromyscus californicus*) возникла в соответствии с условиями 2 или 4 (в последнем случае это связано с подавлением репродуктивных функций у молодых самок, пока те живут вместе с матерью), а у мары (*Dolichotis patagonum*) – в соответствии с условием 3. При этом указанные авторы считают невозможной у грызунов эволюцию социосексуальных отношений в сторону моногамии в соответствии с условием 1, поскольку, как они полагают, самки при выкармливании детёнышей могут обходиться и без помощи самцов.

Данные полевых и экспериментальных исследований действительно подтверждают, что условие 1 не является необходимым и достаточным для закрепления моногамной системы спаривания, поскольку у видов с семейно-групповым образом жизни, в том числе у моногамных (например, *M. ochrogaster*, *M. unguiculatus*), репродуктивный потенциал самок вовсе не снижается, если самец не участвует в воспитании потомства (McGuire et al., 2002; Громов, 2009а, 2016). Вместе с тем, у многих видов с семейно-групповым образом жизни участие самцов в воспитании детёнышей, несомненно, играет важную роль (Громов, 2013а). Условие 2, противопоставляющее моногамию полигинии, следует исключить из приведённого выше списка, поскольку в популяциях многих видов с семейно-групповой организацией присутствуют и моногамные, и полигинические семейные группы. Условие 4 в том виде, как оно сформулировано, также не годится и требует уточнения, поскольку речь в нём идет только о видах с семейными группами, в которых репродуктивные функции молодняка подавлены. Условие 5 не подтверждается данными полевых исследований, в том числе для моногамных видов (Mabry et al., 2011). И лишь условие 3 заслуживает безусловного одобрения, поскольку у видов с семейно-групповой социальной организацией действительно хорошо выражена охрана территории, существенно ограничивающая доступ к самкам других самцов (Owings et al., 1977; Vaughan, Schwartz, 1980; Ostfeld, 1990; Громов, 2008). Вместе с тем, территориальность не исключает возможности спаривания самок с другими самцами, в том числе и у моногамных видов (Foltz, Hoogland, 1981; Wolff, 1985; Heske, Ostfeld, 1990; Громов, 1992, 2000, 2008; Cantoni, Brown, 1997; Goossens et al., 1998; Allainé, 2000; Solomon et al., 2004), поэтому моногамию в этом случае следует считать не генетической (genetic monogamy), а социальной (social monogamy) или поведенческой (behavioral monogamy).

Социозкологи полагают также, что для закрепления моногамной системы спаривания необходимо, чтобы: 1) самка извлекала определённую выгоду от спаривания с одним самцом, 2) привязанность самца к самке была хорошо выраженной и безусловной, и 3) репродуктивный успех самца не повышался в случае спаривания с другими самками (Wittenberger, 1979; Wittenberger, Tilson 1980). Из трёх перечисленных выше условий лишь пер-

вое заслуживает одобрения (и то лишь частичного), поскольку данные и полевых, и лабораторных исследований позволяют утверждать, что самки действительно получают определённую выгоду от устойчивых и прочных парных связей, особенно в плане кооперации: самец, как постоянный партнёр, помогает самке в обустройстве норы и гнезда, охране и запаховой маркировке территории, запасании корма, уходе за детёнышами (Громов, 2013а). Вместе с тем, имеются многочисленные свидетельства того, что у видов с семейно-групповой социальной организацией, в том числе и тех, которые считаются моногамными, самцы, равно как и самки, спариваются не только с постоянными половыми партнёрами, но и с другими особями своего вида, в результате чего у многих самок рождаются выводки, по крайней мере, от двух разных самцов – феномен так называемого множественного отцовства (Goossens et al., 1998; Sommer, Tichy, 1999; Sommer, 2000; Громов, 2000, 2008, 2013а; Solomon et al., 2004; Rathbun, Rathbun, 2006; Waterman, 2007; Hoi, Griggio, 2010). Поэтому генетическая моногамия в популяциях грызунов – скорее, редкое исключение, чем правило. Кроме того, репродуктивный успех самца зачастую снижается, если он спаривается с единственной самкой (Blumstein, Armitage, 1998; Громов, 2016).

Таким образом, приведённые выше теоретические построения, касающиеся эволюции моногамии, имеют мало общего с действительностью, если их экстраполировать на грызунов. Если всё же существует взаимосвязь между системой спаривания и эволюцией социальности у грызунов, то объединение особей в моногамные пары следует рассматривать как начальный этап формирования семейных групп. При этом важно понимать, что в пары объединяются, как правило, особи, не состоящие в близком родстве. Следовательно, филопатрия на этом этапе, за редкими исключениями, не имеет никакого отношения к процессу формирования семейных групп. Но впоследствии, если расселение молодняка задерживается, увеличение размеров семейных групп происходит именно благодаря филопатрии, причём в этом случае на родительском участке остаются молодые особи обоих полов, а не только самки, как предписывается многими теоретическими моделями, объясняющими роль филопатрии в эволюции группировок и коммунального размножения.

Одним из классических моногамов считается прерийная полёвка, *M. ochrogaster*, хотя у этого вида имеются популяции, где преобладают полигинические семейные группы (Roberts et al., 1998). У прерийной полёвки, как полагают, обнаруживаются все классические атрибуты моногамии (Kleiman, 1977): 1) полное перекрывание индивидуальных участков самца и самки, образующих пару, 2) охрана территории, занимаемой семейной парой, 3) длительная (в течение всей жизни) социальная связь между половыми партнёрами, 4) предпочтение постоянного партнёра для спариваний в лабораторных экспериментах, 5) задержка полового созревания у молодых особей, пока они находятся в составе семейной группы. Спаривания у прерийной полёвки очень продолжительны – от 30 до 40 часов (Young et al., 1998; Solomon, Keane, 2007), и это резко контрастирует с кратковременными спа-

риваниями, характерными для видов с полигинией или промискуитетом (например, у сирийского хомячка, *Mesocricetus auratus*, для которого типичен промискуитет, спаривания длятся не более 45 мин). Высказано предположение, что именно продолжительные спаривания способствуют формированию моногамных социальных связей (Carter, Getz, 1993; Solomon, Keane, 2007).

Нейрофизиологические исследования свидетельствуют о том, что два гормона – окситоцин и вазопрессин – играют важную роль в становлении моногамных социальных связей у прерийной полёвки: окситоцин стимулирует проявление аффилиативных форм поведения, в том числе груминга, у особей обоих полов и закрепляет реакцию предпочтения полового партнёра у самок, а вазопрессин стимулирует проявление территориального поведения, заботы о потомстве и предпочтение полового партнёра у самцов (Carter, Getz, 1993; Young et al., 1998; Young, 1999; Lim, Young, 2004; Ophir et al., 2012; Numan, 2015). Формирование устойчивых парных связей тесно связано с активацией рецепторов окситоцина в определённых структурах головного мозга, особенно в прилегающем ядре перегородки (*nucleus accumbens*) и миндалевидном ядре (Young, Wang, 2004; Aragona et al., 2006; Numan, 2015). Полагают, что предпочтение самцами одной из двух поведенческих стратегий – либо постоянная социальная связь с одним половым партнёром, либо непрочные связи с несколькими временными партнёрами – в значительной мере определяется плотностью рецепторов окситоцина в соответствующих структурах центральной нервной системы (Ophir et al., 2012). Установлено также, что плотность рецепторов окситоцина в прилегающем ядре перегородки у моногамных видов (*M. ochrogaster*, *M. pinetorum*) существенно выше, чем у немоногамных (*M. pennsylvanicus* и *M. montanus*, в частности). А это, помимо прочего, означает, что у репродуктивных стратегий грызунов также имеется вполне определённая нейрофизиологическая основа (Insel, Shapiro, 1992; Insel et al., 1994). Иными словами, существуют разные структурно-функциональные фенотипы ЦНС, обозначенные *эндофенотипами* (в частности, так называемый ‘моногамный’ мозг), обеспечивающие приверженность особей, прежде всего, самцов, той или иной поведенческой стратегии, связанной с выбором постоянных или временных половых партнёров (Phelps, Ophir, 2009; Phelps, 2010).

Активация специфических рецепторов вазопрессина (*avpr1a*) в определённых локусах латеральной перегородки (*lateral septum*) и базальных ганглиев (*ventral pallidum*) также способствует формированию прочных парных связей (Winslow, Insel, 1993; Liu et al., 2001; Lim, Young, 2004; Barrett et al., 2013; Numan, 2015). Обнаружены существенные различия в распределении рецепторов вазопрессина в определённых структурах головного мозга (*ventral pallidum*) у моногамных (*M. ochrogaster*, *M. pinetorum*) и немоногамных (*M. pennsylvanicus*, *M. montanus*) видов полёвок (Lim et al., 2004). Кроме того, у моногамных видов полёвок в регуляторной зоне гена, кодирующего белки рецепторов вазопрессина, обнаружены крупные микросателлитные локусы, отсутствующие у немоногамных видов полёвок (Young et al., 1999).

В экспериментах с самцами *M. pennsylvanicus*, у которых искусственным путём повышали плотность рецепторов вазопрессина (avpr1a) в пределах ventral pallidum, удавалось существенно повысить частоту их контактов с самками, в особенности таких, как скучивание, которое служит одним из показателей прочности парных связей (Lim et al., 2004). Эти эксперименты лишней раз подтверждают важную роль вазопрессина в формировании прочных парных связей, и, кроме того, свидетельствуют о том, что существенные изменения в поведении животных могут происходить не только благодаря мутациям, но и (по-видимому, чаще всего) в результате изменения экспрессии генов вследствие включения определённых регуляторных механизмов. Иными словами, внутривидовая и внутрипопуляционная изменчивость социального поведения и социальной структуры имеет, помимо прочего, и вполне определённую нейрофизиологическую основу.

Нейрофизиологические исследования дают вполне удовлетворительное объяснение существованию широкой внутрипопуляционной, внутривидовой и межвидовой изменчивости репродуктивных стратегий и социальных структур у грызунов, связывая эту изменчивость с существованием разных эндотипов, формирование которых, как будет показано в разделе 2.2.7, происходит не только (и не столько) под влиянием экологических факторов. Фенотип – характеристика индивидуальная, поэтому особи с уже упомянутым выше ‘моногамным’ мозгом могут присутствовать в одной популяции наряду с особями, чей эндотип можно условно обозначить как ‘полигамный’ либо ‘промискуитетный’. Благодаря этому в популяциях грызунов образуются группировки с разной социальной структурой (как, например, у монгольской песчанки, Громов, 2000, 2008). Если же особи с ‘моногамным’ эндотипом существенно преобладают в какой-либо отдельной популяции или, тем более, во многих популяциях, то такой вид имеет все основания называться моногамным, как, например, прерийная полёвка или калифорнийский хомячок. В этом случае подразумевается, в первую очередь, социальная (поведенческая) моногамия (Carter, Getz, 1993).

Вместе с тем – и это важно понимать – не существует какого-либо одного фактора, ответственного за проявление той или иной формы поведения либо преобладание той или иной репродуктивной стратегии. Нейрофизиологические механизмы регуляции, вне всякого сомнения, необходимы для реализации соответствующих поведенческих реакций, но для достижения конечного результата зачастую требуется выполнение дополнительных условий, обеспечение которых зависит от других факторов, в том числе физиологических (гормональных) и социальных, и действие этих факторов может быть как положительным, так и отрицательным.

Иными словами, нейрофизиологические исследования, выполненные на крайне ограниченном числе видов грызунов, пока ещё не дают полного ответа на все вопросы, имеющие отношение к эволюции моногамии, равно как и эволюции других систем спаривания. Очень показательными в этой связи являются результаты исследования, выполненного на восьми видах хомячков рода *Peromyscus*, среди которых только два вида (*P. californicus* и

P. polionotus) считаются моногамными, а у остальных ярко выражен промискуитет (Turner et al., 2010): у всех восьми видов обнаружена одинаково высокая плотность распределения рецепторов вазопрессина (*avpr1a*) в прилегающем ядре перегородки, что должно быть характерным, как предполагалось ранее, лишь для моногамных видов (Numan, 2015).

В другом исследовании, результаты которого также очень показательны, сравнивали структуру уже упомянутого выше гена, кодирующего белки рецепторов вазопрессина (*avpr1a*), у 21 вида полевок (Fink et al., 2006). Авторы этого исследования установили, что у моногамных видов (прерийная и сосновая полёвки), размер микросателлитных локусов в пределах регуляторной зоны гена, как и ожидалось, был значительно больше, чем у немоногамных горной и пенсильванской полёвок. Однако другие 17 видов полевок, для которых наиболее типичен промискуитет, как ни удивительно, практически не отличались от пары моногамных видов по размерам тех же микросателлитных локусов. Принимая во внимание полученные результаты, авторы исследования делают вполне логичный вывод: нет никаких оснований полагать, что моногамия может кодироваться каким-то одним геном (Fink et al., 2006).

И здесь уместно задаться вопросом: если моногамия у грызунов является не генетической, а социальной, то существует ли вообще генетическая наследственность систем спаривания и репродуктивных стратегий? Исследования последних лет заставляют склоняться к выводу, что социальная моногамия – это эпигенетический феномен (Shepard et al., 2009; Stolzenberg et al., 2012; Turner et al., 2015; Auger, 2016), и соответствующий термин следует применять для характеристики не видов, и даже не популяций, а лишь отдельных внутривидовых группировок.

В заключение хотелось бы отметить, что многие социологоэкологи, делающие упор на экологических факторах, благоприятствующих, по их мнению, эволюции моногамии, недооценивают либо вообще игнорируют влияние социальных и физиологических факторов. Вследствие этого эволюционные механизмы становления моногамных отношений, которые можно рассматривать и как механизмы, способствующие формированию семейных группировок, до сих пор остаются для них не вполне понятными.

2.2.5. Обобщенная экологическая модель эволюции социальности у грызунов

Широкомасштабные социологоэкологические исследования, проведённые в последние годы, привели к пониманию того, что формированию группировок в популяциях грызунов способствуют многие факторы, и не все они относятся к разряду экологических. Результатом осмысления этих исследований стала обобщённая модель эволюции социальности у грызунов, учитывающая влияние как экологических, так и социальных факторов, благоприятствующих образованию группировок за счёт задержки расселения молодняка (Lacey, Sherman, 2007). Предложенная этими авторами обобщённая

экологическая модель описывает интегрированный эффект трёх главных факторов: 1) пресса хищников, 2) пространственного распределения кормовых ресурсов, и 3) кооперации. В качестве примера на рис. 2.2.5.1 показано расположение пяти видов грызунов, считающихся, по мнению авторов модели, относительно хорошо изученными, в трёхмерном пространстве, образованном указанными факторами.

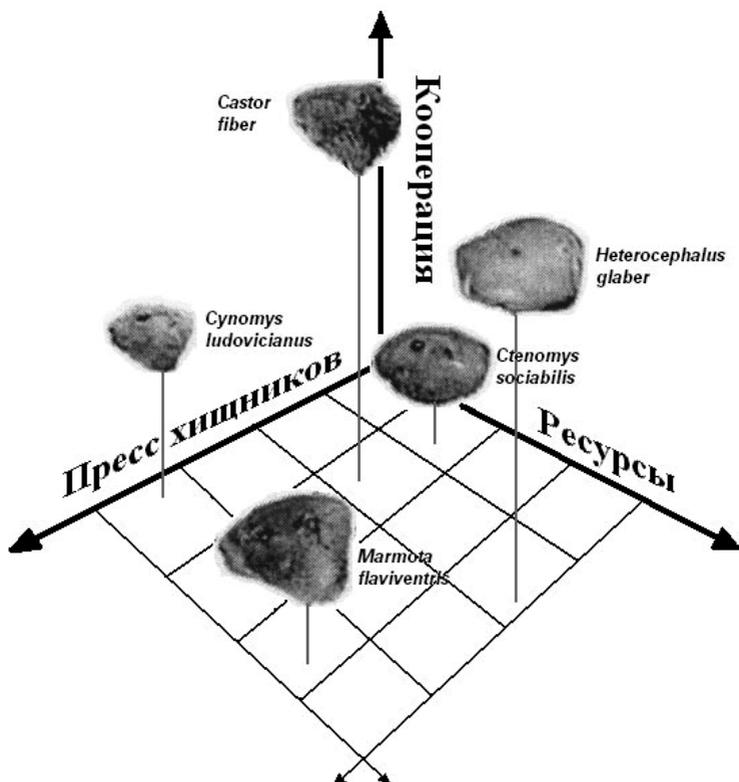


Рис. 2.2.5.1. Трёхмерная модель, отражающая интегрированный эффект трёх главных факторов, ответственных за формирование группировок в популяциях грызунов. Расположение пяти наиболее изученных видов грызунов в трёхмерном пространстве демонстрирует, как эту модель можно использовать на практике (по: Lacey, Sherman, 2007, с изменениями).

В обобщённой экологической модели социальности грызунов, как и во многих других социоэкологических концепциях, неравномерное распределение кормовых ресурсов в сочетании с аридными климатическими условиями признаётся основной причиной формирования сложных семейных

групп у голого землекопа (*H. glaber*). У туко-туко (*C. sociabilis*) эффект указанных экологических факторов выражен в меньшей степени, поэтому этот вид располагается ближе к пересечению осей координат.

Пресс хищников также рассматривается как один из важнейших факторов эволюции социальности у грызунов, хотя, как признают сами авторы концепции, оценить степень воздействия популяций хищников на популяции грызунов крайне сложно, особенно если речь идёт о видах, ведущих преимущественно подземный образ жизни (Lacey, Sherman, 2007). Тем не менее, считается, что влияние хищников на популяции крупных наземных беличьих (*C. ludovicianus*, *M. flaviventris*) выражено в большей степени, чем на популяции других видов грызунов, и основанием этому, по мнению авторов концепции, служит хорошо развитая у сурков и луговых собачек акустическая сигнализация. Специфические сигналы (шлепки хвостом) при появлении хищников издают и бобры (Wilsson, 1971), и такое поведение также рассматривается как результат влияния прессы хищников, способствующего, по мнению социозологов, формированию у бобров моногамных семейных групп (Kleiman, 1977; Lacey, Sherman, 2007). Однако конкретные количественные данные, которые позволили бы оценить степень влияния указанного фактора, авторами этой модели не приводятся.

Что касается кооперации, то этот фактор интегрирован в обобщённую экологическую модель эволюции социальности только на том основании, что он важен для понимания механизмов естественного отбора, благоприятствующего эволюции эусоциальности у голого землекопа, поскольку именно коллективные усилия членов семейных групп при рытье подземных коммуникаций обеспечивают максимальный успех особям этого вида при поиске и добывании корма. Судя по положению в системе координат, кооперация у речного бобра выражена в не меньшей степени, чем у голого землекопа, однако авторы модели никак этого не объясняют. У туко-туко, по мнению авторов предложенной модели, вклад кооперации в процесс формирования группировок минимален, поскольку этому виду, на их взгляд, не требуется коллективных усилий для рытья подземных коммуникаций.

В рассуждениях о кооперации авторы обобщённой экологической модели социальности, однако, упускают из виду одно немаловажное обстоятельство: кооперация необходима не только для рытья нор и подземных коммуникаций, как, например, у голого землекопа, или для возведения плотин и защитных сооружений ('хаток'), как, например, у бобра, но и для других целей, в частности, для защиты и маркировки участков обитания, запасаания кормов и воспитания потомства. Эти формы кооперации в предложенной модели не учитываются и никак не оцениваются. Более того, кооперация вообще не рассматривается как самостоятельный фактор, способствующий эволюции социальности. Она включена в рассматриваемую теоретическую модель лишь как дополнительный показатель, ориентируясь на который можно, как утверждают её авторы, более ярко высветить различия между видами с хорошо развитой кооперацией (например, *H. glaber*) и видами, у которых кооперация практически не выражена (например, *C. sociabilis*).

Однако в отношении туко-туко такой вывод явно ошибочен, поскольку у этого вида существуют определённые формы кооперации, связанные, по крайней мере, с обустройством убежищ (нор) и воспитанием потомства (Lacey et al., 1997; Lacey, Ebensperger, 2007).

Предложенная концепция вызывает множество вопросов, поскольку ни пресс хищников, ни распределение кормовых ресурсов не оказывают на популяции грызунов такого же воздействия, как на популяции птиц, приматов и копытных. К тому же оценки влияния рассматриваемых в этой модели факторов в значительной степени субъективны и не подкреплены точными количественными расчётами. Создаётся впечатление, что авторы модели, как и многие другие родентологи, изучающие феномен социальности, находятся в плену воззрений своих именитых предшественников и не способны критически осмыслить накопившиеся факты, не укладывающиеся в рамки традиционной социозэкологической концепции.

И всё же один из выводов, сделанных авторами обобщённой экологической модели эволюции социальности, бесспорно, заслуживает внимания: социальность у грызунов возникла как результат комбинированного действия многих факторов (Lacey, Sherman, 2007). Есть и другой положительный момент: в отличие от множества других, в этой модели особое внимание уделено кооперации, которую, на мой взгляд, следует относить не к вспомогательным, а к ведущим факторам эволюции социальности у грызунов.

2.2.6. Кооперация как один из ведущих факторов эволюции социальности у грызунов

В теоретических построениях, объясняющих эволюцию социальности, формирование группировок и кооперация обычно рассматриваются по отдельности. В подавляющем большинстве социозэкологических гипотез моделируются процессы, способствующие увеличению числа особей в группировках (group-size evolution, Higashi, Yamamuro, 1993; Giraldeau, Caraco, 1993, 2000). Однако, как совершенно справедливо отмечено (Burda, 1990), размер группы у грызунов определяется, в первую очередь, особенностями их репродуктивной биологии и, следовательно, этот показатель не может служить мерилем социальности.

Что касается кооперации, то она играет особую роль в сообществах грызунов. И прежде, чем перейти к детальному анализу этой роли, необходимо определиться в терминологии. Многие исследователи, изучающие социальное поведение животных, под кооперацией понимают любые взаимодействия между особями, которые потенциально выгодны для них и положительно отражаются на их совокупной приспособленности (inclusive fitness benefits, Oli, Armitage, 2003; Armitage, 2007; Sherratt, Wilkinson, 2010; Breed, Moore, 2012; Leigh, 2013). Этим определением предусматриваются конкретные следствия кооперации, но не раскрывается специфика взаимодействий. Отталкиваясь от него, социозэкологи называют кооперацией любые взаимодействия, обеспечивающие быстрый положительный эффект для группы

особей, в том числе акустическую сигнализацию в ответ на приближение хищника, так называемый ‘эффект группы’, снижающий вероятность атаки хищника на конкретную особь и позволяющий сокращать потери времени на сканирование (осматривание) окружающего пространства во время кормёжки, чтобы избежать потенциальной опасности, и некоторые другие взаимодействия подобного рода. Однако, как было показано выше (с. 230-235), ни акустическая сигнализация, ни ‘эффект группы’ фактически никак не способствуют эволюции социальности у грызунов, т.е. переходу от одиночного к семейно-групповому образу жизни. Такие взаимодействия с потенциально быстрым положительным эффектом правильнее было бы называть квазикооперацией, в отличие от настоящей кооперации, подразумевающей совместную активность или деятельность группы особей для выполнения определённой задачи, необходимой для группы в целом. К такой кооперации можно отнести рытьё и расчистку нор и подземных коммуникаций, сооружение определённых объектов (например, хаток и плотин у бобров), охрану и запаховую маркировку территории, запасание корма, обустройство гнезда, ухаживание за потомством. Эти формы активности и деятельности отличаются от квазикооперации своей продолжительностью и значительно большей сложностью, чем элементарные акты, такие как подача звукового сигнала или периодическое сканирование окружающего пространства. Кроме того, хотя и не обязательно, они требуют определённой координации взаимодействий, или, по крайней мере, сопоставления и оценки результатов коллективной деятельности (в особенности, это касается роющей активности, гнездостроения, запасания корма и заботы о потомстве).

Замечательный пример такой координации действий демонстрируют самки некоторых видов грызунов с семейно-групповым образом жизни. Так, в наблюдениях за семейными группами обыкновенной полёвки и полёвки Брандта (Gromov, 2005; Громов, 2013б) было установлено, что в парах с наименее заботливыми самцами самки принудительно заставляли их находиться в гнезде с детёнышами. Во многих случаях, когда самец покидал гнездо, самка следовала за ним и, схватив за бок или заднюю часть туловища, затаскивала обратно, либо другим способом заставляла самца вернуться в гнездо к детёнышам. Самки особенно заботились о том, чтобы самец находился в гнезде, когда сами были вынуждены покинуть его, чтобы покормиться. Аналогичный феномен описан и у прерийной полёвки (Aherн et al., 2011). В других случаях у тех же самых видов и у других представителей подсемейства *Microtinae*, живущих семейными группами, поведение особей-родителей было ещё более слаженным: один из них почти всегда находился в гнезде с детёнышами, если другой отсутствовал, пока кормился, а затем они менялись местами. В результате детёныши оставались в гнезде без опеки родителей в среднем не более 3-4 минут за час, и поэтому почти всегда находились в комфортных температурных условиях (Громов, 2013а).

Подобные формы кооперации вполне логично называть сложными, и именно они, на мой взгляд, играют ведущую роль в эволюции социальности у грызунов. Поэтому все дальнейшие рассуждения и гипотетические по-

строения в этой книге, связанные с кооперацией, будут адресованы только её сложным формам.

Сложные формы кооперации, как можно легко понять, наиболее распространены в сообществах грызунов с семейно-групповой социальной организацией. Члены семейных групп сообща занимаются рытьём нор и подземных коммуникаций, фуражированием и запасанием корма на зимний период, охраной и запаховой маркировкой участков обитания, а также – и это особенно важно – уходом за детёнышами. Во всех этих видах деятельности активное участие принимают и взрослые, и молодые члены семейных групп.

Коллективная охрана территории описана, в частности, у луговой собачки Гуннисона (Rayor, 1988; Verdolin, 2007), монгольской песчанки (Громов, 1990, 2000, 2008), полёвки Брандта (Громов, 2002) и многих других видов. То же касается запаховой маркировки территории (Громов, 2000; Gromov, 2015) и запасания корма (Дубровский, 1978; Wolff, Lidicker, 1980; Ågren et al., 1989; Соколов и др., 1990; Zöphel, 1999; Громов, 2008). У многих видов грызунов существует так называемое коммунальное размножение, при котором несколько самок кооперируется в выкармливании детёнышей и уходе за ними (Sayler, Salmon 1971; Rood, 1972; Macdonald, 1981b; Solomon, French, 1997; Spinks et al., 1999; Burda et al., 2000; Hayes, 2000; Громов, 2001b; Molteno, Bennett, 2002). Действия самцов, помогающих самкам ухаживать за потомством, вне всякого сомнения – столь же яркий пример кооперации (Громов, 2013a). У многих видов подрастающий молодняк также принимает участие в воспитании детёнышей (Jarvis, 1981; Hodgdon, Lancia, 1983; Patenaude, 1983; Burda, 1990; Solomon, 1991; Allainé, 2000; Ebensperger et al., 2002; Smorkatcheva, 2003; Lacey, Ebensperger, 2007; Nunes, 2007; Solomon, Keane, 2007; Громов, 2013a).

По мнению теоретиков (Lehmann, Keller, 2006), кооперация как коллективное участие особей в определённых видах деятельности могла возникнуть в ходе эволюционных преобразований социальных структур при соблюдении хотя бы одного из следующих условий: 1) особь, участвующая в кооперативной деятельности, должна извлекать прямую выгоду из этого процесса, 2) в кооперативную деятельность чаще должны вовлекаться родственные особи, и 3) должна существовать взаимосвязь между генотипом особей, склонных к кооперации, и их фенотипом. Данные полевых и экспериментальных исследований свидетельствуют, что первые два условия соблюдаются у многих видов грызунов: примеры, когда особи, находящиеся в родстве, получают непосредственную выгоду от совместной охраны участка обитания, обустройства норы или гнезда, считаются классическими (Lehmann, Keller, 2006). Однако кооперация не менее важна и для семейных пар, дающих начало сложным семейным группам, но в семейные пары объединяются, как правило, неродственные особи. Что касается последнего, третьего, условия, то оно явно не соблюдается у грызунов. Следовательно, предложенное теоретическое обоснование эволюции кооперации требует существенной корректировки.

Разработана и соответствующая математическая модель эволюции кооперации, удовлетворяющая трём указанным выше условиям (Lehmann, Keller, 2006). Однако эта модель, в которую, как и в другие математические модели, для упрощения расчётов введены определённые ограничения, имеет один существенный недостаток: размер группы в ней является постоянной величиной. Но размеры группы и степень вовлечения особей в кооперативную деятельность могут быть взаимосвязаны. Кроме того, влияние естественного отбора на развитие кооперации также может зависеть от числа особей в группе. С учётом этих обстоятельств была разработана ещё одна математическая модель (van Veelen et al., 2010), в основу которой положено допущение, что несколько неродственных особей могут объединиться в группу для выполнения определённой задачи, с которой они справляются сообща гораздо успешнее, нежели в одиночку. В соответствии с этой моделью, у каждого вида должен существовать оптимальный размер группы: если группа слишком велика, необходимость в кооперации отпадает, поскольку плата за неё будет превышать получаемую выгоду.

Возможно, указанная математическая модель (van Veelen et al., 2010) вполне применима к некоторым видам хищных, таким, например, как африканский лев или гепард, у которых сформировалась особая поведенческая стратегия, связанная с объединением неродственных особей в группы при охоте на крупных копытных. Но эта модель абсолютно несостоятельна в отношении грызунов, у которых объединение неродственных особей, кооперирующихся для выполнения определённой задачи, практически невозможно. Вернее, такая возможность появляется в единственном случае – при формировании зимовочных агрегаций у некоторых видов грызунов, в которых особи могут сообща обустривать гнездо, расчищать подземные коммуникации, совместно бороться с низкими температурами в зимний период, скучившись в гнезде (коммунальная терморегуляция). Однако образование зимовочных агрегаций – явление временное, они распадаются с началом весеннего размножения, и поэтому не могут рассматриваться в качестве основы социальной структуры вида.

О существовании оптимального размера группы у грызунов вообще говорить не приходится: кооперация – неотъемлемая характеристика социальной организации любого вида грызунов с семейно-групповым образом жизни, независимо от числа особей, входящих в состав семейных групп.

Что касается количественных оценок эффективности кооперации в обществах грызунов, то они зачастую условны и во многом субъективны (см. раздел 2.2.5 и рис. 2.2.5.1). Можно сослаться лишь на единичные исследования, в которых предпринимались попытки точно оценить эффективность кооперации путем сравнения различий в поведении особей–одиночек и группировок при выполнении определённой задачи.

В одном из таких исследований наблюдали за группами дегу, *O. degus*, в экспериментальных условиях и оценивали различия, связанные с роющей деятельностью у особей–одиночек и небольших групп, в состав которых входили по две-три особи (Ebensperger, Bozinovic, 2000). Исследование по-

казало, что выгоды от кооперации при рытье нор могут заключаться в следующем: 1) вырабатывается слаженная координация действий, благодаря которой группа особей способна вырыть новую нору за более короткий срок, 2) группа особей может создать более сложную систему подземных коммуникаций со многими выходами на поверхность. В результате шансы на выживание у членов группы повышаются благодаря сокращению затрат энергии на роющую деятельность (в расчёте на одну особь), а также в связи с тем, что сложные норы представляют собой более надёжные убежища (Ebensperger, Bozinovic, 2000).

Уровень кооперации можно оценивать и в других сферах социальной активности, например, в охране территории, запаховой маркировке участков обитания и запасании корма, регистрируя и сопоставляя число соответствующих актов в единицу времени у особей–одиночек и членов семейных групп. То же касается и родительского поведения, которое можно количественно оценивать в лабораторных условиях. В качестве показателей родительской заботы обычно используются такие формы поведения, как доставка гнездового материала и корма в гнездовую камеру, манипуляции с гнездовым материалом, затаскивание детёнышей в гнездо (pup retrieval), скупивание с детёнышами (brooding, huddling over) для их согревания, и вылизывание (grooming) детёнышей (Громов, 2013а). Перечисленным формам поведения, равно как и уровню кооперации, можно давать оценку по частоте и продолжительности соответствующих поведенческих актов.

Для примера ниже приведены результаты сравнительного анализа, позволяющего судить и об уровне кооперации при ухаживании за детёнышами у нескольких видов грызунов (*Cricetulus migratorius*, *C. rutilus*, *M. arvalis*, *M. socialis*, *Lagurus lagurus*, *L. brandti* и *M. unguiculatus*) с разными типами пространственно-этологической структуры (I-IV), которые можно рассматривать и как соответствующие категории социальности. Анализ показал, что родительский вклад, равно как и уровень кооперации, растёт при переходе от типа I к типу IV (Громов, 2011b; Громов, 2013а). Для иллюстрации этой тенденции на рис. 2.2.6.1 и 2.2.6.2 приведены соответствующие оценки родительской заботы у самцов и самок четырёх видов грызунов: *C. migratorius* (тип I), *C. rutilus* (тип II), *M. arvalis* (тип III) и *L. brandti* (тип IV).

Один из учитываемых показателей – время нахождения самца и самки в гнезде – отражает заботу о детёнышах, обеспечивающую их теплом, необходимым для нормального физического развития. Второй показатель – время, затрачиваемое взрослыми особями на вылизывание потомства – отражает вклад особей–родителей в тактильную стимуляцию детёнышей, не менее важную для их физического и психофизиологического развития (Громов, 2011а, 2011b; Громов, 2013а).

У видов, относящихся к категории условно одиночных (таких, как *C. migratorius*), самцы не контактируют с беременными и кормящими самками и не принимают никакого участия в воспитании потомства. Соответственно, уровень кооперации взрослых особей при ухаживании за детёнышами у этой категории видов – нулевой.

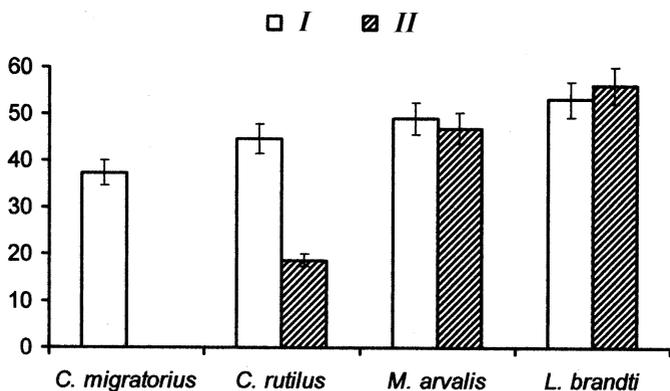


Рис. 2.2.6.1. Общее время нахождения самки (I) и самца (II) в гнезде с детёнышами ($M \pm m$, за 1 час наблюдений) у четырёх видов грызунов с разными типами пространственно-этологической структуры (см. пояснения в тексте). Вертикальная шкала – время, мин.

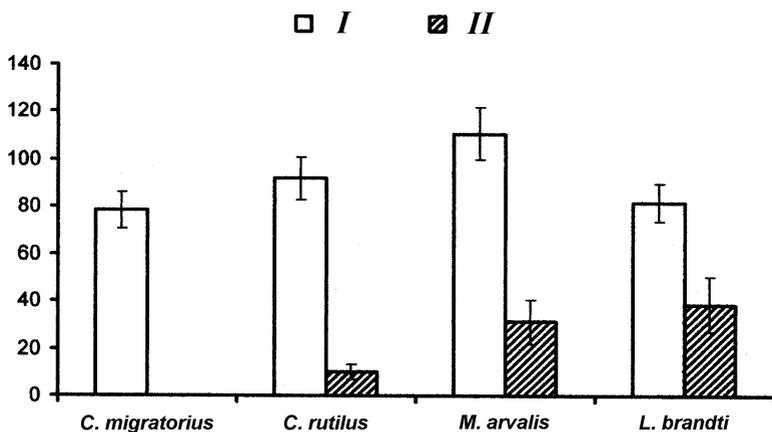


Рис. 2.2.6.2. Продолжительность вылизывания детёнышей самкой (I) и самцом (II) ($M \pm m$, за 1 час наблюдений) у четырёх видов грызунов с разными типами пространственно-этологической структуры (см. пояснения в тексте). Вертикальная шкала – время, с.

У видов, для которых типичны агрегации (например, *C. rutilus*), некоторые самцы проявляют определённую заботу о детёнышах в условиях неволи. Существует вероятность, что и в природе такие самцы способны ухаживать за потомством. Уровень кооперации у этой категории видов также либо нулевой, либо самый минимальный.

И лишь у видов с семейно-групповой социальной организацией (таких, как *M. arvalis* и *L. brandti*) самцы проявляют активную заботу о потомстве, кооперируясь с самками в обогревании и вылизывании детёнышей. По такому показателю, как время нахождения в гнезде с детёнышами, многие самцы не уступают самкам и даже превосходят последних. В результате совокупный родительский вклад в выращивание потомства у социальных видов оказывается неизмеримо более высоким, чем у видов, относящихся к категории условно одиночных (Громов, 2011b; Громов, 2013a).

Сравнительный анализ родительского поведения грызунов свидетельствует о том, что при переходе от условно одиночного образа жизни к семейно-групповому не только увеличивается вклад взрослых особей в воспитание потомства, но и растёт уровень кооперации, причём в самых разных проявлениях. Действительно, самцы и самки, объединившиеся в семейные пары, занимают общий участок обитания, который совместно подготавливают для появления будущего потомства. Они сообща обустроивают гнездовую нору или строят иное подходящее убежище, где могут укрыться от непогоды и хищников, либо, если таковое уже имеется, расчищают подземные ходы и прокладывают новые подземные коммуникации. У многих видов самцы помогают самкам, доставляя в норы гнездовой материал. Партнёры кооперируются, охраняя территорию от других представителей своего вида. Этому, несомненно, помогает и совместная запаховая маркировка участков обитания (Громов, 2000, 2008; Громов, 2015).

Отличительной особенностью биологии многих видов грызунов Палеарктики является запасание корма на зимний период. Это свойственно как видам с условно одиночным образом жизни (Monson, Kessler, 1940; Ралль, 1940b, 1941; Monson, 1943; Reichman, 1983), так и видам с семейно-групповой социальной организацией (Наумов, 1940; Леонтьев, 1954; Дубровский и др., 1967; Дубровский, 1978; Громов, 2000, 2003b, 2008). У последних запасанием корма, равно как и охраной кормовых запасов, занимаются все члены семейных групп – и взрослые, и молодые, что указывает на высокий уровень развития кооперации. Можно предположить, что, благодаря коллективным усилиям, направленным на сбор корма и охрану территории, где хранятся его запасы, семейные группы переживают неблагоприятный зимний период гораздо успешнее, чем особи–одиночки. На этом основании индивидуальную приспособленность особей, объединившихся в семейные группы, можно считать более высокой.

В заключение остается констатировать, что кооперация, распространяющаяся на многие сферы деятельности, играет важную роль в сообществах грызунов, отличающихся сложной социальной организацией. Её уровень достигает максимальной величины у видов с семейно-групповым образом жизни, в особенности у эусоциальных видов. Без кооперации вообще невозможно представить ни формирование, ни успешное существование семейных групп. Поэтому вполне логично рассматривать кооперацию в качестве одного из важнейших факторов эволюции социальности у грызунов. К тому же именно кооперация, как будет показано в следующем разделе,

способствует укреплению парных связей на самом первом этапе формирования семейных групп.

2.2.7. Эколого-физиологическая концепция эволюции социальности у грызунов

Результаты проведённых в последние десятилетия эколого-поведенческих исследований не оставляют сомнений в том, что эволюция социальности у грызунов шла по пути трансформации социальной структуры с переходом от условно одиночного образа жизни к семейно-групповому. У многих видов грызунов эта трансформация привела к снижению репродуктивного потенциала, и в составе семейных групп, за редким исключением, не бывает большого числа особей. Поэтому широко распространённый в социоэкологической литературе термин *group-size evolution* не годится в качестве синонима эволюции социальности среди грызунов, суть которой в большей степени отражает другой синоним – *evolution of social complexity*.

Материалы, изложенные в предыдущих разделах, свидетельствуют о том, что экологические факторы, связанные с влиянием хищников или распределением кормовых ресурсов, играют далеко не первостепенную роль в процессах формирования группировок у грызунов. Пресс хищников оказывает на популяции грызунов неоднозначное воздействие и во многих случаях даже препятствует образованию крупных группировок. Поведенческие адаптации, такие, как акустическая сигнализация в ответ на появление хищника, выработались в процессе эволюции и у видов с семейно-групповой организацией (социальных), и у видов, относящихся к категории условно одиночных (несоциальных), у которых особи даже в пределах агрегаций (колоний) живут совершенно обособленно. Поэтому маловероятно, что акустическая сигнализация сама по себе может способствовать эволюции социальности у грызунов. Другие подобные адаптации, в частности, эффект группы, также являются, скорее, следствием, чем причиной формирования группировок со сложной социальной организацией.

Неравномерность распределения кормовых и других важнейших ресурсов может способствовать образованию агрегаций в популяциях некоторых видов грызунов (в особенности, синантропных), но опять-таки не семейных групп, формирование которых на первом этапе осуществляется путём объединения в семейные пары особей, как правило, не состоящих в родстве. Этому процессу никак не способствует филпатрия, хотя в ряде социоэкологических гипотез именно ей приписывается ведущая роль в эволюции социальности среди грызунов.

Сложные семейные группы у эусоциальных видов, как полагают некоторые социоэкологи, образуются под селективным прессом двух внешних факторов – засушливого климата и неравномерного распределения кормовых ресурсов. Однако в аналогичных условиях существуют многие другие виды, остающиеся, тем не менее, слабо социальными. В связи с этим предложены альтернативные гипотезы эволюции эусоциальности, опирающиеся

на специфику репродуктивной биологии грызунов и дающие вполне приемлемые объяснения формированию сложных семейных групп с хорошо развитой кооперацией.

Равномерное распределение кормовых ресурсов, препятствующее их монополизации, должно, по мнению большинства социозологов, способствовать объединению разнополых особей в семейные пары и стимулировать родительскую заботу у самцов. Однако данные полевых исследований в популяциях многих видов, характеризующихся семейно-групповым образом жизни, свидетельствуют об отсутствии равномерного распределения кормовых ресурсов в местах их обитания. Точно также и мозаичность в распределении кормовых ресурсов далеко не всегда способствует образованию гаремных группировок, как это предписывается социозологической концепцией. К тому же ни одна из существующих гипотез, приписывающих ведущую роль внешним факторам, способствующим формированию группировок у грызунов, не предлагает каких-либо конкретных механизмов укрепления парных связей и стимуляции родительского поведения у самцов.

Иными словами, социальная структура элементарных внутривидовых группировок грызунов слабо связана с пространственным распределением кормовых ресурсов, и если у некоторых видов всё же обнаруживается существование подобной связи, она не свидетельствует о кардинальном изменении социальной организации. К тому же некоторые социозологические гипотезы, объясняющие формирование тех или иных группировок в зависимости от характера пространственного распределения кормовых ресурсов, противоречат друг другу. Согласно одной из гипотез (Slobodchikoff, 1984; Ostfeld, 1990), образованию моногамных пар должно способствовать равномерное распределение обильных кормов. Однако существует и другая точка зрения: моногамные пары образуются в условиях крайне неравномерного распределения жизненно важных ресурсов (Wilson, 1975). Среди социозологов доминирует также представление, что при неравномерном распределении кормовых ресурсов самки должны группироваться с целью коллективной охраны участков обитания, богатых кормами (Slobodchikoff, 1984; Ostfeld, 1990). Но, по мнению, других исследователей (Fitzgerald, Lechleitner, 1974; Rayor, 1988; Schwagmeyer, 1990; Hoogland, 1999; Verdolin, 2007), в этих условиях охраной территории и, соответственно, ресурсов должны заниматься самцы. Эти противоречия показывают, что среди социозологов нет ни ясности понимания, ни единства мнений в отношении влияния такого фактора, как пространственное распределение кормовых ресурсов, на процессы формирования группировок у грызунов.

Определённые трудности возникают и при оценке индивидуальной приспособленности (fitness), когда сравниваются виды, располагающиеся на разных полюсах континуума социальности, особенно в контексте традиционного социозологического подхода: прямая индивидуальная приспособленность (direct fitness) у видов с семейно-групповой организацией (социальных) зачастую оказывается более низкой, чем у видов, относящихся к категории условно одиночных (несоциальных). Иными словами, феномен

социальности у грызунов с трудом вписывается (если вписывается вообще) в рамки традиционной социоэкологической концепции (group-size evolution), которая не даёт удовлетворительного ответа на вопрос, что же лежит в основе укрепления парных связей как первопричины образования семейных групп.

Анализ социоэкологических исследований позволяет также сделать вывод, что эволюция социальности в разных систематических группах грызунов шла независимо и под влиянием разных факторов, многие из которых слабо связаны, либо не связаны вообще, с условиями обитания.

Так, у грызунов, относящихся к трибам Sciuromorpha и Hystricomorpha (роды *Marmota*, *Cynomys*, *Castor*, *Myocastor*, *Hystrix*, *Lagidium*, *Lagostomus*), переход к семейно-групповому образу жизни определяется, прежде всего, особенностями их репродуктивной биологии и низкими темпами постнатального развития, вследствие чего расселение молодых особей, не готовых к самостоятельному существованию, откладывается, по меньшей мере, на один–два сезона, а то и на несколько лет (Barash, 1974; Дежкин и др., 1986; Burda, 1989, 1990; Arnold, 1990a, 1990b; Blumstein, Armitage, 1997, 1998; Ebensperger, 1998; Armitage, 1999, 2007). Определённую роль в эволюции социальности среди наземных беличьих (роды *Cynomys* и *Marmota*) играет суровость климатических условий. Однако и у этих видов, и у ряда других (роды *Castor*, *Myocastor*, *Hystrix*, *Lagidium*, *Lagostomus*), наряду с физиологическими и экологическими факторами, важную роль в эволюции социальности играют факторы социальные – помощничество (alloparenting, Burda, 1990) и “социальная спячка” (Armitage, 2007). И то, и другое – ничто иное, как определённые формы кооперации. Не принимая в расчёт этого обстоятельства, невозможно дать удовлетворительного объяснения, почему у близкородственных видов, характеризующихся сходными особенностями биологии развития, формируются разные социальные структуры.

Эволюцию социальности, в том числе и эусоциальности, среди некоторых представителей трибы Hystricomorpha (роды *Octodon*, *Ctenomys*, *Cryptomys*, *Fukomys*, *Heterocephalus*) пытаются объяснить влиянием исключительно экологических факторов (климатических условий, пресса хищников, пространственного распределения кормовых ресурсов). Однако наиболее известные в этом плане гипотезы (Jarvis, 1978, 1985; Bennett, Jarvis, 1988; Jarvis et al., 1994), не учитывающие влияния физиологических (онтогенез) и социальных факторов (кооперация), вызывают вполне обоснованную критику (Burda, 1990).

Ещё больше вопросов возникает в отношении эволюции социальности у мышевидных грызунов (Муomorpha). Большинство гипотетических построений, касающихся этой систематической группы, также основано на постулатах традиционной социоэкологической концепции, ставящей во главу угла влияние внешних факторов (пресс хищников и распределение кормовых ресурсов), но не дающей внятного объяснения, как эти факторы способствуют укреплению парных связей, стимулированию заботы о потомстве у самцов, отсрочке расселения молодняка и развитию кооперации, без чего

невозможно представить образования семейных групп со сложной социальной организацией.

Если составить примерный, не претендующий на полноту (в силу недостатка полевых данных) список родов и видов, относящихся к категории социальных, т.е. ведущих семейно-групповой образ жизни, среди мышевидных грызунов, то он будет следующим: род *Ellobius* (*E. talpinus*), род *Lagurus* (*L. lagurus*, *L. luteus*), род *Lasiopodomys* (*L. brandti*, *L. mandarinus*), род *Meriones* (*M. libycus*, *M. unguiculatus*, *M. vinogradoni*), род *Microtus* (*M. arvalis*, *M. californicus*, *M. gregalis*, *M. guenthery*, *M. ochrogaster*, *M. pinetorum*, *M. rossiaemeridionalis*, *M. socialis*, *M. xanthognathus*), род *Mus* (*M. minutoides*, *M. spicilegus*, *M. spretus*), род *Ondatra* (*O. zibethicus*), род *Peromyscus* (*P. californicus*, *P. eremicus*, *P. polionotus*), род *Rhombomys* (*R. opimus*).

Примечательно, что все перечисленные виды относятся к грызунам Голарктики, приспособившимся к условиям существования с ежегодной сменой климатических условий, когда за благоприятным весенне–летним сезоном, к которому приурочено размножение, следует суровый осенне–зимний сезон, характеризующийся бескормицей и низкими температурами окружающей среды. В этих условиях у грызунов вырабатываются различные стратегии поведения, помогающие пережить неблагоприятный зимний период. Для многих из них характерно запасание корма на период бескормицы. Другие в этот период переходят на питание богатыми питательными веществами подземными частями растений (корневищами, клубнями, луковичками), которые они также аккумулируют в своих подземных убежищах. У третьих формируются зимовочные группировки, объединяющие и родственных, и неродственных особей, которые занимают одну общую гнездовую нору и компенсируют теплопотери, сгустившись в одном гнезде (коллективная терморегуляция).

Можно полагать, что особи, которые кооперируются в фуражировании и запасании корма перед наступлением сурового зимнего сезона и, к тому же, коллективно охраняют территорию, на которой находятся запасы корма, оказываются в более выгодном положении и, соответственно, успешнее переживают неблагоприятный период в сравнении с особями–одиночками. Иными словами, индивидуальная приспособленность особей, живущих группами, в этих условиях оказывается более высокой, чем у особей–одиночек. Следуя этой логике, можно предположить, что в условиях умеренного климата, характеризующегося ярко выраженной сезонностью, естественный отбор будет благоприятствовать формированию группировок в популяциях грызунов. И эти группировки не могут быть агрегациями, они могут быть только семейными группами, поскольку кооперация требует, чтобы взаимоотношения между особями, вовлечёнными в коллективную деятельность для выполнения общей задачи, были, по меньшей мере, толерантными и уж никак не агрессивными, как это типично для агрегаций.

Следует отметить, что высоко социальные виды грызунов, обитающие на южноамериканском и африканском континентах и, к тому же, в других климатических зонах (в частности, *Octodon degus*, *Ctenomys sociabilis*, *Cryp-*

tomys hottentotus, *C. damarensis*, *Heterocephalus glaber*, *Fukomys anelli*, *F. mechowi*), также приспособились к существованию в условиях сезонности. Только в отличие от Голарктики, для климата тропического пояса характерно чередование сухого и влажного сезонов. Но условия сухого сезона для многих грызунов Африки и Южной Америки являются не менее суровыми, чем условия зимнего сезона для грызунов Голарктики. И именно суровость климатических условий признаётся многими авторами одним из факторов, способствующих формированию сложных группировок у ряда видов трибы *Huysricomorpha* (Jarvis, 1978, 1985; Bennett, Jarvis, 1988; Jarvis et al., 1994; Ebersperger, 1998, 2001; Ebersperger, Bozinovic, 2000; Ebersperger, Cofré, 2001).

Напрашивается вывод: экологические условия, способствующие трансформации социальной структуры с переходом от простого (примитивного) варианта (условно одиночного) к сложному (семейно-групповому), связаны с сезонными изменениями климата, при которых климатический период, благоприятствующий размножению, сменяется неблагоприятным (суровым) сезоном. Успешное выживание особей в течение сурового климатического периода требует дополнительных энергетических затрат, которые у членов семейных групп компенсируются кооперацией (см. выше).

Однако хорошо известно, что виды с семейно-групповой социальной организацией составляют лишь малую долю от общего числа грызунов Голарктики, равно как и грызунов, населяющих другие континенты. Следовательно, суровость климатических условий – фактор необходимый, но недостаточный для осуществления эволюционного перехода от одиночного образа жизни к семейно-групповому, который требует существенных изменений в поведении особей и, прежде всего, укрепления парных связей, стимуляции родительского поведения у самцов и развития кооперации, если только речь не идёт о крупных представителях наземных беличьих (роды *Marmota* и *Synomys*), у которых парные связи относительно слабые, а самцы не проявляют прямой заботы о потомстве.

Указанные изменения в поведении экологическими факторами не контролируются, однако существуют другие внешние факторы, а также проксимальные механизмы социализации, обеспечивающие укрепление парных связей, стимуляцию родительского поведения у самцов и развитие кооперации.

Проксимальные механизмы социализации и стимуляции родительского поведения у самцов

Под социализацией обычно подразумеваются процессы становления взаимоотношений с особями своего вида. О социализации можно говорить и в том случае, когда речь идёт о формировании прочных парных связей, или отношений, обозначаемых как социальная моногамия (Reichard, 2003).

О степени прочности парных связей можно судить, в первую очередь, по характеру взаимодействий между разнополыми партнёрами. В качестве примера в таблице 2.2.7.1 приведены соответствующие данные для сравне-

ния четырёх видов песчанок рода *Meriones* с разными типами пространственно-этологической структуры (I-IV), которые одновременно можно рассматривать и как грады социальности.

Таблица 2.2.7.1. Количество элементарных социальных актов (*N*) и их доля (%) в парных взаимодействиях самцов и самок четырёх видов песчанок рода *Meriones* (по наблюдениям в природе и вольерах).

Виды и типы пространственно-этологической структуры	Взаимодействия					
	Агрессивные		Ритуализованные		Миролюбивые	
	<i>N</i>	%	<i>N</i>	%	<i>N</i>	%
<i>M. tamariscinus</i> , тип I	326	58.8	100	18.1	128	23.1
<i>M. meridianus</i> , тип II	565	33.2	254	14.9	884	51.9
<i>M. libycus</i> , тип III	25	4.8	68	13.0	430	82.2
<i>M. unguiculatus</i> , тип IV	1	0.2	104	21.1	389	78.7

У тамарисковой песчанки, *M. tamariscinus*, относящейся к условно одиночным видам (тип I), а также у полуденной песчанки *M. meridianus*, в популяциях которой существуют агрегации взрослых особей с перекрывающимися участками обитания (тип II), доля агрессивных взаимодействий между разнополами партнёрами наиболее высока. Напротив, у видов с семейными группами, а именно у *M. libycus* (тип III) и *M. unguiculatus* (тип IV), агрессивные взаимодействия между половыми партнёрами редки, а миролюбивые контакты преобладают над всеми другими (Gromov, 2014b).

Снижение частоты агрессивных взаимодействий в рассматриваемом ряду видов отражает смену репродуктивных стратегий (от промискуитета к полигинии и моногамии), а также тенденцию укрепления парных связей при переходе от типа I к типу IV, что хорошо согласуется с представлениями Лоренца о формировании союза (bond) у позвоночных животных (Lorenz, 1966). Приведённые в таблице 2.2.7.1 данные служат наглядной иллюстрацией тому, что переход от одиночного к семейно-групповому образу жизни у грызунов сопровождается снижением частоты агрессивных актов во взаимодействиях между членами группы и, в особенности, между половыми партнёрами.

Параллельно укреплению парных связей возрастает и уровень заботы о потомстве, в особенности у самцов (Gromov, 2011a, 2001b, Громов, 2013a). Для многих социальных видов (с пространственно-этологической структурой типа IV) характерна социальная моногамия, под которой подразумевается поддержание прочного союза между половыми партнёрами на протяжении длительного периода.

Формирование прочных парных связей невозможно без подавления агрессивности в отношениях между половыми партнёрами, типичной для условно одиночных видов с их примитивной социальной организацией. По-

давлению агрессивности способствуют, с одной стороны, ритуализация взаимодействий (Lorenz, 1966), а с другой – специфические формы поведения, обеспечивающие укрепление союза (bonding). К таковым, в первую очередь, относится аллогрумминг (Hoogland, 1995; Solomon, French, 1997; Blumstein, Armitage, 1997; Ferkin et al., 2001; Nevo, 2007). Сравнительный анализ поведения грызунов подтверждает, что переход к семейно-групповому образу жизни сопровождается увеличением частоты как ритуализованных взаимодействий, замещающих открытое проявление агрессии (Громов, 2005б), так и аллогрумминга (Gromov, 2011a, 2011b). Аллогрумминг особенно важен для самцов: эта форма взаимодействий помогает им преодолеть сопротивление самок в период ухаживания. Ритуализованные формы поведения вкупе с аллогруммингом выполняют умиротворяющую функцию, когда самка изначально проявляет агрессию по отношению к самцу.

Анализ парных взаимодействий у нескольких видов грызунов (*C. migratorius*, *C. rutilus*, *M. arvalis*, *M. socialis*, *L. lagurus*, *L. brandti*, *M. unguiculatus*) с пространственно-этологической структурой I-IV типов свидетельствует, что с переходом от одиночного образа жизни (тип I) к семейно-групповому (тип IV) прогрессивно растёт и частота, и продолжительность груминга полового партнёра (рис. 2.2.7.1).

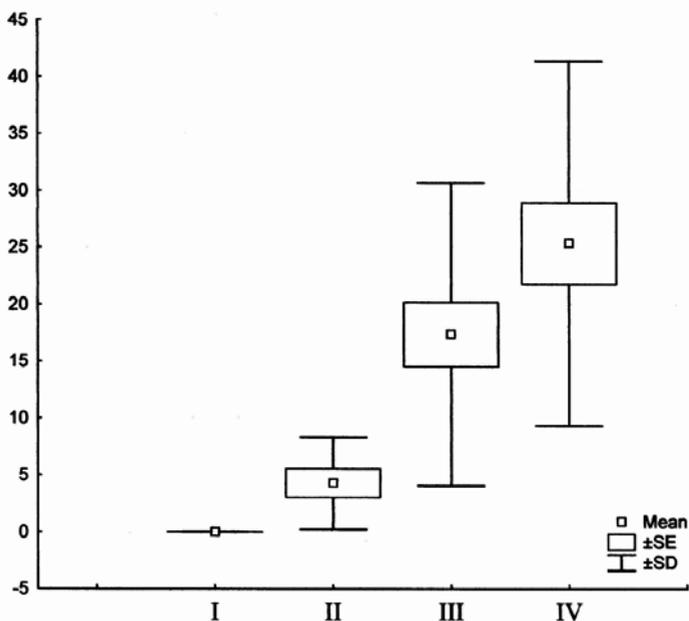


Рис. 2.2.7.1. Суммарная продолжительность чистки (allogrooming) самок самцами (за 1 час наблюдений) у видов с разными типами пространственно-этологической структуры (I-IV). Вертикальная шкала – время, с. Остальные пояснения – в тексте (по: Громов, 2013а).

Указанные показатели достигают максимальной величины у полёвки Брандта (*L. brandti*) и монгольской песчанки (*M. unguiculatus*), т.е. у видов с семейно-групповым образом жизни. Самцы этих же видов отличаются и самыми высокими показателями родительской заботы (Gromov, 2005; Громов, 2009а, 2013а).

Нейрофизиологические исследования свидетельствуют о том, что укрепление парных связей (bonding) и проявление родительской заботы находятся под контролем одних и тех же нейроэндокринных механизмов, в которые вовлечены два нейропептидных гормона – окситоцин и вазопрессин (Carter et al., 1992, 1995, 1997; Winslow et al., 1993; Williams et al., 1994; Insel, Hulihan, 1995; Young et al., 1998; Young, 1999; Cushing et al., 2002; Young, 1999; Numan, Insel, 2003; Lim, Young, 2004; Ophir et al., 2012; Numan, 2015). Эти механизмы ‘включаются’, в том числе, благодаря тактильной стимуляции при чистке (груминге) партнёра или детёнышей. Примечательно также и то, что уровень тактильной стимуляции прогрессивно растёт в ряду сравниваемых видов при переходе от условно одиночного образа жизни к семейно-групповому (Gromov, 2011а, 2011б).

К излюбленным объектам изучения гормональных механизмов, ответственных за укрепление парных связей, принадлежит прерийная полёвка, для которой, как полагают многие исследователи, типична социальная моногамия (Insel, Young, 2001; Balaban, 2004; Solomon et al., 2004). Прочная социальная связь между половыми партнёрами у этого вида формируется, по видимому, после спаривания, которое, как уже отмечено выше, может быть очень продолжительным (Carter, Getz, 1993; Solomon, Keane, 2007). Установлено, что вагинально-цервикальная стимуляция во время коитуса активирует выработку нейропептидных гормонов – окситоцина и вазопрессина – в определённых центрах головного мозга (Kendrick, 2000, Numan, Insel, 2003), и чем дольше длится спаривание, тем более выражен соответствующий нейроэндокринный эффект. Эти же гормоны необходимы и для стимуляции родительского поведения у самцов (Bamshad et al., 1994; Bester-Meredith, Marler, 2003). Как уже отмечено, плотность специфических рецепторов вазопрессина (avpr1a) в определённых центрах головного мозга у самцов прерийной полёвки существенно выше, чем у самцов пенсильванской полёвки (*M. pennsylvanicus*), для которой характерно отсутствие прочных парных связей и отцовской заботы о потомстве, свойственной самцам прерийной полёвки (Young et al., 1997, 1998, 1999; Mabry et al., 2011; Ophir et al., 2012). Именно с этими различиями связано, как полагают, существование определённых эндофенотипов у грызунов, в частности, так называемого ‘моногамного мозга’ (Phelps, Ophir, 2009; Phelps, 2010).

Экспериментально доказано, что тактильная стимуляция во время груминга стимулирует секрецию окситоцина (Uvnäs-Moberg, 1996, 1998), и этот гормон также способствует укреплению парных связей, провоцируя увеличение числа контактов между партнёрами (Witt et al., 1992) и частоты аллогруминга (Argiolas, Gessa, 1991). Возникает, таким образом, эффект “стимуляции подобного подобным”.

Груминг, как показывают этологические и нейрофизиологические исследования, является формой поведения, одновременно способствующей и укреплению парных связей, и стимуляции родительского поведения. Находясь в гнезде, самка регулярно вылизывает детёнышей, а те, в свою очередь, стремятся находиться в тесном контакте с матерью. Две основные формы тактильных контактов – скучивание в гнезде, когда самка “насиживает” детёнышей, и вылизывание (груминг) – крайне важны для нормального психофизиологического развития молодых особей (Numan, 1994).

В экспериментах с лабораторными крысами показано, что самки, выращенные как собственными, так и приёмными матерями, уделявшими вылизыванию детёнышей и скучиванию с ними большее количество времени, став половозрелыми, отличались существенно более высокими показателями материнской заботы в сравнении с особями, которые в раннем возрасте испытывали дефицит материнского внимания (Francis, Meany, 1999; Francis et al., 1999; Gonzalez, Fleming, 2002; Novakov, Fleming, 2005). Эти различия обусловлены, в частности, тем, что сигналы, поступающие от тактильных рецепторов поверхности тела в соответствующие отделы гипоталамуса, через гипоталамо-гипофизарную систему оказывают положительное воздействие на нейроэндокринные механизмы формирования и стимуляции родительского поведения. При дефиците тактильной стимуляции в раннем возрасте, к которому может приводить, например, сокращение времени пребывания самки в гнезде с детёнышами, последние становятся не только менее заботливыми по отношению к собственному потомству, но и эмоционально неуравновешенными и легко подверженными стрессу (Gonzalez et al., 2001). Напротив, высокий уровень тактильной стимуляции детёнышей даёт исключительно положительный эффект (Liu et al., 1997).

В другом цикле экспериментов (Gonzalez et al., 2001) сравнивали показатели родительского поведения самок лабораторных крыс, воспитанных матерями (группа I) и выкормленных искусственно (группа II). Вторую группу разделили на две подгруппы: одна подгруппа не получала никакой дополнительной стимуляции, а детёнышей другой подгруппы регулярно стимулировали поглаживанием мягкой волосяной кисточкой, имитируя материнский груминг. В зрелом возрасте у этих самок сравнивали показатели материнского поведения, оценивая время “насиживания” и продолжительность вылизывания у детёнышей ано-генитальной области и туловища, а также активность, связанную с обустройством гнезда. Показатели, отражающие уровень прямой материнской заботы в виде тактильной стимуляции детёнышей, у самок, выкормленных искусственно, оказались существенно более низкими в сравнении с аналогичными показателями у самок, выкормленных собственными матерями (рис. 2.2.7.2).

Группу искусственно выкормленных самок, которых стимулировали поглаживанием кисточки, также разделили на две подгруппы: в одной подгруппе самки получали минимум стимуляции (кисточкой поглаживали только ано-генитальную область дважды в сутки по 45 с), в другой – максимум стимуляции (кисточкой поглаживали всё туловище пять раз в сутки по

2 минуты). Искусственно выкормленные самки в подгруппе с минимальной тактильной стимуляцией отличались самыми низкими показателями родительской заботы, тогда как в подгруппе с максимальной тактильной стимуляцией показатели материнского поведения были существенно более высокими, хотя и заметно меньшими, чем у самок, выкормленных матерями (рис. 2.2.7.3).

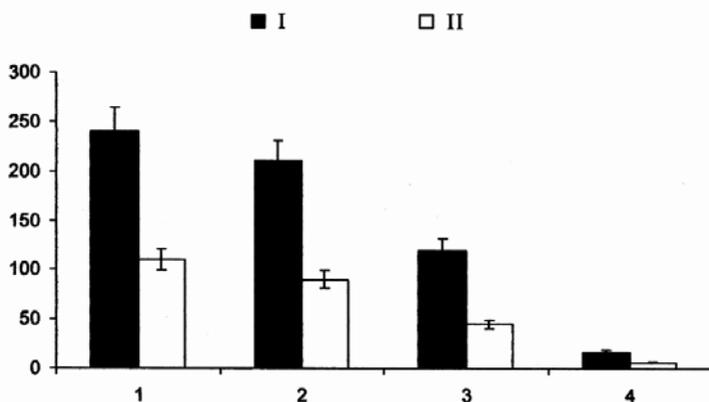


Рис. 2.2.7.2. Сравнение показателей ($M \pm m$) материнского поведения у самок лабораторных крыс, воспитанных матерью (I) и выкормленных искусственно (II). 1 – “насиживание” детёнышей, 2 – вылизывание ано-генитальной области, 3 – вылизывание туловища, 4 – активность, связанная с обустройством гнезда. Вертикальная шкала – время, с (по: Gonzalez et al., 2001, с изменениями).

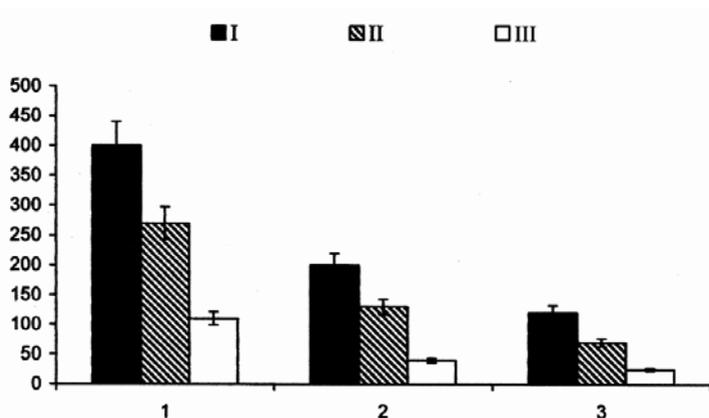


Рис. 2.2.7.3. Сравнение показателей ($M \pm m$) материнского поведения у самок лабораторных крыс, воспитанных матерью (I) и выкормленных искусственно (II – с максимальной стимуляцией, III – с минимальной стимуляцией). Остальные обозначения как на рис. 2.2.7.2 (по: Gonzalez et al., 2001, с изменениями).

Результаты этих экспериментов указывают на существование положительной связи между уровнем родительской заботы у самок и соответствующими характеристиками поведения их потомства (Gonzalez et al., 2001). Иными словами, тактильная стимуляция детёнышей чрезвычайно важна для формирования у них в будущем навыков родительского поведения. Она служит одним из проксимальных механизмов, способствующих закреплению определённых стереотипов действий, обеспечивающих высокий уровень заботы о потомстве, и передаче этих стереотипов от одного поколения к другому (Champagne, Meaney, 2001).

Нейрофизиологические исследования, как уже отмечено выше, указывают на то, что изменения в экспрессии родительского поведения, обусловленные различиями в уровне тактильной стимуляции на ранних стадиях постнатального развития, связаны с секрецией окситоцина (Uvnäs-Moberg, 1996, 1998). Тактильная стимуляция детёнышей во время груминга, а также тепло находящегося рядом родителя положительно влияют на синтез окситоцина в супраоптическом и паравентрикулярном ядрах гипоталамуса и нейрогипофизе, а также повышают содержание этого гормона в плазме крови (Stock, Uvnäs-Moberg, 1988; Uvnäs-Moberg et al., 1993). Того же эффекта, как показывают эксперименты, можно добиться у лабораторных крыс простым поглаживанием поверхности тела в области живота (Ågren et al., 1995). Повышенная секреция окситоцина в ответ на тактильную стимуляцию помогает справиться и со стрессом (Uvnäs-Moberg, 1998; Lund et al., 1999). Таким образом, между тактильной стимуляцией (грумингом) детёнышей, секрецией окситоцина и формированием навыков родительского поведения существует тесная взаимосвязь.

Механизмы, посредством которых материнская стимуляция детёнышей оказывает влияние на процессы регуляции родительского поведения и показатели материнской заботы в зрелом возрасте, изучены пока ещё недостаточно хорошо, однако на основании уже имеющихся данных можно делать вполне определённые выводы. В частности, можно считать доказанным, что тактильная стимуляция приводит к изменению функциональных связей в коре головного мозга, гиппокампе и других структурах лимбической системы, обеспечивающих проявление эмоциональных и поведенческих реакций (Cramer, 1988; Pascual, Figueroa, 1996; Rosenzweig, Bennet, 1996; Post et al., 1998). Недостаток тактильной стимуляции отрицательно сказывается на формировании функциональных связей в средней преоптической области гипоталамуса, ответственной за регуляцию родительского поведения (Numan, 1994). Указанный эффект проявляется на уровне активации рецепторов и процессов синтеза и высвобождения медиаторов, стимулирующих проявление материнской заботы, в особенности окситоцина и дофамина (Insel, 1990; Bridges, 1996; Hall et al., 1999). Дефицит материнской заботы негативно отражается на функционировании гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы (Champagne, Meaney, 2001). В результате у детёнышей нарушается метаболизм, увеличивается экспрессия fos-протеинов в определённых гипоталамических структурах, а в средней преоптической

области гипоталамуса, наоборот, уменьшается; повышается также содержание глюкокортикоидов в плазме крови при различных стрессовых воздействиях (Suchecki et al., 1993; Vasquez et al., 1996; Hall, 1998; Kuhn, Schanberg, 1998; Champagne, Meaney, 2001; Gonzalez, Fleming, 2002). Все эти изменения в целом негативно отражаются на процессе социализации взрослых особей и на их родительском поведении в частности. Напротив, при высоком уровне тактильной стимуляции “запускаются” механизмы формирования поведения, обеспечивающего полноценную материнскую опеку.

В целом, материнская забота у социальных видов грызунов, в отличие от несоциальных, выражена в значительно большей степени. Это проявляется, прежде всего, в частых и продолжительных тактильных контактах – сгучивании с детёнышами (“насиживании”) и груминге. Тактильная стимуляция обеспечивает повышение секреции в гипоталамусе и нейрогипофизе нейропептидов окситоцина и вазопрессина, которые, в свою очередь, способствуют формированию прочных социальных связей и стимулируют у самок более высокую активность, связанную с заботой о потомстве (Neumann et al., 1993a, 1993b; Pedersen et al., 1994; Numan, Insel, 2003).

Возникает закономерный вопрос: а какие гормональные механизмы контролируют социальное поведение самцов? Ответ на него частично дан выше, когда речь шла о вазопрессине и окситоцине – двух нейропептидных гормонах, способствующих укреплению парных связей. Вместе с тем, хорошо известно, что социальное, в том числе и сексуальное, поведение самцов контролируется также стероидными гормонами и, в первую очередь, тестостероном (Whalen, 1972; Arnold, Breedlove, 1985). В контексте социальности нас интересует, прежде всего, насколько подвержено влиянию тестостерона родительское поведение самцов. Это важно знать потому, что социальные виды грызунов, т.е. виды с семейно-групповым образом жизни, отличаются от несоциальных (условно одиночных) именно участием самцов в воспитании потомства.

Известно, что у сезонно размножающихся видов уровень секреции тестостерона обычно повышается в репродуктивный период (при длинном световом дне) и снижается по окончании сезона размножения (Zucker et al., 1980; Leonard, Ferkin, 1999). Существует гипотеза, согласно которой повышение секреции тестостерона, необходимое для стимуляции половой активности самцов, негативно сказывается на экспрессии родительского поведения, а снижение уровня секреции этого гормона даёт обратный, т.е. положительный, эффект (Wingfield, 1984; Wingfield et al., 1990; Ketterson, Nolan, 1992). В пользу этой гипотезы свидетельствуют результаты некоторых исследований, показывающих, в частности, что у самцов ряда видов грызунов с семейно-групповым образом жизни (например, *Meriones unguiculatus* и *Peromyscus californicus*) секреция тестостерона снижается после рождения детёнышей, а родительское поведение начинает проявляться во всей полноте (Brown et al., 1995; Gubernick, Nelson, 1989). Эту гипотезу частично подтверждают и эксперименты с кастрацией самцов у некоторых видов грызунов. Так, самцы *M. unguiculatus* после кастрации больше времени проводили

в гнезде с детёнышами и чаще вылизывали их в сравнении с ложнооперированными и кастрированными самцами, которым делали инъекции тестостерона (Clark, Galef, 1999). Следовательно, изменение уровня секреции тестостерона может способствовать достижению компромисса (trade-off) между половой активностью самцов и проявлением заботы о потомстве в сезон размножения.

Внутривидовая изменчивость родительского поведения самцов довольно широка (Clark et al., 1997; Waring, Perper, 1980a, 1980b; Громов, 2013a), и это также может быть связано с секрецией тестостерона, на которую оказывают влияние многие факторы. В частности, уровень секреции тестостерона у взрослых самцов становится более высоким, если в период внутриутробного развития они располагались в матке между эмбрионами–самцами (Perrigo et al., 1989). У самцов, располагавшихся в утробе матери между эмбрионами–самками, зафиксировано снижение секреции тестостерона в зрелом возрасте (vom Saal et al., 1983; Clark et al., 1992). Такие самцы отличаются феминизированным поведением, в том числе и по отношению к детёнышам (vom Saal et al., 1983; Clark et al., 1997, 1998; Clark, Galef, 2000).

Можно предположить, что негативная связь между уровнем секреции тестостерона и экспрессией родительского поведения является общим правилом для самцов грызунов. Однако исследования последних лет опровергают это предположение. В частности, кастрация самцов прерийной полёвки и хомячка Кэмпбелла (*Ph. campbelli*), резко снижающая уровень секреции тестостерона, не приводила к феминизации их поведения и повышению уровня родительской заботы (Lonstein, De Vries, 1999, 2000a; Hume, Wynne-Edwards, 2005), как это наблюдали у кастрированных самцов монгольской песчанки (Clark, Galef, 1999) или лабораторных крыс (McCullough et al., 1974; Brown, 1986). У кастрированных самцов прерийной полёвки и калифорнийского хомячка родительское поведение, наоборот, оказывалось подавленным, а его восстановление происходило только после подкожной имплантации капсул с кристаллическим тестостероном (Wang, De Vries, 1993; Trainor, Marler, 2001; Lonstein et al., 2002). У самцов китайской полёвки (*L. mandarinus*) и рыжей полёвки (*M. glareolus*) содержание тестостерона в семенниках увеличивалось, а не уменьшалось после рождения детёнышей, и самцы с повышенной секрецией тестостерона демонстрировали высокий уровень родительской заботы (Громов, Вознесенская, 2013; Громов, Осадчук, 2013). С другой стороны, у самцов обыкновенной полёвки (*M. arvalis*) обнаружена отрицательная корреляция между уровнем секреции тестостерона и экспрессией родительского поведения, что согласуется с упомянутой выше гипотезой (Ketterson, Nolan, 1992), а у самцов степной пеструшки (*L. lagurus*) корреляция отсутствовала вовсе (Громов, Вознесенская, 2013).

Как показывают нейрофизиологические исследования, тестостерон действительно может стимулировать родительское поведение у самцов грызунов, но стимулирующий эффект проявляется не напрямую, а в результате ферментативной ароматизации этого гормона и превращения его в эстрадиол (E₂) в средней преоптической области (СПО) гипоталамуса (Numan,

1974; Numan et al., 1977; Numan, Insel, 2003). Во всяком случае, путем имплантации эстрадиола в СПО удавалось стимулировать родительское поведение у самцов лабораторных крыс (Rosenblatt, Ceus, 1998). Заботу о потомстве на фоне повышения секреции тестостерона у самцов калифорнийского хомячка (Trainor, Marler, 2002), а также у самцов китайской и рыжей полёвок (Громов, Вознесенская, 2013; Громов, Осадчук, 2013) вполне можно связать с указанным нейрофизиологическим механизмом трансформации тестостерона.

Таким образом, влияние тестостерона на родительское поведение самцов может быть различным: у одних видов повышение секреции этого гормона подавляет заботу о потомстве, у других – наоборот, стимулирует, а у третьих никак не влияет на родительское поведение. Специфика действия тестостерона, по-видимому, зависит от многих факторов, в том числе и от особенностей репродуктивной биологии вида, и для окончательного прояснения этого вопроса требуются дальнейшие исследования.

Ещё один гормон, ответственный за стимуляцию родительского поведения самцов – это пролактин, который, к тому же, как полагают, способствует формированию и поддержанию устойчивых парных связей (Leonard, Ferkin, 1999). Уровень секреции пролактина во многом зависит от выработки половых стероидов (Tate-Ostroff, Bridges, 1987). У самцов пролактин активирует те же центры головного мозга, ответственные за стимуляцию родительского поведения, что и у самок (Sakaguchi et al., 1998). У самцов калифорнийского хомячка (Gubernick, Nelson, 1989), монгольской песчанки (Brown et al., 1995) и хомячка Кэмпбелла (Reburn, Wynne-Edwards, 1999, 2000) концентрация пролактина в сыворотке крови увеличивается после рождения детёнышей, и это совпадает с первыми признаками проявления отцовской заботы. С другой стороны, в экспериментах с самцами прерийной полёвки, которым длительное время вводили бромкриптин, снижающий уровень секреции пролактина, не выявлено никаких изменений в родительском поведении, и на этом основании сделан вывод, что забота о потомстве у самцов этого вида не зависит от уровня секреции пролактина (Lonstein, De Vries, 2000b). Кратко резюмируя, можно сделать следующий вывод: изменение уровня секреции пролактина у самцов в зависимости от того, участвуют они в воспитании потомства или уклоняются от этого, может быть различным и зависит от физиологии конкретного вида.

Существуют и другие факторы стимуляции родительской заботы у самцов. Один из таких факторов – воздействие акустических и ольфакторных сигналов, исходящих от новорожденных детёнышей. В экспериментах с лабораторными крысами установлено, что регулярные контакты с детёнышами вызывают эффект сенситизации, благодаря которому самцы, обычно не склонные к воспитанию потомства, начинают проявлять активную заботу о детёнышах (Brown, Moger, 1983; Dewsbury, 1985). Это свидетельствует в пользу того, что в центральной нервной системе самцов действуют те же нейроэндокринные механизмы активации родительского поведения, что и у самок, однако, если у самок эти механизмы ‘включаются’ в период бере-

менности и во время родов, то у самцов всё происходит иначе. У видов со слабыми парными связями, таких, как лабораторные крысы, домовые мыши или рыжая полёвка, отцовское поведение начинает проявляться в условиях, обеспечивающих постоянство или, по крайней мере, регулярность контактов с детёнышами. В этом случае отмечается уже упомянутый эффект сенситизации (Brown, Moger, 1983; Dewsbury, 1985; Walsh et al., 1996; Громов, Осадчук, 2013). У самцов лабораторных крыс и домашних мышей сенситизация может происходить в очень раннем возрасте (по окончании периода молочного вскармливания), при условии регулярных контактов с детёнышами, как это случается, когда самка воспитывает два разновозрастных выводка (Gray, Chesley, 1984; McCarthy, 1990).

У видов с семейно-групповым образом жизни, таких, как монгольская песчанка, инфантицид подавляется, а проявление отцовской заботы, наоборот, стимулируется в результате нейроэндокринных изменений, происходящих благодаря высокой частоте контактов, особенно груминга, между партнёрами после образования семейной пары. У самцов, не имеющих опыта ухаживания за детёнышами, становление отцовского поведения приурочено к периоду вынашивания самкой первого выводка. Самцы, приобретшие отцовский опыт, демонстрируют заботу о потомстве в любой ситуации (Elwood, 1977). В период, когда самки вынашивают и выкармливают детёнышей, у самцов возрастает концентрация пролактина в плазме крови, и параллельно этому снижается секреция андрогенов (Brown et al., 1995). Однако такая гормональная “настройка” поведения не является общим правилом. У другого вида с семейно-групповым образом жизни – калифорнийского хомячка – становление отцовского поведения происходит иначе. Обычно самцы убивают чужих детёнышей, даже если живут в парах с беременными самками. Инфантицид сменяется проявлением родительской заботы только после рождения детёнышей. Если самку с детёнышами отсадить от самца, в его поведении по отношению к чужим отпрыскам вновь проявится инфантицид (Gubernick, Alberts, 1989). Эти эксперименты свидетельствуют о том, что у некоторых видов грызунов самцы ведут себя как заботливые родители только по отношению к собственному потомству (либо потомству, рождённому самкой, с которой они живут в паре). Ключевым моментом, влияющим на поведение самцов, в данном случае является опознавание детёнышей по запаху.

Ещё один нейрофизиологический механизм активации родительского поведения самцов связан с тактильной стимуляцией в раннем возрасте. Выше уже шла речь о роли тактильной стимуляции в процессах формирования родительского поведения самок. Экспериментальные исследования показывают, что тактильная стимуляция (скучивание и груминг) не менее важна и для самцов, и что благодаря этой стимуляции они также становятся более заботливыми родителями и партнёрами (McGuire, 1988; Громов, 2009а). У видов, живущих семейными группами, таких как прерийная полёвка или монгольская песчанка, прямой родительский вклад самцов заключается, прежде всего, в том, что они скучиваются с детёнышами в гнезде (“насижи-

вают”), согревая их своим теплом, и периодически вылизывают. Детёныши в этом случае получают дополнительную тактильную стимуляцию, которая чрезвычайно важна для процесса формирования родительского поведения в онтогенезе молодых особей, в первую очередь, самцов. Подтверждением этому служат, в частности, результаты экспериментов с перекрёстным выкармливанием детёнышей у двух видов полёвок – прерийной (вид, у которого заботу о детёнышах проявляют оба родителя) и пенсильванской (вид, у которого о потомстве заботятся, как правило, только самки). У половины самцов пенсильванской полёвки, выкормленных приёмными родителями прерийной полёвки, в зрелом возрасте проявлялось совершенно не свойственное им поведение: они скучивались с детёнышами в гнезде, “насиживали” и вылизывали их (McGuire, 1988). Сходные результаты получены в экспериментах с перекрёстным выкармливанием детёнышей у калифорнийского (*Peromyscus californicus*) и белоногого (*P. leucopus*) хомячков (Bester-Meredith, Marler, 2003).

Еще одно свидетельство важности участия самцов в воспитании потомства получено в экспериментах с особями из двух популяций прерийной полёвки, обитающей в штатах Канзас и Иллинойс, США (Roberts et al., 1998). Эксперименты показали, что родительское поведение самцов из популяции штата Иллинойс было выражено в большей степени, чем у самцов из популяции штата Канзас. При перекрёстном выкармливании, когда детёнышей подсаживали к взрослым особям из другой популяции, молодые самцы “наследовали” характеристики родительского поведения приёмных отцов в большей степени, чем приёмных матерей. Эти эксперименты показывают, что заботу о потомстве у самцов некоторых видов грызунов можно стимулировать соответствующим “воспитанием” (эффект стимуляции подобного подобным), изменяя условия их содержания на ранних стадиях постнатального развития.

Если детёныши–самцы под влиянием дополнительной тактильной стимуляции со стороны отца по достижении половой зрелости становятся более заботливыми родителями, то возникает вопрос: как повлияет недостаток тактильной стимуляции на поведение самцов, выращенных в неполных семейных группах (без отца), у видов с семейно-групповым образом жизни? В экспериментах с монгольскими песчанками (Громов, 2009а) самцов удаляли из семейных групп после рождения детёнышей, оставляя самок заботиться о потомстве в одиночку. Детёнышей в возрасте 1 мес. отсаживали от матерей и содержали по одному в террариумах, разделённых сетчатой перегородкой на две камеры (в каждом террариуме содержали разнополых особей). Далее этих особей, достигших возраста 2.5–3 мес. (1-е поколение), содержали парами (подбирая партнёров с минимальной степенью родства, т.е. из разных семейных групп), позволяя им размножаться, и вновь удаляли самцов после рождения детёнышей. Процедуру формирования пар с последующим отсаживанием самцов повторяли до получения 3-го поколения детёнышей, выкормленных только самками. Из особей 3-го поколения, достигших возраста 2.5–3 мес., сформировали 8 семейных пар и провели серию наблюдений за

родительским поведением. Наблюдения показали, что самцы, выросшие в семейных группах без отца и, соответственно, при дефиците тактильной стимуляции, демонстрировали в зрелом возрасте ослабление привязанности к самкам (что выражалось в сокращении времени, затрачиваемого на груминг партнёра) и пассивнее заботились о детёнышах в течение первых двух недель после их рождения (меньше времени проводили в гнезде и реже вылизывали детёнышей). Полное восстановление уровня родительской заботы до нормальных значений у самцов и самок в экспериментальных группах происходило лишь в конце 24-дневного периода наблюдений.

Результаты этих экспериментов позволяют сделать вывод, что отсутствие взрослого самца в семейной группе негативно отражается на прочности парных связей и формировании родительского поведения у потомства, и наиболее заметные отклонения обнаруживаются, прежде всего, у молодых особей того же пола. Эти отклонения обусловлены дефицитом тактильной стимуляции, которая на ранних стадиях постнатального развития детёнышей играет важную роль в процессах, связанных с формированием прочных парных связей и родительского поведения, причём у самцов в той же степени, что и у самок.

Более высокий уровень родительской заботы у видов с семейно-групповым образом жизни обеспечивается, прежде всего, дополнительным участием самцов в воспитании потомства. Они, конечно, не кормят детёнышей молоком и значительно уступают самкам по продолжительности чистки (груминга) детёнышей. Однако прямая отцовская забота, проявляющаяся в обогревании и тактильной стимуляции детёнышей, имеет исключительно важное значение для укрепления социальных связей и, по-видимому, способствует филопатрии молодняка, в особенности молодых самок. У слабо социальных видов, таких как *Clethrionomys glareolus*, *C. rutilus*, *Microtus montanus*, *M. pennsylvanicus*, молодняк расселяется в возрасте 3-4 недель, т.е. почти сразу по окончании периода молочного вскармливания (Кошкина и др., 1972; Vujalska, 1973; Bondrup-Nielsen, Karlsson, 1985; Madison, 1980a, 1980b; Jannett, 1980). У видов с семейно-групповым образом жизни благодаря филопатрии формируются сложные семьи, в состав которых нередко входит несколько самок (Solomon, Keane, 2007; Громов, 2008, 2013а).

Рассматривая филопатрию в качестве одного из механизмов, способствующих образованию сложных семейных групп, важно понимать, что, независимо от того, какие внешние факторы ответственны за задержку расселения молодняка, молодые особи, остающиеся на родительском участке обитания, должны отличаться своим поведением от особей, склонных к расселению. Это поведение, скорее всего, адаптивно именно в контексте сосуществования молодых особей с другими, родственными им особями, в составе семейных групп. Особенность этого поведения заключается, прежде всего, в пониженной агрессивности и повышенной толерантности к сородичам, в проявлении активной заботы о детёнышах, в том числе и у самцов, а также в ряде других черт, характерных для семейно-группового образа жизни. Возникает закономерный вопрос: как формируется такое поведение, под влия-

нием каких факторов? Данные экспериментальных исследований заставляют признать, что на формирование толерантного и affiliативного поведения основное влияние оказывают не внешние факторы, а внутренние, нейрофизиологические, связанные, прежде всего, с условиями раннего постнатального онтогенеза. В свою очередь, эти условия во многом определяются тем, заботятся ли о детёнышах только самки, как у большинства видов грызунов, относящихся к категории слабо социальных, или же заботу о потомстве проявляют оба родителя, как у значительно меньшего числа видов с семейно-групповой организацией.

Изменения в поведении, обусловленные гормональными и нейрофизиологическими перестройками и повышением уровня тактильной стимуляции детёнышей (Gromov 2011a, 2011b), служат основой формирования прочных парных связей, без которых не образуются ни простые, ни сложные семейные группы. Что касается родительского поведения самцов, то, как показывают эксперименты с перекрёстным выкармливанием детёнышей разными видами полёвок (McGuire, 1988), а также особями из разных популяций *M. ochrogaster* (Roberts et al., 1998), молодые самцы “наследуют” стереотип родительского поведения взрослых самцов, и, если последние проявляют повышенную родительскую заботу, у молодых особей того же пола закрепляются соответствующие навыки. В экспериментах с монгольскими песчанками *M. unguiculatus*, выращенными в неполных семейных группах (без взрослого самца), выявлен противоположный эффект: молодые самцы, не имевшие контактов с отцом, по достижении половой зрелости демонстрировали меньшую привязанность к половым партнёрам и заботились о собственных детёнышах в меньшей степени, чем самцы, выросшие в семьях с двумя родителями (Громов, 2009a). Подобные трансформации поведения, происходящие не только у самцов, но и у самок, могут закрепляться в череде поколений, позволяя говорить о том, что семейно-групповой образ жизни способствует негенетическому “программированию” поведения молодых особей, которые, в свою очередь, “прививают” приобретённые навыки своему потомству (Fleming et al., 1999; Champagne, Meaney, 2001; Champagne et al., 2007). Таким образом, речь идёт о феномене, несомненно, имеющем эпигенетическую природу, проявляющуюся во взаимодействии генотипа с внешней средой (Шишкин, 1988; Shepard et al., 2009; Stolzenberg et al., 2012; Turner et al., 2015; Auger, 2016). А внешняя среда в данном случае – ничто иное, как ближайшее социальное окружение, т.е. особи–родители и другие члены семейной группы.

Детальный анализ поведения разных видов грызунов с семейно-групповым образом жизни (Elwood, 1983; McGuire, Novak, 1984; Oliveras, Novak, 1986; Clark et al., 1997; Smorkatcheva, 2003; Gromov, 2005; Громов, 2013a) подтверждает, что детёныши, воспитываемые двумя родителями, получают дополнительную тактильную стимуляцию со стороны самца, тогда как потомство, за которым ухаживает только самка (у слабо социальных видов), лишено подобной стимуляции (Jannett, 1982; McGuire, Novak, 1984, 1986; Gromov et al., 2006; Громов, 2013a). Самцы этих видов не проявляют склон-

ности к уходу за детёнышами (за редкими исключениями) и предпочитают не контактировать ни с беременными, ни с кормящими самками. Эти различия в поведении позволяют сделать вывод, что участие самцов в воспитании потомства служит важным фактором формирования в будущем у особей этого пола стереотипа поведения “заботливого партнёра и родителя”, столь характерного для многих видов грызунов с семейно-групповой социальной организацией. Более того, дополнительная тактильная стимуляция со стороны самцов в отношении и половых партнёров, и детёнышей способствует укреплению не только парных, но и внутрисемейных связей. Тактильную стимуляцию, таким образом, можно рассматривать в качестве одного из проксимальных механизмов социализации у грызунов, играющих важную роль в эволюции их социальности.

Экспериментальные исследования показывают, что дефицит тактильной стимуляции детёнышей на ранних стадиях постнатального онтогенеза приводит к тому, что в зрелом возрасте они становятся более агрессивными и эмоционально неуравновешенными во взаимодействиях с особями своего вида, в том числе и с половыми партнёрами (Uvnäs-Moberg, 1998). В целом это негативно отражается и на семейно-групповом образе жизни: такие особи склонны избегать контактов с половыми партнёрами, за исключением периода спариваний, и меньше внимания уделяют своему потомству. Соответствующие изменения в поведении наблюдаются у особей обоих полов, но у самцов – в значительно большей степени, чем у самок. Иллюстрацией этому, в частности, могут служить особенности социальной организации семейных группировок у некоторых видов грызунов, в том числе сурков: *Marmota bobac*, *M. olympus*, *M. sibirica*, *M. menzbieri* и др. Известно, что у этих видов самки не допускают самцов к воспитанию потомства. Взрослый самец в семье получает возможность контактировать с детёнышами только после их выхода на поверхность. Взаимодействия взрослого самца с самкой и подрастающим молодняком нередко бывают агрессивными, так что его нельзя назвать заботливым партнёром и отцом. Эти особенности поведения вполне логично объясняются тем, что детёныши сурков в период молочного вскармливания лишены отцовской заботы (и соответственно – дополнительной тактильной стимуляции). Поэтому в зрелом возрасте они становятся “индивидуалистами”, и даже в семейных группах живут обособленно (нередко в отдельных норах).

Выше уже было отмечено, что у сурков и других крупных грызунов эволюционный переход к семейно-групповому образу жизни обусловлен не только внешними факторами, но и физиологией развития детёнышей, которые растут относительно медленно и становятся вполне самостоятельными, не нуждающимися в опеке родителей, лишь на втором или третьем году жизни, а порой и ещё позже. Важную роль в формировании сложных семейных группировок у сурков играет и так называемая социальная спячка (Armitage, 2007). Социальная организация у сурков по многим показателям не менее сложна, чем у других видов грызунов с семейно-групповым образом жизни, однако имеются и вполне определённые отличия, которые мож-

но объяснить, в частности, особенностями постнатального онтогенеза и отсутствием прямой заботы о потомстве со стороны самцов в период молочного вскармливания детёнышей.

В завершение этого раздела хотелось бы ещё раз подчеркнуть, что описанные выше проксимальные механизмы социализации, обеспечивающие укрепление парных связей и стимуляцию родительского поведения у самцов, равно как и повышение уровня родительской заботы у самок, никак не связаны с экологическими факторами, во всяком случае, такими, как пресс хищников или пространственное распределение кормовых ресурсов, но результат их действия выражается в существенных изменениях поведения и системы социальных отношений, которые, в свою очередь, могут привести к трансформации социальной организации вида в целом.

Эволюция социальности как эпигенетический феномен

Выше не раз подчёркивалось, что под эволюцией социальности у грызунов подразумевается переход от условно одиночного к семейно-групповому образу жизни, характеризующемуся прочными парными связями, участием самцов в воспитании потомства (за редкими исключениями), отсроченным расселением молодняка и сложной социальной организацией, особенностью которой, помимо прочего, является широко развитая кооперация.

Формирование семейных групп, что также неоднократно подчёркивалось, начинается с объединения разнополых особей в семейные пары. Согласно социоэкологической концепции, образованию семейных (моногамных) пар способствует преимущественно один внешний фактор, а именно равномерное распределение кормовых ресурсов, при котором их монополизация становится невозможной. Однако бесспорных доказательств этому до сих пор не найдено. Вместе с тем, существуют другие факторы, благодаря которым возникают условия (предпосылки) для образования семейных пар (рис. 2.2.7.4). Один из этих факторов – демографические процессы в популяциях грызунов, связанные со снижением плотности населения. При низкой плотности популяции взрослым разнополым особям в сезон размножения выгоднее находиться рядом друг с другом, поскольку поиск дополнительных партнёров для спаривания в этих условиях сопряжён с непомерно большими затратами энергии и значительным увеличением риска гибели от хищников.

Не следует также забывать, что самым надёжным убежищем для большинства видов грызунов, в особенности мелких, служит нора, сооружение которой требует значительных затрат энергии, и вне этого убежища грызуны чрезвычайно уязвимы для хищников. Поэтому в условиях низкой плотности населения затраты энергии на поиск дополнительных половых партнёров и сооружение убежищ становятся неоправданно высокими. Именно этим можно объяснить существование квазимоногамных пар в условиях низкой плотности населения в популяциях некоторых видов грызунов, для которых в других условиях типичен промискуитет и одиночный образ жизни (Jannett, 1980, 1982; Плюснин, Евсиков, 1983; Shapiro, Dewsbery, 1986;

Viitala, 1994). Возможно, влиянием низкой плотности населения объясняется и склонность к образованию семейных пар и проявлению родительской заботы у самцов среди некоторых видов хомячков рода *Phodopus* (Феоктистова, 2008).



Рис. 2.2.7.4. Факторы и процессы, способствующие укреплению парных связей, стимуляции родительской заботы у самцов и формированию сложных семейных групп.

Необходимо, однако, отметить, что в этих условиях самцы и самки слабо социальных видов занимают отдельные гнездовые норы. Следовательно, одного лишь изменения демографической ситуации недостаточно для объединения половых партнёров в семейные пары с прочными социальными узами. Для этого требуется, прежде всего, подавить взаимную агрессивность половых партнёров, столь типичную для видов с условно одиночным образом жизни.

В связи с этим представляется маловероятной трансформация пространственно-этологической структуры типа I, характерной для условно одиночных видов, в типы III или IV, свойственные видам с семейно-групповой социальной организацией. Эта трансформация осуществляется, скорее всего, поэтапно – через пространственно-этологическую структуру типа II, характерную для видов с агрегациями взрослых особей. Кстати, формированию такой пространственно-этологической структуры могут способствовать некоторые экологические факторы, в частности, обилие калорийных кормов или неравномерное распределение кормовых ресурсов, обеспечивающие условия для образования агрегаций особей с перекрывающимися участками обитания.

Что касается пресса хищников, этот фактор, за редкими исключениями, вряд ли способствует образованию агрегаций в популяциях грызунов, в особенности, тех, которым требуются надёжные подземные убежища. Скорее, наоборот.

Существование агрегаций создает условия, которые могут в ещё большей степени благоприятствовать объединению половых партнёров в семейные пары. Этому способствует, во-первых, более высокая частота прямых контактов между особями, занимающими перекрывающиеся участки обитания, и ритуализация взаимодействий между ними (Громов, 2005б). Во-вторых, некоторые самцы в популяциях видов с подобным типом пространственно-этологической структуры отличаются феминизированным поведением: они менее агрессивны, чаще демонстрируют элементы аффилиативного поведения (подставление под чистку, подлезание под партнёра, аллогрумминг) и склонны к проявлению заботы о детёнышах (McGuire, 1997; Громов, 2008, 2009б, 2013а). Феминизация поведения самцов может быть обусловлена, с одной стороны, действием определённых физиологических и социальных факторов, связанных с особенностями их внутриутробного развития и постнатального онтогенеза (Clark et al., 1992, 1997, 1998; Clark, Galef, 2000; De Vries et al., 2002; Simerly, 2002; Morris et al., 2004; Gatewood et al., 2006; Lalmansingh et al., 2008; Gromov, 2011a, 2011b, 2014b), а, с другой стороны, индивидуальным опытом, приобретаемым в результате контактов с новорожденными детёнышами – эффект сенситизации (Brown, Moger, 1983; Dewsbury, 1985; Громов, Осадчук, 2013). Аффилиативные взаимодействия и феминизация поведения самцов, вне всякого сомнения, способствуют укреплению парных связей, которое служит залогом образования семейных групп. Таким образом, у видов с пространственно-этологической структурой типа II имеется внутренний потенциал к трансформации социальной организации в семейно-групповую, не зависящий от условий среды обитания.

Ещё один внешний фактор, который создаёт предпосылки для трансформации социальной организации в семейно-групповую, – это, как уже отмечено выше, климатические условия, характеризующиеся ярко выраженной сезонностью, т.е. периодической сменой благоприятного для существования и размножения периода и неблагоприятного (сурового). В этих

условиях естественный отбор может способствовать формированию семейных группировок с развитой кооперацией, которая проявляется уже на самом первом этапе их образования. Половые партнёры, объединившись в семейные пары, дающие начало семейным группам, оказываются в более выигрышном положении, чем особи–одиночки, поскольку сообща занимаются деятельностью, требующей высоких энергетических затрат (рытьё нор и подземных коммуникаций, фуражирование), а также охраной и запаховой маркировкой территории. Благодаря кооперации, семейные пары делают это более эффективно и с меньшими затратами энергии. Если такая кооперация биологически выгодна для вида и повышает совокупную приспособленность особей (*inclusive fitness*), то естественный отбор будет идти по пути трансформации социальной организации в семейно-групповую. Здесь, однако, важно особо отметить, что указанный процесс будет прогрессировать только в том случае, если экологические факторы, создающие предпосылки для трансформации социальной структуры, действуют в одной связке с социальными, обеспечивающими, через соответствующие проксимальные механизмы, укрепление парных связей и стимуляцию родительского поведения у самцов, а также кооперацию. Влияния одних только экологических факторов явно недостаточно для достижения конечного результата, т.е. окончательного перехода вида к семейно-групповому образу жизни.

Объединение половых партнёров в семейные пары и дальнейший переход к социальной моногамии, по-видимому, неизбежно связаны с падением репродуктивного потенциала вида и снижением прямой индивидуальной приспособленности (*direct fitness*). Это – вероятно, обязательная плата за переход к семейно-групповому образу жизни, и поэтому не случайно число видов с семейно-групповой социальной организацией невелико среди грызунов. Однако, в сравнении с условно одиночными видами, они, по всей видимости, выигрывают за счёт кооперации, повышающей совокупную приспособленность особей в череде поколений.

Если процесс трансформации социальной структуры элементарных внутрипопуляционных группировок завершается образованием семейных пар, занимающих участки обитания с одной общей гнездовой норой, то дальнейшая эволюция социальной организации вида происходит без заметного участия внешних (экологических) факторов, поскольку на первый план выступают факторы физиологические и социальные (рис. 2.2.7.4).

У самца, находящегося в одной норе с самкой и выкармливаемыми ею детёнышами, благодаря эффекту сенситизации (Brown, Moger, 1983; Dewsbury, 1985; Громов, Осадчук, 2013) “запускаются” нейрофизиологические механизмы стимуляции родительской заботы, и его поведение становится ещё более феминизированным. Такие самцы принимают самое активное участие в воспитании потомства, у которого, в свою очередь, благодаря дополнительной тактильной стимуляции, происходят ещё более глубокие изменения в поведении в сторону его дальнейшей феминизации. В результате создаются условия для формирования сложных по составу семейных групп с несколькими выводками, в которых кооперация достигает наиболее высо-

кого уровня. Она распространяется не только на подготовку и поддержание убежища (норы) в надлежащем состоянии и фуражирование, но и на охрану кормовых запасов, защиту и запаховую маркировку участка обитания, а также на воспитание детёнышей (помощничество), в котором активное участие принимают и взрослые самцы, и молодняк из старших выводков.

Помощничество свойственно многим видам грызунов с семейно-групповой социальной организацией, в особенности так называемым эусоциальным. У наиболее яркого представителя последних, голого землекопа *H. glaber*, функции двух-трёх взрослых самцов, входящих в состав сложной семейной группы, ограничиваются исключительно спариванием с единственной размножающейся самкой (“царицей”) и уходом за многочисленными выводками детёнышей (Jarvis, 1981; Jarvis et al., 1994). И у голого землекопа, и у многих других социальных видов грызунов о детёнышах заботится и подрастающий молодняк (French, 1994; Roberts et al., 1998; Clark, Galef, 2000; Громов, 2013а). Такое поведение формируется у молодых особей, вероятнее всего, также под влиянием дополнительной тактильной стимуляции, как со стороны родителей, так и старших братьев и сестёр (феномен стимуляции подобного подобным). Во всяком случае, как показано в одном из исследований (Wang, Insel, 1996), детёныши прерийной полёвки, за которыми, наряду с родителями, ухаживали молодые особи из старших выводков, впоследствии более активно заботились о своём потомстве, чем те, которые воспитывались только парой взрослых особей. Установлено, что забота о новорожденных детёнышах у молодых зверьков стимулируется пролактином, синтезируемым гипофизом, т.е. точно так же, как и у взрослых самцов (Kinsley, Bridges, 1988). Навыки, обеспечивающие более высокий уровень родительской заботы и склонность к формированию прочных парных связей, успешно передаются от родителей потомству (эпигенетическое “программирование” поведения). Таким образом, кооперация, особенно те её формы, которые связаны с коллективной заботой о детёнышах, играет важнейшую роль в процессе формирования сложных семейных групп.

Особого внимания заслуживает вопрос о причинах существования в одних и тех же популяциях грызунов группировок с разной социальной структурой. Подобное внутривидовое и даже внутривидовое разнообразие имеет своё объяснение. Сравнительный анализ родительского поведения грызунов (Громов, 2011а, 2011б; Громов, 2013а) свидетельствует о том, что прочность парных связей и родительская забота у самцов характеризуются широкой внутривидовой изменчивостью. В качестве иллюстрации в табл. 2.2.7.2 приведены величины коэффициентов вариации двух показателей родительского поведения, связанного с тактильной стимуляцией детёнышей, важной, как отмечено выше, для формирования поведенческого стереотипа “заботливого партнера и родителя” у видов со сложной социальной организацией.

Средние величины коэффициентов вариации указывают на то, что изменчивость родительского поведения у самок выражена в меньшей степени, чем у самцов. Наиболее изменчивые показатели обнаруживаются у видов с

минимальным уровнем родительской заботы: среди самок – это серый хомячок, *C. migratorius* (тип I), среди самцов – красная полёвка, *C. rutilus* (тип II). У самцов красной полёвки нередко отмечается инфантицид, и только часть из них в лабораторных условиях демонстрирует заботу о потомстве (Громов, 2009б; Громов, Осадчук, 2013). То же отмечено и у другого близкородственного вида с тем же типом пространственно-этологической структуры – полёвки Гаппера, *C. gapperi* (McGuire, 1997).

Таблица 2.2.7.2. Коэффициенты вариации показателей, характеризующих заботу о потомстве у самцов и самок некоторых видов мышевидных грызунов с разными типами пространственно-этологической структуры (ПЭС).

Виды и типы ПЭС (I-IV)	Общее время нахождения в гнезде		Длительность вылизывания детёнышей	
	Самки	Самцы	Самки	Самцы
<i>C. migratorius</i> , I	0.25	-	0.53	-
<i>C. rutilus</i> , II	0.13	0.94	0.31	1.20
<i>M. arvalis</i> , III	0.12	0.21	0.43	0.51
<i>M. socialis</i> , III	0.06	0.05	0.44	0.42
<i>L. lagurus</i> , III	0.07	0.06	0.44	0.39
<i>L. brandti</i> , IV	0.06	0.03	0.38	0.63
<i>L. mandarinus</i> , IV	0.09	0.18	0.48	0.88
<i>M. unguiculatus</i> , IV	0.20	0.16	0.51	0.63
M ± SE	0.12 ± 0.02	0.23 ± 0.12	0.44 ± 0.03	0.67 ± 0.11

Наиболее изменчивая социальная организация также обнаруживаются у видов с пространственно-этологической структурой типов I, II и III (Громов, 2008, 2013а), на что указывают результаты пока немногочисленных лабораторных и полевых исследований (McGuire, Novak, 1984; McGuire, 1997; Roberts et al., 1998; Громов, 2009б; Lacey, Sherman, 2007), свидетельствующих о том, что качественный состав элементарных группировок в популяциях этих видов варьирует по сезонам года, в разных частях ареала и на разных стадиях многолетних популяционных циклов. Не случайно существуют разные точки зрения на социальную организацию этих видов, в особенности таких, как *Cricetulus migratorius*, *Apodemus flavicollis*, *Clethrionomys rufocanus*, *Microtus agrestis*, *M. oeconomus*, *M. arvalis* (Viitala, 1977, 1994; Montgomery, 1979, 1980; Kawata, 1985, 1988; Boyce, Boyce, 1988; Громов, 2008). Это обстоятельство косвенно подтверждает тезис о существовании широкой внутривидовой вариативности социальной организации.

Широкая изменчивость показателей, характеризующих прочность социальных связей и заботу о потомстве, означает, что у любого вида можно обнаружить разные варианты социальной организации элементарных внутривидовых группировок, формирование которых зависит, в том числе, от условий раннего постнатального онтогенеза и индивидуального опыта особей, входящих в их состав. Иными словами, у любого вида имеется

внутренний потенциал эволюционной трансформации социальной структуры и социальной организации, причём в обоих направлениях – не только от простого (примитивного) варианта к более сложному, но и наоборот.

Разные варианты социальной структуры элементарных группировок могут возникать не только в силу указанных выше причин, но и как результат влияния случайных факторов, к которым относятся пресс хищников, болезни и природные катаклизмы, приводящие к гибели взрослых особей и, соответственно, снижению плотности населения и изменению состава элементарных внутривидовых группировок. Самцы, как наиболее подвижная часть популяции, гибнут чаще. У видов с семейно-групповым образом жизни вследствие этого меняется поведение молодых особей, достигших половой зрелости в отсутствие одного или обоих родителей. О последствиях такого индивидуального опыта можно делать вполне определённые выводы, прогнозируя ослабление привязанности к будущему партнёру и снижение уровня заботы о потомстве.

Высокая степень изменчивости социальной организации у видов с агрегациями взрослых особей (тип II), а также у видов со слабо консолидированными семейными группами (тип III) может объясняться также компромиссом (trade-off), отражающимся на выборе между двумя основными репродуктивными стратегиями самцов: либо моногамия или ограниченная полигамия и, соответственно, забота о немногочисленном потомстве, либо промискуитет, позволяющий свободно спариваться с самками и оставлять большее число потомков. Приверженность самцов той или иной репродуктивной стратегии также может определяться условиями раннего постнатального развития (в период молочного вскармливания), когда формируется тот или иной эндотип (см. раздел 2.2.4).

Рассматривая эволюцию социальности у грызунов как процесс трансформации пространственно-этологической структуры типа I, свойственной видам с условно одиночным образом жизни, в типы III и IV, характерные для видов с семейно-групповой социальной организацией, следует констатировать, что этот процесс не связан с кардинальным изменением поведения особей. Виды с семейно-групповым образом жизни отличаются от других, во-первых, более прочными парными связями, во-вторых, активным участием самцов в воспитании потомства и, в-третьих, более сложной социальной организацией, проявляющейся в наличии иерархической системы взаимоотношений, распределении поведенческих ролей, дифференциации размножения и кооперации. Однако репертуар поведения видов, относящихся к разным категориям социальности, по сути, не меняется, и различия между этими категориями лежат в плоскости количественных, но не качественных модификаций.

В частности, прочность парных связей – характеристика, скорее, количественная, чем качественная, и определяется частотой и длительностью контактов между половыми партнёрами, такими, как скучивание (brooding, side-by-side contacts), взаимные чистки (allogrooming) и ритуализованные формы взаимодействий (угрожающие позы, принудительные чистки и т.п.).

Эти элементы поведения входят в репертуар взаимодействий разнополых особей и у так называемых условно одиночных видов, но отмечаются с гораздо меньшей частотой, либо только в период спариваний. У видов с прочными парными связями (социально моногамных) самец с самкой занимают общий, охраняемый участок обитания, и взаимодействия между ними происходят регулярно, а не только в период спариваний. Эти взаимодействия относятся чаще всего к миролюбивым или ритуализованным. Контакты семейной пары с другими особями своего вида сведены к минимуму и в большинстве случаев носят агрессивный характер даже в сезон размножения, чего нельзя сказать о взаимодействиях разнополых особей у большинства тех видов грызунов, для которых типичен промискуитет.

Проявление заботы о потомстве у самцов также нельзя назвать исключительным атрибутом поведения видов с семейно-групповой социальной организацией. У многих слабо социальных видов самцы демонстрируют заботу о потомстве при определённых условиях (например, в неволе), хотя и не на таком высоком уровне, как у социальных видов (с пространственно-этологической структурой типов III и IV). Главное – нейрофизиологические механизмы стимуляции родительского поведения у самок и самцов во многом сходны и не зависят от их видовой принадлежности. Правда, имеются указания на то, что экспрессия генов, ответственных за синтез гормонов, стимулирующих заботу у потомстве, равно как и плотность рецепторов этих гормонов в соответствующих структурах ЦНС, у видов с социальной моногамией более высоки, чем у слабо социальных видов, однако эти различия, опять-таки, не качественные, а количественные.

Иерархическая система взаимоотношений в семейных группах грызунов обычно проявляется через асимметрию ритуализованных и аффилиативных взаимодействий. В поведении взрослых и полувзрослых особей чаще отмечаются элементы ритуализованной агрессии (выпады, угрожающие стойки, принудительные чистки и др.), тогда как молодые особи чаще демонстрируют акты подчинения (подставление под чистку, следование, избегание и т.п.). И те, и другие элементы поведения встречаются в репертуаре поведения особей у видов, относящихся к категории условно одиночных, но в их взаимодействиях отсутствует асимметрия (такую систему взаимоотношений называют эквипотенциальной). Таким образом, различия в структуре взаимоотношений между особями у видов, относящихся к разным категориям социальности, также проявляются, скорее, на количественном, а не на качественном уровне. То же касается и агрессивных взаимодействий, которые отмечаются у всех видов грызунов, но для условно одиночных видов они типичны, а для видов с семейно-групповой организацией – редки, если речь идёт о взаимодействиях между партнёрами.

Единственная характеристика, которая действительно существенно и, главное, качественно отличает виды условно одиночные от видов социальных (т.е. тех, для которых типичен семейно-групповой образ жизни) – это кооперация. Но кооперация проявляется не на индивидуальном уровне, а на уровне сообществ, и, следовательно, эту качественную характеристику

нельзя отнести к категории генетически детерминированных, поскольку естественный отбор – процесс селекции генотипов, но не генофондов.

Отсюда следует вывод: поскольку эволюция социальности у грызунов не приводит к глубоким и кардинальным изменениям в поведении особей, то не существует и принципиальных (генетически детерминированных, необратимых) различий между близкородственными видами, относящимися к разным категориям социальности (как, например, в составе родов *Marmota*, *Microtus*, *Meriones* и др.). Следовательно, трансформация социальной структуры и социальной организации в популяциях грызунов теоретически возможна в обоих направлениях – не только от простого варианта к сложному, но и наоборот.

Накопленные за последние десятилетия данные явно указывают на то, что эволюция социальности у грызунов – феномен эпигенетический. Основу эпигенетической теории эволюции заложили работы Шмальгаузена (1968) и Шишкина (1988). Согласно учению о стабилизирующем отборе (Шмальгаузен, 1968), не изменения генотипа определяют эволюцию и её направление, а эволюция организма определяет изменение его генотипа. В эпигенетической теории (Шишкин, 1988) постулировано отсутствие жёсткой связи между генотипом и фенотипом. Отбор ведёт не к сохранению гена или определённого варианта генома, “детерминирующего” новое свойство (фенотип), а к преобразованию организации всего генотипа, т.е. к созданию нового пространства вариаций индивидуальных геномов, допускающего устойчивое осуществление изменившейся нормы. Иначе говоря, отбор в пользу любой из вариаций ведёт не к сохранению её “детерминирующих генов”, а к увеличению частоты её гетерогенных носителей и оставляемых ими гамет.

В рамках эпигенетической теории эволюции создание признака описывается как накопление генетических изменений в пределах, допускающих осуществление отбираемого фенотипа. В соответствии с этим сырой материал эволюции составляют неустойчиво наследуемые изменения (неопределённая изменчивость по Дарвину, или лабильные неадаптивные морфозы – модификации – по Шмальгаузену). Созидательная роль отбора заключается в стабилизации первично неустойчивых типов онтогенетических реакций. Таким образом, наследственность означает, в том числе, и устойчивость. Иными словами, для эпигенетической теории наследственность есть выражение стабильности целостного индивидуального развития.

Согласно эпигенетической теории, основной субстрат отбора – это фенотип, при этом отбор не только фиксирует полезные изменения фенотипа, но и принимает участие в их создании. Подразумевается также, что основополагающее влияние на наследственность оказывает не геном, а эпигенетическая система (ЭС) – совокупность факторов, воздействующих на онтогенез. В процессе эволюционных преобразований наследуется общая организация ЭС (например, нейрофизиологические механизмы регуляции поведения – морфологические структуры ЦНС, медиаторные и гормональные системы и механизмы), формирующая организм в ходе его развития, при этом отбор ведёт к стабилизации последовательных онтогенезов, устранив откло-

нения от нормы (морфозы) и формируя устойчивую траекторию развития (креод). Нарушения фенотипа (отклонения от нормы) рассматриваются как реакции системы развития, не отражающие специфики первичных возмущающих факторов. Эволюция, в соответствии с эпигенетической теорией, заключается в преобразовании одного креода в другой при возмущающем воздействии среды (в результате направленного действия стресс-факторов). В ответ на это возмущение эпигенетическая система дестабилизируется, в результате чего становится возможным развитие организмов по отклоняющимся путям развития. Так возникают множественные морфозы. Некоторые из этих морфозов получают селективное преимущество, и в течение последующих поколений их эпигенетическая система вырабатывает новую устойчивую траекторию развития – формируется новый креод.

Эпигенетическая теория эволюции вполне логично объясняет формирование разных типов пространственно-этологической структуры грызунов и, соответственно, разных категорий группировок (т.е. градаций социальности) вне жёсткой связи с какими-то определёнными экологическими факторами. Вернее, селективные факторы могут быть разными, в том числе экологическими, физиологическими и социальными, но действовать в комплексе и приводить к формированию сложной социальной организации, черты которой могут быть сходными у видов, относящихся к разным систематическим группам и имеющим (по определению) существенные генетические различия. Вариации поведения, связанного с социальной организацией, в том числе с формированием прочных парных связей и проявлением заботы о потомстве, в значительной степени следует относить к ненаследственной (модификационной) изменчивости. Что касается разных типов пространственно-этологической структуры, в том числе и социальной организации, у грызунов, то они могут представлять собой разные варианты реализации одной и той же онтогенетической программы (или траектории, в терминах эпигенетической теории), обусловленные различными сочетаниями индивидуальной генетической конституции и факторов среды. В качестве последних могут выступать условия раннего постнатального онтогенеза, связанные с определённым уровнем родительской (в особенности тактильной) стимуляции детёнышей. При постоянстве этих условий в ряду поколений будет осуществляться отбор в пользу наиболее адаптивного фенотипа, ведущий к постепенному росту его устойчивости в популяции и дестабилизации прежней нормы.

Один из важнейших постулатов эпигенетической теории эволюции заключается в том, что устойчивость и наследуемость нормы – это следствие регуляторных воздействий внутри системы. Результатом взаимодействия между внешней средой и геномом является изменение экспрессии генов, которое, в свою очередь, приводит к расширению фенотипической изменчивости. Следует, однако, отметить, что термин *эпигенетика* включает в себя всю регуляторную надстройку над генами (молекулярно-генетическую, паракринную, эндокринную), а не только регуляцию экспрессии генов путём длительно сохраняющейся химической модификации нуклеотидов

и/или хроматина. Эволюционные изменения начинаются с фенотипа, и наследуемость есть продукт естественного отбора, выступающий как целостное свойство его развития. Таким образом, согласно эпигенетической теории эволюции, отбор, изменчивость и наследуемость тесно взаимосвязаны.

Результаты некоторых экспериментальных исследований вполне укладываются в рамки эпигенетической теории. Так, в работах по доместикации пушных зверей выявлен феномен длительных модификаций, связанных с воздействием стрессора (внешнего фактора – хендлинга, присутствия человека) на критические стадии формирования эндокринной системы организма. Эти эксперименты, к тому же, доказывают, что отбор может создавать не только модификационную, но и наследственную изменчивость (Беляев, 1962; Бородин, Беляев, 1980; Бородин, 1987; Vladlamudi et al., 1995; Srinivasan et al., 2003; Трут, 2008; Трапезов, 2008; Маркель, 2008). Объектом отбора в экспериментах Беляева и его последователей были не отдельные гены, а нейрогуморальная система организма в целом.

В качестве аналогичного стрессора (критического внешнего воздействия) можно рассматривать и тактильную стимуляцию детёнышей на ранних стадиях постнатального развития, оказывающую существенное влияние на формирование нейроэндокринных систем регуляции поведения (Stock, Uvnäs-Moberg, 1988; Uvnäs-Moberg et al., 1993; Uvnäs-Moberg, 1996, 1998).

К настоящему времени накоплен также обширный экспериментальный материал, касающийся эпигенетической регуляции, осуществляемой путём изменения экспрессии генов в результате метилирования ДНК¹, ацетилирования гистонов², а также при участии микро-РНК³ (Turner et al., 2015).

В качестве одного из примеров эпигенетической регуляции поведения можно указать на результаты экспериментов с лабораторными крысами (Roth et al., 2009), показавших, что у самок, выращенных матерями, пренебрегавшими родительскими обязанностями, и, прежде всего, грумингом детёнышей, экспрессия белков гена BDNF (brain-derived neurotrophic factor) в префронтальном кортексе существенно снижалась, а в промоторе самого гена присутствовали гиперметилированные участки. Важно отметить, что аналогичный эффект обнаружен и у потомства этих крыс, которое также отличалось низким уровнем родительской заботы. Эти эксперименты доказывают, что гиперметилированная в результате низкого уровня тактильной стимуляции детёнышей ДНК передаётся по наследству, а направленная мо-

1) метилирование ДНК – модификация молекулы ДНК без изменения нуклеотидной последовательности (Razin, 1998; Weaver, 2007). Метилирование ДНК заключается в присоединении метильной группы (CH₃-) к цитозину в составе CpG-динуклеотида. Активная ДНК обычно гипометилирована, пассивная – гиперметилирована.

2) ацетилирование гистонов (присоединение остатка уксусной кислоты CH₃CO- к белковым молекулам), в результате которого увеличивается доступность хроматина для транскрипционного аппарата (Kadonaga, 1998; Razin, 1998; Jenuwein, Allis, 2001; Weaver, 2007).

3) микро-РНК – короткие цепочки нуклеотидов, участвующие в регуляции экспрессии генов путем связывания с матричной РНК или самими транскрибируемыми генами (Rodgers et al., 2013; Turner et al., 2015).

дификация поведения особей в череде поколений осуществляется без изменения её нуклеотидной структуры.

Ещё один пример эпигенетической регуляции – эксперименты с самцами лабораторных мышей (Rodgers et al., 2013), показавшие, что длительный стресс приводит к перестройке гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы, и новый фенотип, характерным признаком которого являются определённые изменения в экспрессии генов и уровне их метилирования, передаётся от самцов их потомкам. В этом эпигенетическом “перепрограммировании” потомства может участвовать и микро-РНК, локализующаяся в гаметах самцов. Эпигенетическое “программирование” выявлено также в социальном и материнском поведении (Weaver et al., 2004; Szyf et al., 2005, 2007; Weaver, 2009).

Существование эпигенетической регуляции поведения доказано и в экспериментах с самками прерийной полевки (Turner et al., 2015), у которых искусственно стимулировали предпочтение полового партнёра без спаривания. Как показали эксперименты, искусственная стимуляция приводит к увеличению степени ацетилирования гистонов в промоторе генов рецепторов окситоцина (OTR и *oxtr*) и вазопрессина ($V_{1a}R$ и *avpr1a*) в прилегающем ядре перегородки (*nucleus accumbens*) точно таким же образом, как и при естественном спаривании самок с самцами.

Выше уже упоминались эксперименты с лабораторными крысами (Liu et al., 1997), в которых было показано, что чем больше самка вылизывает и чистит своих детёнышей, тем выше их устойчивость к стрессу, и наоборот. Выявленный эффект не зависит от времени, которое самка проводит в гнезде с детёнышами или затрачивает на их кормление молоком. Опыты с перекрёстным выкармливанием также показали, что если детёнышей самок, уделявших мало времени грумингу своего потомства, подсаживали к самкам, демонстрирующим высокий уровень груминга, то они становились более устойчивыми к стрессу, и наоборот. Иными словами, стресс-устойчивость детёнышей, выкормленных приёмными матерями, зависела именно от фенотипа последних, а не от фенотипа биологических родителей. Более того, став половозрелыми, самки демонстрировали тот же уровень родительской заботы о собственных детёнышах, который был привит им приёмными родителями (Francis et al., 1999). В этом и заключается эпигенетическое “программирование” поведения потомства.

Дальнейшие исследования позволили установить, что у потомства, выкормленного самками, демонстрирующими высокий уровень материнской заботы (груминга детёнышей), плотность рецепторов глюкокортикоидов в гиппокампе была существенно более высокой, чем у детёнышей, выкормленных менее заботливыми матерями (Meaney et al., 1989; Liu et al., 1997), и именно поэтому они отличаются повышенной устойчивостью к стрессу. Выявлено также, что у последних *exon17* промотор глюкокортикоидных рецепторов оказался метилированным, тогда как у детёнышей, выкормленных заботливыми самками, он не был метилированным (Weaver et al., 2004). Эксперименты с перекрёстным выкармливанием подтвердили, что именно

самки, воспитывающие детёнышей, а не их биологические матери обеспечивают эпигенетический эффект, проявляющийся через метилирование ДНК (Weaver et al., 2004). Нейрофизиологический механизм, с помощью которого вылизывание (груминг) способствует метилированию ДНК, пока не установлен. Имеются лишь предположения, что он связан с активацией синтеза некоторых специфических протеинов (CREB, NGFI-A), участвующих в регуляции транскрипции генов, ответственных за синтез глюкокортикоидных рецепторов (Weaver et al., 2007).

Помимо прочего, вылизывание и груминг детёнышей усиливают экспрессию генов рецепторов эстрадиола (ER α) и окситоцина (OTR), обеспечивающих стимуляцию родительской заботы у самок (Shepard et al., 2009).

Полагают, что потенциал эпигенетического программирования нейронов зависит от нейрофизиологических механизмов, которые действуют только у детёнышей и молодых особей (Weaver, 2007), а эпигенетические модификации фенотипа взрослых особей невозможны. Существует, однако, исключение из этого правила: нейрогенезис осуществляется в гиппокампе, структуры которого ответственны за формирование стресс-реакций и у взрослых особей (Gould et al., 1999).

Что касается материнского влияния на распределение рецепторов андрогенов и нейропептидов у детёнышей-самцов, то об этом почти ничего не известно (Shepard et al., 2009). Полагают, однако, что, хотя энзиматические процессы, связанные с эпигенетической модификацией генома, одинаковы у детёнышей обоих полов, эпигенетический эффект может зависеть от пола детёныша. В частности, установлено, что материнский груминг стимулирует связывание вазопрессина с рецепторами V_{1a} в миндалевидном ядре у детёнышей-самцов, но не у детёнышей-самок. Напротив, связывание окситоцина с рецепторами OTR в миндалевидном ядре и ядре ложа терминальной пластинки у самок выражено в большей степени, чем у самцов (Francis et al., 2002). Несмотря на эти различия, эпигенетический эффект, выражающийся в формировании того или иного эндотипа, оказывается одинаковым у детёнышей обоих полов (Liu et al., 1997).

Эпигенетическое “программирование” поведения детёнышей, результаты которого проявляются позднее, в зрелом возрасте, осуществляется не только благодаря тактильной стимуляции на ранних стадиях постнатального развития, но и другими способами, в том числе посредством сенситизации (Brown, Moger, 1983; Dewsbury, 1985; Walsh et al., 1996). У самок лабораторных мышей изучали, в частности, последствия действия бутирата натрия (Stolzenberg et al., 2012), который способствует ацетилированию гистонов в средней преоптической области (СПО) гипоталамуса (Bonthuis et al., 2011). Девственным самкам требуется регулярное предъявление новорожденных детёнышей (по 2 часа в течение 4 дней) для стимуляции у них высокого уровня родительской заботы (груминг, вылизывание и насиживание детёнышей) в результате сенситизации. Установлено, что это происходит из-за повышения экспрессии генов, ответственных за синтез рецепторов нескольких гормонов (Esr2, Oxt, Avp, avpr1a) в СПО гипоталамуса. Следует

отметить, что контакты с детёнышами могут повлиять на экспрессию генов и стимулировать родительское поведение у взрослых особей, не имеющих предварительного родительского опыта, даже в отсутствие соответствующих гормонов-регуляторов (эстрогена, эстрадиола, окситоцина и вазопрессина). Добавление бутирата натрия в питьевую воду снижало эффект сенсилизации на 50% в результате подавления экспрессии гена гистон-ацетилтрансферазы (Crebbp) и генов рецепторов стероидных гормонов и нейропептидов (Esr2, Oxt, Avp и avpr1a) в СПО гипоталамуса (Stolzenberg et al., 2012). Установлено также, что передача навыков родительской заботы от матери к дочери завит от степени метилирования промотора гена, ответственного за синтез рецепторов эстрогена (Esr1) в СПО гипоталамуса (Champagne et al., 2006).

В настоящее время появляется всё больше доказательств того, что даже кратковременный контакт взрослой особи с новорожденными детёнышами может оказать существенное влияние на её дальнейшие взаимоотношения с потомством (Klaus et al., 1972; Kennell et al., 1974; O'Connor et al., 1980; Buranasin, 1991; Kennell, Klaus, 1998; Bystrova et al., 2009).

Результаты описанных выше экспериментальных исследований касаются в основном эпигенетического “программирования” поведения самок, имеющего отношение к укреплению парных связей и заботе о потомстве. В этом процессе важнейшую роль играет тактильная стимуляция (груминг) на ранних стадиях постнатального онтогенеза, а также контакты с новорожденными детёнышами в зрелом возрасте (сенсилизация). Однако, как показано в подразделе, посвящённом описанию проксимальных механизмов социализации, тактильная стимуляция и сенсилизация играют точно такую же роль в формировании прочных парных связей и стимуляции родительского поведения у самцов. Хотя в отношении особей этого пола соответствующих экспериментов, указывающих на конкретные нейрофизиологические механизмы стимуляции или снижения экспрессии генов, практически не проводили, можно полагать, что эпигенетическое “программирование” их поведения происходит таким же образом, как и у самок. Косвенным доказательством этого служат результаты экспериментов с прерийной и обыкновенной полёвками (McGuire, 1988; Громов, 2013б), а также с монгольской песчанкой (Громов, 2009а).

Итак, экспериментальные исследования убедительно доказывают, что существуют эпигенетические механизмы перестройки нейрофизиологических систем регуляции социального поведения, в том числе поведенческих реакций, связанных с формированием прочных парных связей и заботой о потомстве, благодаря которым создаются условия для последующей трансформации социальной структуры и перехода от условно одиночного образа жизни вида к семейно-групповому. В соответствии с эпигенетической теорией эволюции, наиболее важными стресс-факторами, воздействующими на нейрофизиологические системы регуляции поведения и способствующими эпигенетическому “программированию” особей в соответствии с семейно-групповым образом жизни, следует признать высокий уровень тактильной

стимуляции детёнышей на ранних стадиях постнатального онтогенеза, а также стимуляцию взрослых особей (в особенности, самцов) при контактах с новорожденными детёнышами, вызывающую эффект сенситизации. Благодаря этим двум стресс-факторам осуществляется перенастройка всей нейрофизиологической системы регуляции поведения, без которой, по-видимому, не может сформироваться эндофенотип, соответствующий семейно-групповой социальной организации. Поскольку указанные стресс-факторы не относятся к экологическим, можно полагать, что глубокая трансформация социальной структуры у грызунов может осуществляться независимо от внешней среды, если не включать в это понятие ближайшее социальное окружение. Наличие в популяции особей с эндофенотипом, который можно условно охарактеризовать как “заботливый партнёр и родитель”, автоматически создаёт предпосылки для развития кооперации, обеспечивающей на первых порах совместное обустройство норы или другого подходящего убежища, охрану и запаховую маркировку общего участка обитания и заботу о потомстве. Если кооперация даёт семейным парам преимущество перед особями–одиночками, повышая их совокупную приспособленность, то естественный отбор будет способствовать постепенному увеличению в популяции доли особей с соответствующим эндофенотипом, и у вида в целом (либо в его отдельных популяциях) будет формироваться и преобладать семейно-групповая организация. Иными словами, такой вид, в терминах социо-экологической концепции, следует называть не одиночным, а социальным.

Заключение

В популяциях разных видов грызунов существуют два основных типа группировок – агрегации взрослых особей и семейные группы. В социальной организации этих группировок имеются принципиальные различия. Для видов с семейно-групповым образом жизни характерны устойчивые парные связи, миролюбивые и аффилиативные взаимодействия между партнёрами, проявление заботы о потомстве у самцов и широко развитая кооперация. У подавляющего большинства видов с агрегациями взрослых особей ничего подобного нет, если только речь не идёт о так называемых зимовочных агрегациях, являющихся временными образованиями, в которых допускаются толерантные отношения между особями, не участвующими в размножении и объединяющимися лишь для того, чтобы с минимальными энергетическими затратами пережить неблагоприятный сезон года. Во взаимодействиях между взрослыми особями в агрегациях преобладают агонистические формы поведения, которые способствуют территориальной изоляции гнездовых участков самок и формированию иерархии доминирования среди самцов, конкурирующих за особей противоположного пола.

Согласно существующей социоэкологической концепции, любые объединения особей в популяциях млекопитающих формируются под влиянием внешних факторов, связанных со средой обитания. Однако у грызунов во многих случаях трудно (если вообще возможно) обнаружить взаимосвязь

между определённым типом социальной структуры и экологическими условиями. Можно говорить лишь о комплексе внешних и внутренних факторов (экологических, физиологических, социальных), определяющих формирование некоторого набора вариантов социальной организации, наиболее типичных для того или иного вида. При этом, как показывают многие исследования, экологические факторы далеко не всегда выступают на первый план, хотя и создают необходимые предпосылки для трансформации социальной структуры.

Пресс хищников оказывает на популяции грызунов неоднозначное воздействие и во многих случаях не только не способствует, но и препятствует образованию крупных группировок. Поведенческие адаптации, такие, как акустическая сигнализация в ответ на приближение крупных наземных и пернатых хищников, выработались в процессе эволюции как у видов, относящихся к категории условно одиночных, так и у видов с семейно-групповой социальной организацией. Поэтому нет никаких оснований утверждать, что акустическая сигнализация способствует переходу от одиночного образа жизни к семейно-групповому. Она – скорее всего, лишь адаптация к условиям обитания в открытых биотопах, снижающая риск гибели от хищников независимо от социальной организации вида. Другие подобные адаптации, например, ‘эффект группы’, также являются, скорее, следствием, чем причиной формирования группировок в популяциях грызунов.

Мозаичность в распределении кормовых и других ресурсов, возможно, благоприятствует образованию агрегаций в популяциях некоторых видов грызунов, но никак не семейных групп, формирование которых начинается с объединения неродственных особей в семейные пары. К этому процессу никакого отношения не имеет филпатрия, которой некоторые социозкологи приписывают ведущее значение в эволюции социальности среди грызунов.

Объединению разнополых особей в семейные пары, по мнению апологетов социозологии, должна способствовать равномерность пространственного распределения кормовых ресурсов, препятствующая их монополизации. Однако этот постулат слабо подкрепляется данными полевых исследований. Кроме того, социозологическая концепция не даёт внятного объяснения, каким образом равномерное распределение кормовых ресурсов обеспечивает подавление взаимной агрессивности половых партнёров, укрепление парных связей и стимуляцию родительской заботы у самцов, без чего формирование семейных групп, в особенности у мышевидных грызунов, становится маловероятным.

У ряда видов грызунов, отличающихся крупными размерами тела или низкими темпами внутриутробного и постнатального развития (например, у представителей родов *Castor*, *Synomys*, *Marmota*, а также некоторых видов трибы *Hustricomorpha*), семейные группы образуются благодаря задержке расселения молодняка, физически не вполне готового к самостоятельному существованию. У этих видов переход к семейно-групповому образу жизни осуществился под влиянием целого комплекса факторов (экологических,

физиологических, социальных), при этом формированию наиболее сложных семейных группировок способствовали, в основном, физиологические и социальные факторы, но не экологические.

Наибольшие трудности возникают с объяснением эволюции социальности среди мышевидных грызунов (*Muromorpha*), демонстрирующих широкое межвидовое и внутривидовое разнообразие социальной структуры элементарных внутривидовых группировок, которое с позиций классической социоэкологической концепции не всегда объяснимо, так как прямая связь социальной организации с такими факторами, как пресс хищников и пространственное распределение кормовых ресурсов, у этих грызунов практически не обнаруживается.

В качестве альтернативы существующей социоэкологической концепции предлагается *эколого-физиологическая концепция* эволюции социальности у грызунов. В её основе лежит представление о том, что эволюционная трансформация социальной структуры и социальной организации вида при переходе от условно одиночного к семейно-групповому образу жизни осуществляется под влиянием сложного комплекса факторов, среди которых экологические и иные факторы, связанные с условиями обитания, играют второстепенную роль. Вернее, экологические факторы могут способствовать формированию агрегаций в популяциях некоторых видов грызунов, а также оказывать определённое влияние на состав взрослых особей в семейных группах некоторых видов, либо служить необходимым (но не достаточным) условием для более глубокой трансформации социальной структуры. К числу последних, вероятно, относятся климатические условия, характеризующиеся устойчивой (циклической) сменой сезонов, когда благоприятный для существования и размножения вида период сменяется неблагоприятным. В таких условиях, которые типичны, например, для Голарктики и некоторых тропических регионов, успешное выживание и размножение особей может зависеть от того, способны ли они кооперироваться и компенсировать энергетические затраты, связанные, в первую очередь, с роющей деятельностью, гнездостроением, фуражированием и охраной запасов корма для того, чтобы успешно пережить суровый сезон года.

В предлагаемой концепции особое значение придаётся проксимальным механизмам социализации, обеспечивающим укрепление парных связей и стимулирование родительского поведения у самцов, равно как и повышение уровня родительской заботы у самок. Это, в свою очередь, служит залогом развития кооперации, которая, как легко понять, играет не менее важную роль в процессе перестройки социальной структуры. Кооперация особенно необходима для совместной эксплуатации и охраны ресурсов (участков обитания), а также для воспитания потомства. Кооперация при уходе за детёнышами (*biparental care*, *alloparenting*), пожалуй, важнее любой другой, поскольку без неё у грызунов не образуется самых сложных социальных группировок. Можно полагать, что переход к семейно-групповому образу жизни у грызунов осуществляется в том случае, если, благодаря кооперации, повышается совокупная приспособленность особей (*inclusive fitness*),

совместно ухаживающих за потомством, сооружающих достаточно сложные убежища и охраняющих территорию с ограниченными кормовыми ресурсами.

Основная идея эколого-физиологической концепции заключается в том, что эволюция социальности у грызунов (т.е. переход от условно одиночного образа жизни к семейно-групповому) осуществляется под влиянием сложного комплекса факторов, в том числе экологических (к ним, вероятнее всего, относятся неравномерное распределение кормовых ресурсов, обилие калорийных кормов, сезонная смена климатических условий), физиологических (специфика биологии размножения, темпы пренатального развития детёнышей) и социальных (условия постнатального онтогенеза, сенситизация и кооперация). Изменение социальной структуры, скорее всего, происходит не скачкообразно (от условно одиночного образа жизни к семейно-групповому), а поэтапно – через формирование агрегаций как промежуточного варианта. Направление вектора трансформации социальной структуры от её примитивного варианта, характерного для условно одиночных видов, в сторону агрегаций и семейных групп определяется приоритетом тех или иных факторов в их сложном взаимодействии.

Предлагаемая концепция вполне логично объясняет и эволюцию эусоциальности среди грызунов: этому могли способствовать внешние факторы (засушливый климат, типичный для сухого сезона в тропиках и неравномерное распределение кормовых ресурсов), создающие предпосылки для формирования сложных семейных групп, а также социальные факторы (кооперация вкупе с проксимальными механизмами социализации), благодаря которым семейные группы со сложной социальной организацией сформировались окончательно.

В эколого-физиологической концепции эволюция социальности рассматривается и как эпигенетический процесс. С позиций эпигенетической теории вполне логично объясняется формирование разных типов пространственно-этологической структуры грызунов и, соответственно, разных категорий группировок (градаций социальности) под влиянием сложного комплекса экологических и социальных факторов. Однако именно социальные факторы ответственны за формирование социальной организации наиболее высокой степени сложности. Можно полагать, что четыре основных типа пространственно-этологической структуры популяций грызунов представляют собой разные варианты реализации одной и той же онтогенетической программы, и конечный результат предопределяется сочетанием индивидуальной генетической конституции и факторов среды. При постоянстве действия этих факторов в ряду поколений осуществляется отбор в пользу наиболее адаптивных эндофенотипов. Направление этого процесса не детерминировано, и эволюционная трансформация социальной структуры и социальной организации в популяциях грызунов теоретически возможна в обоих направлениях – не только от простого варианта к сложному, но и наоборот.

Список литературы

- Батурин А.Л., 1983. Ролевая структура семей сурка Мензбира // Редкие виды млек-х СССР и их охрана. Матер. 3-го Всесоюз. совещ. М. С. 56-58.
- Башенина Н.В., 1962. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости. М.: Изд-во МГУ.
- Башенина Н.В., 1977. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука.
- Башенина Н.В., Мейер Н.М., Алекперов О.Х., Ерофеева С.Н., 1994. Величина выводка. В кн. Обыкновенная полевка: виды двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924. М.: Наука, С. 226-236.
- Беляев Д.К., 1962. О некоторых проблемах коррелятивной изменчивости и их значении для теории и селекции животных // *Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук.* № 10. С. 111-124.
- Бородин П.М., 1987. Стресс и генетическая изменчивость // *Генетика* Т. 23. № 6. С. 1003-1010.
- Бородин П.М., Беляев Д.К., 1980. Влияние стресса на частоту кроссинговера во 2-й хромосоме домовой мыши // *Докл. АН СССР.* Т. 253. № 3. С. 727-729.
- Веревкин М.В., 1981. Использование территории полуденной песчанкой в Заунгузских Каракумах // Экология и мед. значение песчанок фауны СССР. М. С. 130-131.
- Веревкин М.В., 1982. Территориальные отношения полуденной песчанки в период размножения // Млекопитающие СССР. III съезд Всесоюз. териол. об-ва. Тез. докл. Т. 2. М. С. 120.
- Веревкин М.В., Миронов А.Д., 1990. Динамика структуры популяции полуденной песчанки в Заунгузских Каракумах // V Съезд Всесоюз. териол. общ-ва. Тез. докл. Т. 3. С. 138-139.
- Волох А.М., 1988. Структура бобровой популяции в бассейне Среднего Днепра и продолжительность жизни бобров в природе // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Т. 2. Свердловск. С. 76-77.
- Воробей В.А., 1987. Распространение и экология полуденной и гребенщиковой песчанок // Матер. 1 научн. конф. молод. спец-ов противочумн. учрежд. Кавказа (Кафан, 1986). С. 76-81.
- Гамбарян П.П., Папанян С.Б., Мартиросян Б.А., 1960. Материалы по экологии полуденной песчанки в Армянской СССР // *Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.* Т. 65. Вып. 6. С. 17-22.
- Герлиевич Н.М., 1970. Влияние размера искусственной популяции на поведение и физиологическое состояние рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // *Вестник Ленинградского университета* № 21. С. 34-40.
- Гольцман М.Е., Попов С.В., Чабовский А.В., Борисова Н.Г., 1994. Синдром социальной. Сравнительное исследование поведения песчанок // *Журн. общ. биол.* Т. 55. № 1. С. 49-69.
- Гревец В.И., 2007. Пространственно-функциональная структура популяций и социальное поведение речного бора (*Castor fiber* L.) // IV Всеросс. конф. по поведению животных. М.: КМК. С. 355-356.
- Громов В.С., 1981. Социальная организация семейных групп монгольской песчанки в естественных поселениях // *Зоол. журн.* Т. 60. Вып. 11. С. 1683-1693.
- Громов В.С., 1986. Морфологическая изменчивость, поведение и систематика косули. Дисс. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР.
- Громов В.С., 1989. Экология и поведение черно-белых колобусов в долине реки Алверо // Эколого-фаунистические исследования в Юго-Западной Эфиопии. М.

- С. 120-137.
- Громов В.С., 1990. Социальное доминирование и территориальное поведение монгольских песчанок (*Meriones unguiculatus*) // Докл. АН. Т. 314. № 5. С. 1268-1271.
- Громов В.С., 1992. Семейно-групповой образ жизни и территориализм у монгольских песчанок (*Meriones unguiculatus*) // Поведение и коммуникация млекопитающих. М.: Наука, С. 76-114.
- Громов В.С., 2000. Этологические механизмы популяционного гомеостаза у песчанок (Mammalia, Rodentia). М.: ИПЭЭ РАН.
- Громов В.С., 2001а. Сравнительный анализ социального поведения двух видов полевков (*Lasiopodomys brandti* и *Microtus socialis*) с семейно-групповым образом жизни // Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России. Матер. конференции, Москва, 13-15 дек. 2001. С. 62-64.
- Громов В.С., 2001б. Поведение полевков Брандта (*Lasiopodomys brandti* Radde, 1852) в экспериментальных группах. 1. Социальная структура семейных групп в условиях лабораторного содержания // Зоол. журн. Т. 80. Вып. 12. С. 1-8.
- Громов В.С., 2002. Поведение полевков Брандта (*Lasiopodomys brandti* Radde, 1852) в экспериментальных группах. 2. Использование пространства и социальная организация в условиях полувольного содержания // Зоол. журн. Т. 81. Вып. 1. С. 1-6.
- Громов В.С., 2003а. Социальная структура семейных групп общественной полевки (*Microtus socialis* Pall.) в условиях лабораторного и вольерного содержания // Зоол. журн. Т. 82. Вып. 1. С. 1-10.
- Громов В.С., 2003б. Территориальная структура и социальная организация у полевки Брандта (*Lasiopodomys brandti*) в условиях полувольного содержания // Зоол. журн. Т. 82. Вып. 7. С. 852-861.
- Громов В.С., 2005а. Типы пространственно-этологической структуры популяций грызунов // Зоол. журн. Т. 84. Вып. 8. С. 1003-1014.
- Громов В.С., 2005б. Ритуализованное агонистическое поведение грызунов // Усп. совр. биол. Т. 125. № 5. С. 522-533.
- Громов В.С., 2007а. Родительское поведение общественной полевки (*Microtus socialis*) в лабораторных условиях // Зоол. журн. Т. 86. Вып. 11. С. 1389-1397.
- Громов В.С., 2007б. Пространственно-этологическая структура и эволюция социальности у грызунов // Доклады АН. Т. 412. № 4. С. 561-563.
- Громов В.С., 2008. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Т-во научн. изданий КМК.
- Громов В.С., 2009а. Взаимодействия партнеров в семейных парах, забота о потомстве и роль тактильной стимуляции в формировании родительского поведения монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus*) в лабораторных условиях // Известия РАН. Сер. биол. № 5. С. 569-579.
- Громов В.С., 2009б. Забота о потомстве у красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) в лабораторных условиях // Сиб. экол. журн. № 3. С. 467-473.
- Громов В.С., 2013а. Забота о потомстве у грызунов: Этологические, физиологические и эволюционные аспекты. М.: Т-во научн. изданий КМК.
- Громов В.С., 2013б. Забота о потомстве и влияние присутствия самца на формирование родительского поведения у обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) в лабораторных условиях // Сиб. экол. журн. № 3. С. 431-438.
- Громов В.С., 2016. Выживаемость и темпы роста детенышей в выводках обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) в зависимости от присутствия самца // Сиб. экол. журн. № 6. С. 911-918.
- Громов В.С., Вознесенская В.В., 2013. Забота о потомстве, агрессивность и секреция тестостерона у самцов грызунов: корреляционный анализ // Изв. РАН. Сер. биол.

- Громов В.С., Воробьева Т.В., 1995. Поведение полуденных песчанок (*Meriones meridianus*) в условиях полувольного содержания. 1. Социальная организация и использование пространства // *Зоол. журн.* Т. 74. Вып. 11. С. 101-116.
- Громов В.С., Осадчук Л.В., 2013. Забота о потомстве и секреция тестостерона у самцов рыжей полевки (*Myodes glareolus*): сенситизация и андрогенная стимуляция отцовского поведения // *Изв. РАН. Сер. биол.* № 1. С. 111-116.
- Громов В.С., Попов С.В., 1979. Некоторые особенности пространственно-этологической структуры поселений монгольской песчанки и попытки воздействия на нее фармакологическими средствами // *Зоол. журн.* Т. 58. Вып. 10. С. 1528-1535.
- Дежкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.Г., 1986. Бобр. М.: Агропромиздат.
- Дмитриев П.П., 1980. Экология китайской полевки, *Lasiopodomys mandarinus*, и ее роль в биоценозах Северной Монголии // *Зоол. журн.* Т. 59. Вып. 12. С. 1852-1861.
- Дубровский Ю.А., Неронов В.М., Доброхотов Б.П., Вьюков В.Н., Баженов Т.В., 1967. Материалы о строении нор больших песчанок по результатам их полной раскопки // *Материалы по грызунам.* Вып. 8. С. 175-187.
- Дубровский Ю.А., 1978. Песчанки и природная очаговость кожного лейшманиоза. М.: Наука.
- Евсиков В.И., Герлинская Л.А., Мошкин М.П., Музыка В.И., Назарова Г.Г., Овчинникова Л.Е., Потапов М.А., Рогов В.Г., 2001. Генетико-физиологические основы популяционного гомеостаза // *Водяная полевка. Образ вида.* Под ред. П.А. Пантелева. М.: Наука, С. 386-412.
- Емельянов И.Г., 1988. Особенности размножения общественной полевки в степной зоне Украины // *Изучение териографии Украины, ее рациональное использование и охрана.* Киев: Наукова думка, С. 68-77.
- Емельянов И.Г., Золотухина С.И., 1990. Изменения пространственной структуры популяции общественной полевки на разных фазах динамики численности // V Съезд Всес. териол. об-ва АН СССР. М. Т. 2. С. 151.
- Жарков И.В., Соколов В.Е., 1967. Речной бобр (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) в СССР // *Acta Theriol.* V. 12. P. 27-46.
- Жигарев И.А., 2004. Мелкие млекопитающие рекреационных и естественных лесов Подмосквья. М.: Прометей.
- Золотухина С.И., 1980. Перемещение полевки и их роль в динамике численности популяций // *Грызуны. Матер. V Всесоюз. совещ.* М.: Наука, С. 198-199.
- Золотухина С.И., 1988. Характер пространственного размещения общественных полевки в биосферном заповеднике Аскания-Нова // *Вест. зоол. (Киев)* № 3. С. 32-35.
- Зоренко Т.А., 1979. Структура поселений обыкновенной полевки *Microtus arvalis* Pall. // *Динамика популяций и поведение позвоночных животных в Латвийской ССР.* Рига. С. 79-101.
- Зоренко Т.А., 1994а. Половозрастная структура и ее изменения. В кн. Обыкновенная полевка: виды двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924. М.: Наука, С. 289-297.
- Зоренко Т.А., 1994б. Этология. В кн.: Обыкновенная полевка: виды двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924. М.: Наука, С. 289-297.
- Зоренко Т.А., Капрале Л., 2003. Избегание инбридинга и репродуктивная стратегия у некоторых видов полевки Arvicolinae // *Териологические исследования.* СПб.

- Вып. 3. С. 124-137.
- Зоренко Т.А., Скиндерская И.А., 1996. Половые циклы и поведенческая рецептивность у самок общественных полевок подрода *Sumeriomys* (Rodentia, Arvolinae) // Зоол. журн. Т. 75. Вып. 11. С. 1705-1714.
- Зоренко Т.А., Якобсоне Г.Х., 1986. Особенности развития полевки Брандта (*Lasiodromus brandti* Radde) в постнатальном онтогенезе // Охрана, экология и этология животных. Сб. научн. трудов. Рига: ЛГУ им. П. Стучки. С. 25-44.
- Зоренко Т.А., Сморгачева А.В., Аксенова Т.Г., 1994. Размножение и постнатальный онтогенез китайской полевки, *Lasiodromys mandarinus* (Rodentia, Arvicolinae) // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 6. С. 120-129.
- Зубко Я.П., 1962. О размножении общественной полевки (*Microtus socialis* Pall.) на юге Украины // Ученые записки Харьковского ун-та Т. 32. С. 111-116.
- Иванкина Е.В., 1986. Пространственные отношения самцов и самок рыжих полевок // IV Съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. Т. 1. С. 222-223.
- Ильенко А.И., Зубчианинова Е.В., 1963. Круглогодичные наблюдения за мечеными рыжими полемками и лесными мышами в Подмосковье // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 4. С. 609-617.
- Карасева Е.В., 1955. Мечение наземных млекопитающих в СССР // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 60. Вып. 5. С. 31-42.
- Карасева Е.В., Кучерук В.В., 1954. Изучение подвижности обыкновенных полевок с помощью мечения зверьков // Матер. экол. конф. Тез. докл. Москва, 1954. Т. 3. С. 80-83.
- Карулин Б.Е., Никитина Н.А., Литвин В.Ю., Хляп Л.А., Охотский Ю.В., Альбов С.А., 1979. Суточная активность и территория гребенщиковой песчанки (*Meriones tatariscinus*) // Зоол. журн. Т. 58. Вып. 8. С. 1195-1201.
- Касаткин М.В., 1990. К экологии общественной полевки предгорий Дагестана // Матер. V Съезда Всесоюз. териол. об-ва. Т. 2. М. С. 158-159.
- Касаткин М.В., 1995. Сравнение пространственно-этологических структур двух видов серых полевок и их реакций на естественные и антропогенные воздействия // Экология популяций: структура и динамика. Ч. 1. М.: ВАСХНИЛ, С. 397-405.
- Касаткин М.В., 1997. Временные поселения общественной полевки (*Microtus socialis* Pall.) Дагестана // Зоол. журн. Т. 76. Вып. 7. С. 878-880.
- Касаткин М.В., 2002. Особенности биологии и популяционная структура общественной полевки (*Microtus socialis* Pall.) // Сб. научн. тр. Гос. Биол. музея им. К.А.Тимирязева. С. 103-142.
- Касаткин М.В., Неронов В.В., 2005. Влияние степных пожаров на экологию общественной полевки (*Microtus socialis* Pallas, 1773) в Калмыкии // Сб. научн. тр. Гос. Биол. музея им. К.А. Тимирязева. С. 230-251.
- Касаткин М. В., Исаев С.И., Савинецкая Л.Е., 1998. Некоторые особенности экологии общественной полевки (*Microtus socialis*) в районе Черных земель Калмыкии в период нарастания численности // Зоол. журн. Т. 77. Вып. 5. С. 582-592.
- Квашилин С.А., Карасева Е.В., 1985. К изучению пространственно-этологической структуры поселений серых крыс и особенностей их поведения в открытых биотопах // Распространение и экология серой крысы и методы ограничения ее численности. М.: Наука, С. 129-146.
- Козлов Н.П., 1965. Экологические предпосылки прогнозов колебаний численности и мероприятий по борьбе со степной пеструшкой и общественной полемкой Целинного и Ставропольского краев. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Саратов.
- Колесников И.И., 1935. Краснохвостая песчанка. Материалы к биологии, экономиче-

- скому значению и мерам борьбы // *Тр. Среднеаз. гос. ун-та. Сер. VIIa. Зоология*. Вып. 19. С. 1-31.
- Корытин С.А., Бибииков Д.И., 1985. Охотничье поведение. В кн.: Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука, С. 311-324.
- Кошкина Т.В., Окулова Н.М., Аристова В.А., 1972. Территориальные отношения у грызунов и их роль в регуляции плотности населения // *Тр. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол.* Т. 48. С. 215-237.
- Крылова Т.В., 1985. Популяция краснохвостой песчанки в полупустынном биоценозе Азербайджана в фазе "пик-депрессия" // *Биол. науки. Научн. докл. высш. шк. Т.* 9. С. 55-59.
- Лавров Л.С., 1938. Опыт клеточного разведения бобров // *Тр. Воронеж. зап.* Т. 1. С. 171-200.
- Лавров Л.С., 1953. Методика кольцевания речных бобров // *Тр. Воронеж. зап.* Т. 4. С. 84-87.
- Леонтьев А.Н., 1954. К экологии когтистой песчанки в БМАССР // *Изв. Иркут. н.-и. противочум. ин-та Сибири и Д. Востока* Т. 16. С. 78-84.
- Леонтьев А.Н., 1957. К суточной активности монгольской песчанки и полевки Брандта // *Изв. Иркут. н.-и. противочум. ин-та Сибири и Д. Востока* Т. 24. С. 296-302.
- Леонтьев А.Н., 1962. К изучению популяций монгольских песчанок методом мечення // *Изв. Иркут. н.-и. противочум. ин-та Сибири и Д. Востока* Т. 24. С. 296-302.
- Малыгин В.М., Деулин В.Б., 1979. Некоторые особенности экологии и поведения видов полевки из группы *Microtus arvalis* // *Зоол. журн.* Т. 58. Вып. 5. С. 731-741.
- Маркель А.Л., 2008. Стресс и эволюция // *Вестник ВОГиС* Т. 12. № 1/2. С. 206-215.
- Махмудов Р.М., 1987. О семейных группах и участках краснохвостых песчанок на Апшероне // Матер. 1 научн. конф. молод. спец-ов противочумн. учрежд. Кавказа (Кафан, 1986). С. 139-141.
- Машкин В.И., 1983. Внутривидовые отношения у сурков Мензбира (*Marmota menzbieri* Kaschk.) // *Фауна и экология грызунов* Вып. 15. С. 204-224.
- Миронов А.Д., 1976. Становление территориальных отношений и кормового поведения у молодых особей рыжей полевки // Групповое поведение животных. Докл. участников II Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука, С. 255-257.
- Миронов А.Д., 1979. Территориальное поведение рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* Schreb. Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. Л.
- Миронов А.Д., 1982. Социальная структура населения рыжей полевки в период размножения // Млекопитающие СССР. III Съезд Всесоюзн. териол. общ-ва. Т. 2. С. 148-149.
- Миронов А.Д., 2003. Пространственно-временная организация участков обитания грызунов. Автореферат дисс. ... докт. биол. наук. СПб.
- Мокроусов Н.Я., 1977. Особенности размножения полуденной песчанки в различных частях ее ареала // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. Мат. Всесоюз. совещ. Ашхабад. С. 150-151.
- Наумов Н.П., 1940. Экология курганчиковой мыши *Mus musculus hortulanus* Nordm. // *Тр. ИЭМАН СССР* Т. 3. Вып 1. С. 33-76.
- Наумов Н.П., 1951. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов // Фауна и экология грызунов. Вып. 4. С. 3-21.
- Наумов Н.П., 1956. Мечение млекопитающих и изучение их внутривидовых связей // *Зоол. журн.* Т. 35. Вып. 1. С. 3-15.
- Наумов Н.П., 1967. Структура популяций и динамика численности наземных позво-

- ночных // Зоол. журн. Т. 46. Вып. 10. С. 1470-1486.
- Наумов Н.П., 1971. Пространственные структуры вида млекопитающих // Зоол. журн. Т. 50. Вып. 7. С. 965-980.
- Наумов Н.П., 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биол. Т. 34. Вып. 6. С. 808-817.
- Никитина Н.А., 1972. О размерах индивидуальных участков грызунов фауны СССР // Зоол. журн. Т. 51. Вып. 1. С. 119-126.
- Никитина Н.А., 1980. Рыжие полевки // Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, С. 189-198.
- Овсяников Н.Г., Поярко А.Д., Бологов В.П., 1985. Коммуникация и социальная организация. В кн.: Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука, С. 295-310.
- Орленев Д.П., 1983. "Замещение вакансий" доминирующих особей в семейных группах монгольской песчанки // Поведение животных в сообществах. Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных, Т. 2. М. С. 146-147.
- Орленев Д.П., 1987. Пространственно-этологическая структура популяции монгольской песчанки в норме и при искусственном изменении численности: Дисс. ... канд. биол. наук. М.
- Папанян С.Б., 1966. К экологии полуденной песчанки (*Meriones meridianus dahli* Schild.) в Армянской ССР // Биол. журн. Армении Т. 19. № 5. С. 68-80.
- Пасхина Н.М., 1981. Структура элементарных группировок песчанок разных видов // Экология и мед. значение песчанок фауны СССР. Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по экологии и мед. значению песчанок – важн. грызунов арид. зоны. М. С. 170-175.
- Петров В.С., Шейкина М.В., 1950. К вопросу о динамике возрастного состава и размножения в популяции полуденных песчанок // Грызуны и борьба с ними. Вып. 3. С. 179-188.
- Плетенёв А.А., Михневич Ю.И., Крученкова Е.П., Рожнов В.В., Гольцман М.Е., 2016. Структура участка обитания псцов при сверхобильном источнике пищевых ресурсов // Териофауна России и сопредельных территорий. Мат. междунардн. совещ. 1-5 февраля 2016 г. М. С. 329.
- Плюснин Ю.М., Евсиков В.И., 1983. Сезонные изменения формы социальной организации репродуктивных групп водяной полевки // Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих. Всесоюз. совещ. Тез. докл. М. С. 155-157.
- Попов С.В., Чабовский А.В., 2005. Понятие социальности в исследованиях млекопитающих // Зоол. журн. Т. 84. Вып. 1. С. 4-15.
- Попов С.В., Чабовский А.В., Шилова С.А., Щипанов Н.А., 1989. Механизмы формирования пространственно-этологической структуры поселений полуденной песчанки в норме и при искусственном понижении численности // Фауна и экология грызунов. Вып. 17. С. 5-57. М.: Наука.
- Раль Ю.М., 1940а. Введение в экологию полуденных песчанок *Pallasiomys meridianus* Pall. I. Общие замечания, динамика численности, норовая деятельность // Вестник микробиол. эпидемиол. и паразитол. Т. 17. № 3-4. С. 331-363.
- Раль Ю.М., 1940б. Введение в экологию полуденных песчанок *Pallasiomys meridianus* Pall. II. Размножение // Вестник микробиол. эпидемиол. и паразитол. Т. 18. № 1-2. С. 139-167.
- Раль Ю.М., 1941. Очерк экологии гребенщиковой песчанки *Meriones tamariscinus* // Грызуны и борьба с ними. Вып. 1. С. 179-207.
- Расин Б.В., 1986. К изучению влияния гидротермических условий на численность

- полевки Брандта в Юго-Восточном Забайкалье // IV Съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. Т. 1. С. 327-328.
- Решетников П.М., 1957. Бобр в Ильменском заповеднике // *Тр. Ин-та биологии УрФ АН СССР* Вып. 8. С. 82-88.
- Смирин Ю.М., 1970. К биологии мелких лесных грызунов в зимний период // *Фауна и экология грызунов*. Вып. 9. С. 134-150.
- Смирнов П.К., 1979. К биологии полуденной песчанки (*Meriones meridianus* Pall.) // *Вестник ЛГУ. Биология*. Т. 9. Вып. 2. С. 13-18.
- Сморкачева А.В., Аксенова Т.Г., Зоренко Т.А., 1990. Экология китайской полевки, *Lasiopodomys mandarinus* (Rodentia, Cricetidae) в Забайкалье // *Зоол. журн.* Т. 69. Вып. 12. С. 115-124.
- Сморкачева А.В., 1998. Биология китайской полевки Виноградова, *Lasiopodomys mandarinus vinogradovi*. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб.
- Соколов В.Е., 1973. Систематика млекопитающих. Отряды: однопроходных, сумчатых, насекомоядных, шерстокрылов, рукокрылых, приматов, неполнозубых, ящеров. М.: Высшая школа.
- Соколов В.Е., 1977. Систематика млекопитающих. Отряды: зайцеобразных, грызунов. М.: Высшая школа.
- Соколов В.Е., 1979. Систематика млекопитающих. Отряды: китообразных, хищных, ластоногих, парнокопытных, непарнокопытных. М.: Высшая школа.
- Соколов В.Е., 1990. Фауна мира. Млекопитающие. М.: Агропромиздат.
- Соколов В.Е., Данилкин А.А., 1981. Сибирская косуля. Экологические аспекты поведения. М.: Наука.
- Соколов В.Е., Галанина Т.М., Сербенюк М.А., 1988. Взаимоотношения половозрелых рыжих полевков (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) в экспериментальных условиях // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* № 5. С. 645-654.
- Соколов В.Е., Галанина Т.М., Сербенюк М.А., 1989. Социальные отношения неразмножающихся рыжих полевков (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) в зимний период // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* № 5. С. 645-650.
- Соколов В.Е., Котенкова Е.В., Лялюхина С.И., 1990. Биология домашней и курганчиковой мышей. М.: Наука.
- Ставровский Д.Д., 1978. Количественный состав семей бобра березинской популяции и его зависимость от типа угодий // II Съезд Всесоюз. териол. об-ва. Тез. докл. С. 198.
- Страутман Е.И., 1963. Ондатра в Казахстане. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР.
- Сунцов В.В., 1981. Территориальная структура популяции и внутривидовые отношения тарбаганов (*Marmota sibirica*) в Туве // *Зоол. журн.* Т. 60. Вып. 9. С. 1394-1405.
- Тесленко С.В., Шевченко Н.Т., 1988. О плодовитости обыкновенной и восточноевропейской полевков // *Грызуны*. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Т. 2. Свердловск. С. 55-56.
- Трапезов О.В., 2008. Регуляторные эффекты генов поведения и управление окрасочным формообразованием у американских норок (*Mustela vison* Schreber, 1777) // *Вестник ВОГУС* Т.13. № 1/2. С. 63-82.
- Трут Л.Н., 2008. Эволюционные идеи Д.К. Беляева как концептуальный мост между биологией, социологией и медициной // *Вестник ВОГУС* Т. 12. № 1/2, С. 7-17.
- Фенюк Б.К., Демяшев М.П., 1936. Изучение миграций песчанок *M. meridianus* Pall. методом кольцевания // *Вестник микробиол. эпидемиол. и паразитол.* Т. 15. Вып. 1. С. 89-109.
- Феоктистова Н.Ю., 2008. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография,

- экология, физиология, поведение, химическая коммуникация. М.: Т-во науч. изданий КМК.
- Флинт В.Е., 1977. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука.
- Хамаганов С.А., 1954. К биологии когтистой песчанки в районе Торейских озер // *Изв. Иркут. н.-и. противочум. ин-та Сибири и Д. Востока* Т. 12. С. 150-155.
- Хохлова И.С., 1987. Механизмы поддержания популяционного гомеостаза в группировках домовый мыши и меры ограничения ее численности. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М. 23 с.
- Хохлова И.С., Краснов Б.Р., 1986. Некоторые механизмы авторегуляции плотности в группировках домовый мыши с различными типами пространственного распределения // *Зоол. журн.* Т. 65. № 3. С. 407-415.
- Чабовский А.В., 1988. О динамике социальных связей в группе краснохвостых песчанок (*Meriones libycus*) // *Зоол. журн.* Т. 67. Вып. 10. С. 1570-1575.
- Чабовский А.В., 1993. Сравнительный анализ социальной организации трех видов песчанок рода *Meriones*. Дисс. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ РАН.
- Чабовский А.В., Лапин В.А., 1989. Некоторые особенности социального поведения краснохвостых песчанок (*Meriones libycus*) // *Зоол. журн.* Т. 68. Вып. 4. С. 95-101.
- Чабовский А.В., Попов С.В., 1989. О репродуктивных стратегиях у краснохвостой песчанки (*Meriones libycus*) // *Зоол. журн.* Т. 68. Вып. 3. С. 99-106.
- Чабовский А.В., Лапин В.А., Попов С.В., 1990. Сезонная динамика социальной организации краснохвостой песчанки (*Meriones libycus*) // *Зоол. журн.* Т. 69. Вып. 8. С. 111-125.
- Чабовский А.В., Попов С.В., Краснов Б.Р., Хохлова И.С., 2007. Социальная полигиния у одиночных и семейно-групповых видов песчанок // IV Всеросс. конф. по поведению животных. М.: КМК. С. 438-439.
- Чепракова А.А., 2003. Природная и потенциальная плодовитость обыкновенной полевки *Microtus arvalis* 2n = 46, NF = 72 на Центральном Кавказе // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. общ-ва). Матер. междунар. совещ. М. С. 379.
- Чистова Т.Ю., 1998. Пространственная организация рыжей полевки лесостепной дубравы. Дисс. ... канд. биол. наук. М.
- Чистова Т.Ю., Осипова О.В., 2005. Половое поведение самок рыжих полевок в природе и экспериментальных группах // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Матер. научн. конф., 4-8 окт. 2005 г., Черноголовка. С. 296-299.
- Шилов И.А., 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ.
- Шилова С.А., Касаткин М.В., 2000. Сравнительный анализ популяционной структуры общественной полевки (*Microtus socialis* Pall., 1773, Cricetidae, Rodentia) в различных частях ареала // *Экология* № 4. С. 287-294.
- Шилова С.А., Дервиз Н.В., Шилов А.И., Щипанов Н.А., Марова И.П., Пожарский Д.В., 1983. Некоторые черты территориального распределения и поведения полуденных песчанок (*Meriones meridianus*, Rodentia, Cricetidae) // *Зоол. журн.* Т. 62. Вып. 6. С. 916-920.
- Шишкин М.А., 1988. Эволюция как эпигенетический процесс. – Современная палеонтология. Т. 2. Ч. 7. Общие закономерности эволюции органического мира. М.: Недра. С. 142-168.
- Шмальгаузен И.И., 1968. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М.: Наука.
- Abbott D.H., 1984. Behaviour and physiological suppression of fertility in subordinate

- marmoset monkeys // *Amer. J. Primatol.* V. 6. P. 169-186.
- Abbott D.H., 1987. Behaviourally mediated suppression of reproduction in female primates // *J. Zool. Lond.* V. 213. P. 455-470.
- Abbott D.H., McNeilly A.S., Lunn S.F., Hulme M.J., Burden F.J., 1981. Inhibition of ovarian function in subordinate female marmoset monkeys (*Callithrix jacchus jacchus*) // *J. Reprod. Fert.* V. 63. P. 335-345.
- Abbott D.H., Hodges J.K., George L.M., Ferrari S.F., Moore G.F., 1985. Reproductive failure in subordinate marmoset monkeys // *J. Endocrinol.* V. 104. Suppl. P. 66.
- Abbott D.H., Hodges J.K., George L.M., 1988. Social status controls LH secretion and ovulation in female marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*) // *J. Endocrinol.* V. 117. P. 329-339.
- Abramsky Z., Tracy C.R., 1980. Relation between home range size and regulation of population size in *Microtus ochrogaster* // *Oikos* V. 34. P. 347-355.
- Ågren G., 1979. Field observations of social behaviour in a Saharan gerbil: *Meriones libycus* // *Mammalia* V. 43. P. 135-146.
- Ågren G., Zhou Q., Zhong W., 1989. Ecology and social behaviour of Mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus*, at Xilinhote, Inner Mongolia, China // *Anim. Behav.* V. 37. P. 11-27.
- Ågren G., Lundeberg T., Uvnäs-Moberg K., Sato A., 1995. The oxytocin antagonist 1-deamino-2-D-Tyr (Oet)-4-Thr-8-Orn oxytocin reverses the increase in the withdrawal response latency to thermal, but not mechanical nociceptive stimuli following oxytocin administration or massage-like stroking in rats // *Neurosci. Lett.* V. 187. P. 49-52.
- Ahern T.H., Hammock E.A.D., Young L.J., 2011. Parental division of labor, coordination, and the effects of family structure on parenting in monogamous prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // *Dev. Psychobiol.* V. 53. P. 118-131.
- Alcock J., 1998. *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*, 6th ed. Sinauer Associates.
- Aldrich-Blake F.P.G., 1970. Problems of social structure in forest monkeys. In: *Social Behavior in Birds and Mammals* (J.H. Crook, ed.), pp. 79-102. London: Acad. Press.
- Aldrich-Blake F.P.G., 1980. Long-tailed macaques. In: *Malayan Forest Primates* (D.J. Chivers, ed.), pp. 147-166. New York: Plenum Press.
- Alexander R.D., 1974. The evolution of social behavior // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 5. P. 325-383.
- Alexander R.D., 1991. Some unanswered questions about naked mole-rats. In: *The Biology of the Naked Mole-Rat* (P.W. Sherman, J.U.M. Jarvis, R.D. Alexander, eds.), pp. 446-465. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Alho C.J.R., 1979. Relative exclusiveness of use of space as a measure of spatial distribution of mammal populations // *Rev. Brasil. Biol.* V. 39. P. 275-279.
- Allainé D., 2000. Sociality, mating system, and reproductive skew in marmots: Evidence and hypotheses // *Behav. Proc.* V. 51. P. 21-34.
- Alonso C., Langguth A., 1989. Ecologia e comportamento de *Callithrix jacchus* (Callitricidae, Primates) numa ilha de floresta atlantica // *Rev. Nordestina Biol.* V. 6. P. 105-137.
- Altmann S.A., 1962. A field study of the sociobiology of rhesus monkeys, *Macaca mulatta* // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* V. 102. 338-435.
- Altmann S.A., 1974. Baboons, space, time, and energy // *Am. Zool.* V. 14. P. 221-248.
- Altmann S.A., Altmann J., 1970. *Baboon ecology: African field research*. Chicago: Univ. of Chicago Press.
- Altmann J., Hausfater G., Altmann, S.A., 1985. Demography of Amboseli baboons, 1963-1983 // *Am. J. Primatol.* V. 8. P. 113-125.
- Alvarez F., 1975. Social hierarchy under different criteria in groups of squirrel monkeys,

- Saimiti sciureus* // *Primates* V. 16. P. 437-355.
- Andersen K.F., 1992. Size, design and interspecific interactions as restrictors of natural behaviour in multi-species exhibits. 1. Activity and intraspecific interactions of plains zebra (*Equus burchelli*) // *Appl. Anim. Behav. Sci.* V. 34. P. 157-174.
- Andersen D.C., Armitage K.B., Hoffman R.S., 1976. Socioecology of marmots: Female reproductive strategies // *Ecology* V. 57. P. 552-560.
- Anderson D.J., Hodum P.J., 1993. Predator behavior favors clamped nesting in an oceanic seabird // *Ecology* V. 74. P. 2462-2464.
- Aragona B.J., Liu Y., Yu Y.J., Curtis J.T., Detwiler J.M., Insel T.R., Wang Z., 2006. Nucleus accumbens dopamine differentially mediates the formation and maintenance of monogamous pair bonds // *Nat. Neurosci.* V. 9. P. 133-139.
- Arcese P., 1994. Harem size and horn symmetry in oribi // *Anim. Behav.* V. 48. P. 1485-1488.
- Arcese P., 1999. Effect of auxiliary males on territory ownership in the oribi and the attributes of multimale groups // *Anim. Behav.* V. 57. P. 61-71.
- Arcese P., Jongejan G., Sinclair A.R.E., 1995. Behavioral flexibility in a small African antelope: the size and composition of oribi groups // *Ethology* V. 99. P. 1-23.
- Armitage K.B., 1962. Social behaviour of a colony of the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*) // *Anim. Behav.* V. 10. P. 319-331.
- Argiolas A., Gessa G.L., 1991. Central function of oxytocin // *Neurosci. Biobehav.* V. 15. P. 217-231.
- Armitage K.B., 1965. Vernal behaviour of the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*) // *Anim. Behav.* V. 13. P. 59-68.
- Armitage K.B., 1974. Male behaviour and territoriality in the yellow-bellied marmot // *J. Zool.* V. 172. P. 233-246.
- Armitage K.B., 1977. Social variety in the yellow-bellied marmot: A population-behavioural system // *Anim. Behav.* V. 25. P. 585-593.
- Armitage K.B., 1981. Sociality as a life-history tactic of ground squirrels // *Oecologia (Berlin)*. V. 48. P. 36-49.
- Armitage K.B., 1984. Recruitment in yellow-bellied marmot populations: Kinship, philopatry, and individual variability. In: *Biology of Ground-Dwelling Squirrels* (J.O. Murie, G.R. Michener, eds.), pp. 377-403. Lincoln: Univ. Nebraska Press.
- Armitage K.B., 1999. Evolution of sociality in marmots // *J. Mammal.* V. 80. P. 1-10.
- Armitage K.B., 2000. The evolution, ecology and systematics of marmots // *Oecologia Montana* V. 9. P. 1-18.
- Armitage K.B., 2007. Evolution of sociality in marmots: It begins with hibernation. In: *Rodent Societies – An Ecological & Evolutionary Perspective* (J.O. Wolff, P.W. Sherman, eds.), pp. 356-367. Chicago: The Univ. of Chicago Press.
- Armitage K.B., Blumstein D.T., 2002. Body-mass diversity in marmots. In: *Holarctic Marmots as a Factor of Biodiversity* (K.B. Armitage, V.Yu. Rumiantsev, eds.), pp. 22-32. Moscow: ABF.
- Armitage K.B., Corona M.C., 1994. Time and wariness in yellow-bellied marmots // *Ibex (J. Mt. Environ.)* V. 2. P. 1-8.
- Armitage K.B., Schwartz O.A., 2000. Social enhancement of fitness in yellow-bellied marmots // *Proc. Nat. Acad. Sci.* V. 97. P. 12149-12152.
- Armitage K.B., Salsbury C.M., Barthelmess E.L., Gray R.C., Kovach A., 1996. Population time budget for the yellow-bellied marmot // *Ethology, Ecology and Evolution* V. 8. P. 67-95.
- Arnold A.P., Breedlove S.M., 1985. Organizational and activational effects of sex steroids on brain and behavior: a reanalysis // *Horm. Behav.* V. 19. P. 469-498.

- Arnold W., 1988. Social thermoregulation during hibernation in alpine marmots (*Marmota marmota*) // *J. Comp. Physiol. B*. V. 158. P. 151-156.
- Arnold W., 1990a. The evolution of marmot sociality: I. Why disperse late? // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 27. P. 229-237.
- Arnold W., 1990b. The evolution of marmot sociality: II. Costs and benefits of joint hibernation // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 27. P. 239-246.
- Arnold W., 1993. Energetics of social hibernation In: *Life in the Cold: Ecological, Physiological and Molecular Mechanisms* (C. Carey, G.L. Florant, B.A. Wunder, H.B. Boulder, eds.), pp. 65-80. Colorado: Westview Press.
- Asensio N., Korstjens A.H., Schaffner C.M., Aureli F., 2008. Intragroup aggression, fission-fusion dynamics and feeding competition in spider monkeys // *Behaviour* V. 145. P. 983-1001.
- Asensio N., Korstjens A.H., Aureli F., 2009. Fissioning minimizes ranging costs in spider monkeys: a multiple level approach // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 63. P. 649-659.
- Auger A.P., 2016. Epigenetic sex: gene-environment contributions to brain sex differences and their impact on mental health risk. In: *Sex Differences in the Central Nervous System*. P. 385-404.
- Aureli F., Schaffner C.M., Boesch C. et al., 2008. Fission-fusion dynamics: new research frameworks // *Current Anthropol.* V. 49. 627-654.
- Axelrod D.I., 1958. Evolution of the macro-tertiary geoflora // *Bot. Rev.* V. 24. P. 433-509.
- Bacon P.J., Ball F., Blackwell P., 1991. A model for territory and group formation in a heterogeneous habitat // *J. Theor. Biol.* V. 148. P. 445-468.
- Bailey E.D., 1965. The influence of social interactions and season on weight change in woodchucks // *J. Mammal.* V. 46. P. 438-445.
- Baker H.G., 1970. Evolution in the tropics // *Biotropica* V. 2. P. 101-111.
- Bakko E.B., Brown L.N., 1967. Breeding biology of the white-tailed prairie dog, *Cynomys leucurus*, in Wyoming // *J. Mammal.* V. 48. P. 100-112.
- Baldi R., Campagna C., Pedraza S., Le Boeuf B.J., 1996. Social effects of space availability on the breeding behaviour of elephant seals in Patagonia // *Anim. Behav.* V. 51. P. 717-724.
- Balaban E., 2004. Why voles stick together // *Nature* V. 429. P. 711-712.
- Baldwin J.D., 1985. The behavior of squirrel monkey (*Saimiri*) in natural environments // *Handb. Squirrel Monkey Res.* P. 35-53.
- Baldwin J.D., Baldwin J.I., 1972. The role of play in social organization: Comparative observations on squirrel monkeys (*Saimiri*) // *Primates* V. 14. P. 369-381.
- Bamshad M., Novak M.A., De Vries G.J., 1994. Cohabitation alters vasopressin innervation and paternal behaviour in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // *Physiol. Behav.* V. 56. P. 751-758.
- Barash D.P., 1973a. The social biology of the Olympic marmot (*Marmota olympus*) // *Anim. Behav. Monogr.* V. 6. P. 171-245.
- Barash D.P., 1973b. Social variety in the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*) // *Anim. Behav.* V. 21. P. 579-584.
- Barash D.P., 1974. The evolution of marmot societies: A general theory // *Science* V. 185. P. 415-420.
- Barelli C., Heistermann M., Boesch C., Reichard U.H., 2007. Sexual swellings in wild white-handed gibbon females (*Hylobates lar*) indicate the probability of ovulation // *Horm. Behav.* V. 51. P. 221-230.
- Barelli C., Heistermann M., Boesch C., Reichard U.H., 2008. Mating patterns and sexual swellings in pair-living and multimale groups of wild white-handed gibbons, *Hylobates lar* // *Anim. Behav.* V. 75. P. 991-1001.

- Barelli C., Reichard U.H., Mundry R., 2011. Is grooming used as a commodity in wild white-handed gibbons, *Hylobates lar*? // *Anim. Behav.* V. 82. P. 81–89.
- Barnett S.A., 1963. The rat: a study in behaviour. Chicago: Aldine Publ. Co.
- Barrett C.E., Keebaugh A.C., Ahern T.H., Bass C.E., Terwilliger E.F., Young L.J., 2013. Variation in vasopressin receptor (Avpr1a) expression creates diversity in behaviors related to monogamy in prairie voles // *Horm. Behav.* V. 63. P. 518–526.
- Batzli G.O., Pitelka F.A., 1971. Condition and diet of cycling populations of the California vole // *J. Mammal.* V. 52. P. 141–163.
- Batzli G.O., Getz L.L., Hurley S., 1977. Suppression of growth and reproduction in microtine rodents by social factors // *J. Mammal.* V. 58. P. 583–591.
- Begall S., Burda H., 1998. Reproductive characteristics and growth in the eusocial Zambian Common mole-rat (*Cryptomys* sp., Bathyergidae) // *Z. Säugetierk.* V. 63. P. 297–306.
- Bekoff M., Wells M.C., 1980. The social ecology of coyotes // *Sci. Am.* V. 242. P. 130–148.
- Bekoff M., Wells M.C., 1982. The behavioral ecology of coyotes: Social organization, rearing patterns, space use, and resource defense // *Z. Tierpsychol.* V. 60. P. 281–305.
- Bell R.H.V., 1971. A grazing ecosystem in the Serengeti // *Sci. Am.* V. 225. P. 86–93.
- Bennett N.C., Jarvis J.U.M., 1988. The social structure and reproductive biology of colonies of the mole-rat, *Cryptomys damarensis* (Rodentia, Bathyergidae) // *J. Mammal.* V. 69. P. 293–302.
- Bennett N.C., Jarvis J.U.M., Millar R.P., Sasano H., Ntshinga, K.V., 1994. Reproductive suppression in eusocial *Cryptomys damarensis* colonies: Socially-induced infertility in females // *J. Zool., Lond.* V. 233. P. 617–630.
- Bercovitch F.B., 1989. Body size, sperm competition, and determinants of reproductive success in male savannah baboons // *Evolution (USA)* V. 43. P. 1507–1521.
- Berger J., 1978. Group size, foraging, and antipredator ploys: an analysis of bighorn sheep decisions // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 4. P. 91–99.
- Bergerud A.T., 1974. Rutting behavior of Newfoundland caribou. In: The Behaviour of Ungulates and Its Relation to Management. Vol. I. (V. Geist, F. Walther, eds.), pp. 133–148. Morges: I.U.C.N.
- Bernstein I.S., 1968. The lutong of Kuala Selangor // *Behaviour* V. 32. P. 1–16.
- Bernstein I.S., 1975. Activity patterns in a gelada monkey group // *Folia Primatol.* V. 23. P. 50–71.
- Bertram B.C.R., 1976. Kin selection in lions and in evolution. In: Growing Points in Ethology (P.P.G. Bateson, R.A. Hind, eds.), pp. 281–301. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Bertram B.C.R., 1978. Living in groups: predators and pray. In: Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach (J.R. Krebs, N.B. Davies, eds.), pp. 64–96. Oxford: Blackwell Scientific.
- Bester-Meredith J.K., Marler C.A., 2003a. Vasopressin and the transmission of paternal behavior across generations in mated, cross-fostered *Peromyscus* mice // *Behav. Neurosci.* V. 117. P. 455–463.
- Bester-Meredith J.K., Marler C.A., 2003b. The association between male offspring aggression and paternal and maternal behavior of *Peromyscus* mice // *Ethology* V. 109. P. 797–808.
- Blumstein D.T., 1996. How much does social group size influence golden marmot vigilance? // *Behaviour* V. 133. P. 1133–1151.
- Blumstein D.T., Armitage K.B., 1997. Does sociality drive the evolution of communicative complexity? A comparative test with ground-dwelling sciurid alarm calls // *Am. Nat.* V. 150. P. 179–200.

- Blumstein D.T., Armitage K.B., 1998. Life history consequences of social complexity: a comparative study of ground-dwelling sciurids // *Behav. Ecol.* V. 9. P. 8–19.
- Blumstein D.T., Armitage K.B., 1999. Cooperative breeding in marmots // *Oikos* V. 84. P. 369–382.
- Blumstein D.T., Arnold W., 1998. Ecology and social behavior of golden marmots (*Marmota caudata aurea*) // *J. Mammal.* V. 79. P. 873–886.
- Bodenheimer F.S., Sulman F., 1946. The estrous cycle of *Microtus guentheri* D. and A. and its ecological implications // *Ecology* V. 27. P. 255–256.
- Boinski S., 1987. Mating patterns in squirrel monkeys (*Saimiri*) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 21. P. 13–21.
- Boinski S., 1988. Habitat use by squirrel monkeys (*Saimiri*) in Costa Rica // *Folia Primatol.* V. 49. P. 151–167.
- Bondrup-Nielsen S., Karlsson F., 1985. Movements and spatial patterns in populations of *Clethrionomys* species: A review // *Ann. Zool. Fennici* V. 22. P. 385–392.
- Bondrup-Nielsen S., Ims R.A., 1986. Reproduction and spacing behaviour of females in a peak density population of *Clethrionomys glareolus* // *Holarct. Ecol.* V. 9. P. 109–112.
- Bonthuis P.J., Patteson J.K., Rissman E.F., 2011. Acquisition of sexual receptivity: roles of chromatin acetylation, estrogen receptor-alpha, and ovarian hormones // *Endocrinology* V. 152. P. 3172–3181.
- Boonstra R., Krebs C.J., Gaines M.S., Johnson M.L., Graine I.M.T., 1987. Natal philopatry and breeding systems in *Microtus* // *J. Anim. Ecol.* V. 56. P. 655–673.
- Borgia G., 1979. Sexual selection and the evolution of mating systems. In: *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects* (M. Blum, A. Blum, eds.), pp. 19–80. New York: Academic Press.
- Bourlière F., 1965. Densities and biomasses of some ungulate populations in eastern Kongo and Rwanda, with notes on population structure and lion/ungulate ratios // *Zool. Afr.* V. 16. P. 199–207.
- Bourlière F., Hadley M., 1970. The ecology of tropical savannas // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 1. P. 125–152.
- Bowan W.D., 1981. Variation in coyote social organization: the influence of prey size // *Can. J. Zool.* V. 59. P. 639–652.
- Box H.O., 1975a. A social developmental study of young monkeys (*Callithrix jacchus*) within a captive family group // *Primates* V. 16. P. 419–435.
- Box H.O., 1975b. Quantitative studies of behaviour within captive groups of marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*) // *Primates* V. 16. P. 155–174.
- Box H.O., 1977. Quantitative data on the carrying of young captive monkeys (*Callithrix jacchus*) by other members of their family groups // *Primates* V. 18. P. 475–484.
- Box H.O., Maclean I., 1975. The social life of marmosets // *Wildlife* V. 17. P. 64–67.
- Boyce C.C.K., Boyce III, J.L., 1988. Population biology of *Microtus arvalis* // *J. Anim. Ecol.* V. 57. P. 711–754.
- Bradbury J.W., Vehrencamp S.L., 1976. Social organization and foraging in emballonurid bats. II. A model for the determination for group size // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 2. P. 383–404.
- Bradbury J.W., Vehrencamp S.L., 1977. Social organization and foraging in emballonurid bats. III Mating systems // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 2. P. 1–17.
- Bramblett C.A., 1970. Coalitions among gelada baboons // *Primates* V. 11. P. 327–333.
- Bradt G.W., 1938. A study of beaver colonies in Michigan // *J. Mammal.* V. 19. P. 139–162.
- Brand D.J., Cullen L., 1967. Breeding the cape hunting dog, *Lycan pictus*, at Pretoria Zoo // *Int. Zoo Yearb.* V. 7. P. 124–126.

- Brashares J.S., Arcese P., 1999a. Scent marking in a territorial African antelope: I. The maintenance of borders between male oribi // *Anim. Behav.* V. 57. P. 1-10.
- Brashares J.S., Arcese P., 1999b. Scent marking in a territorial African antelope: II. The economics of marking with faeces // *Anim. Behav.* V. 57. P. 11-17.
- Brashares J.S., Garland T. Jr, Arcese P., 2000. Phylogenetic analysis of coadaptation in behavior, diet, and body size in the African antelope // *Behav. Ecol.* V. 11. P. 452-463.
- Breed M.D., Moore J., 2012. Chapter 13 – Social Behavior, Cooperation, and Kinship. In: *Animal Behavior*, P. 367-397.
- Bridges R. S., 1996. Biochemical basis of parental behavior in the rat // *Advances in the Study of Behavior* V. 25. P. 215-242.
- Brockelman W.Y., Reichard U., Treesucon U., Raemaekers J.J., 1998. Dispersal, pair formation and social structure in gibbons (*Hylobates lar*) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 42. P. 329-339.
- Bromham L., Harvey P.H., 1996. Behavioural ecology: Naked mole-rats on the move // *Curr. Biol.* V. 6. P. 1082-1083.
- Bronson F.H., 1963. Some correlates of interaction rate in natural populations of woodchucks // *Ecology* V. 44. P. 637-643.
- Bronson F.H., 1964. Agonistic behaviour in woodchucks // *Anim. Behav.* V. 12. P. 470-478.
- Brotherton P.N.M., Manser M.B., 1997. Female dispersion and the evolution of monogamy in the dik-dik // *Anim. Behav.* V. 54. P. 1413-1424.
- Brotherton P.N.M., Rhodes A., 1996. Monogamy without biparental care in a dwarf antelope // *Proc. Royal Soc. Lond. Ser. B.* V. 263. P. 23-29.
- Brotherton P.N.M., Pemberton J.M., Malarkey G., Komers P.E., 1997. Genetic and behavioral evidence of monogamy in a mammal, Kirk's dik-dik (*Madoqua kirkii*) // *Proc. Royal Soc. Lond. Ser. B.* V. 264. P. 675-681.
- Brown J.L., 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems // *Wilson Bull.* V. 6. P. 160-169.
- Brown J.L., 1974. Alternate routes of sociality in jays – with a theory for the evolution of altruism and communal breeding // *Am. Zool.* V. 14. P. 63-80.
- Brown J.L., 1987. Helping and communal breeding in birds. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Brown R.E., 1986. Social and hormonal factors influencing infanticide and its suppression in adult male Long-Evans rats (*Rattus norvegicus*) // *J. Comp. Psychol.* V. 100. P. 155-161.
- Brown R.E., Moger W.H., 1983. Hormonal correlates of parental behavior in male rats // *Horm. Behav.* V. 17. P. 356-365.
- Brown R.E., Murdoch T., Murphy P.R., Moger W.H., 1995. Hormonal responses of male gerbils to stimuli from their mate and pups // *Horm. Behav.* V. 29. P. 474-491.
- Buirski P., Kellerman h., Plutchik R., Weininger R., Buirski N., 1973. A field study of emotion, dominance, and social behavior in a group of baboons (*Papio anubis*) // *Primates* V. 14. P. 67-78.
- Bujalska G., 1973. The role of spacing behaviour among females in the regulation of reproduction in the bank vole // *J. Reprod. Fertil.* V. 19. P. 465-474.
- Bujalska G., 1985. Population dynamics of an island population of *Clethrionomys glareolus* // *Acta Zool. Fennica* V. 173. P. 29-34.
- Bujalska G., 1990. Social system of the bank vole, *Clethrionomys glareolus*. In: *Social Systems and Population Cycles in Voles*. Advances in Life Sciences (R.H. Tamarin, R.S. Ostfeld, S.R. Pugh, G. Bujalska, eds.), pp. 155-167. Boston-Berlin: Birkhäuser Verlag.

- Bujalska G., 1991. The ecology of territoriality in bank voles // *Trends in Ecology and Evolution* V. 6. P. 300-301.
- Bujalska G., 1994. Female and male territoriality in the bank vole. In: *Animal Societies. Individuals, Interactions and Organisations* (P.J. Jarman, A. Rossiter, eds.), pp. 56-69. Kyoto: Kyoto Univ. Press.
- Bujalska G., Grüm L., 1989. Social organization of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*, Schreber, 1780) and its demographic consequences: A model // *Oecologia* V. 80. P. 70-81.
- Bujalska G., Saitoh T., 2000. Territoriality and its consequences // *Polish J. Ecol.* V. 48. Suppl. P. 37-49.
- Buranasin B., 1991. The effects of rooming-in on the success of breast feeding and the decline in abandonment of children // *Asia Pac. J. Public Health* V. 5. P. 217-220.
- Burda H., 1989. Reproductive biology (behaviour, breeding, and postnatal development) in subterranean mole-rats, *Cryptomys hottentotus* (Bathergidae) // *Z. Säugetierkunde* V. 54. P. 360-376.
- Burda H., 1990. Constraints of pregnancy and evolution of sociality in mole-rats // *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* V. 28. P. 26-39.
- Burda H., Honeycutt R.H., Begall S., Löcker-Grutjen O., Scharff A., 2000. Are naked and common mole-rats eusocial and if so, why? // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 47. P. 293-303.
- Burrows R., 1968. Wild Fox. Newton Abbot: David Charles.
- Buyts D., 1988. The ecology of eland (*Taurotragus oryx*) in the western Transvaal highveld. PhD thesis.
- Buyts D., Dott H.M., 1991. Population fluctuations and breeding of eland (*Taurotragus oryx*) in western Transvaal Nature Reserve // *Koedoe* V. 34. P. 31-36.
- Bygott D., Bertram B.C.R., Hanby J.P., 1979. Male lions in large coalitions gain reproductive advantages // *Nature* V. 282. P. 839-841.
- Bystrova K., Ivanova V., Edhborg M., Matthiesen A.S., Ransjö-Arvidson A.B., Mukhamed-rakhimov R., Uvnäs-Moberg K., Widstrom A.M., 2009. Early contact versus separation: effects on mother-infant interaction one year later // *Birth* V. 36. P. 97-109.
- Caine N.G., Marra S.L., 1988. Vigilance and social organization in two species of primates // *Anim. Behav.* V. 36. P. 897-904.
- Camenzind F.J., 1978. Behavioral ecology of coyotes on the National Elk Refuge, Jackson, Wyoming. In: *Coyotes: Biology, Behavior, and Management* (M. Bekoff, ed.), pp. 267-294. New York: Academic Press.
- Cantoni D., Brown R., 1997. Paternal investment and reproductive success in the California mouse, *Peromyscus californicus* // *Anim. Behav.* V. 54. P. 377-386.
- Caraco T., Wolf L.L., 1975. Ecological determinants of group sizes of foraging lions // *Am. Nat.* V. 109. P. 343-352.
- Carey H.V., Moore P., 1986. Foraging and predation risk in yellow-bellied marmots // *Amer. Midl. Nat.* V. 116. P. 267-275.
- Caro T.M., 1994. Cheetahs of the Serengeti plains: Group Living in an Asocial Felid. Chicago: Chicago Univ. Press.
- Caro T.M., Graham C.M., Stoner C.J., Vargas J.K., 2004. Adaptive significance of anti-predator behaviour in artiodactyls // *Anim. Behav.* V. 67. P. 205-228.
- Carpenter C.R., 1940. A field study in Siam of the behavior and social relations of the gibbon (*Hylobates lar*) // *Comp. Psychol. Monogr.* V. 16. P. 1-212.
- Carpenter C.R., 1965. The howlers of Barro Colorado Islands. In: *Primate Behavior of Non Human Primates* (C.R. Carpenter, ed.), pp. 3-28. New York: Holt, Rinehart & Winston.

- Carr G.M., Macdonald D.W., 1986. The sociality of solitary foragers: A model based on resource dispersion // *Anim. Behav.* V. 34. P. 1540-1549.
- Carter C.S., Getz L.L., 1993. Monogamy and prairie vole // *Sci. Am.* V. 268. P. 100-106.
- Carter C.S., Williams J.R., Witt D.M., Insel T.R., 1992. Oxytocin and social bonding // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* V. 652. P. 204-211.
- Carter C.S., De Vries A.C., Getz L.L., 1995. Physiological substrates of mammalian monogamy: The prairie vole model // *Neurosci. Biobehav. Rev.* V. 19. P. 303-314.
- Carter C.S., De Vries A.C., Taymans S.E., Roberts R.L., Williams J.R., Getz L.L., 1997. Peptides, steroids, and pair bonding // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* V. 807. P. 260-272.
- Cassini M.H., 1991. Foraging under predation risk in the wild guinea pig *Cavia aperea* // *Oikos* V. 62. P. 20-24.
- Chalmers N.R., 1968a. Group composition, ecology and daily activities of free living mangabeys in Uganda // *Folia Primatol.* V. 8. P. 247-262.
- Chalmers N.R., 1968b. The social behavior of free living mangabeys in Uganda // *Folia Primatol.* V. 8. P. 263-281.
- Chalmers N.R., 1973. In: Comparative ecology and behavior of primates (R.P. Michael, J.H. Crook, eds.), pp. 132-148. London: Academic Press.
- Chalmers N.R., Rowell T.E., 1971. Behaviour and female reproductive cycles in a captive group of mangabeys // *Folia Primatol.* V. 14. P. 1-14.
- Champagne F.A., Meaney M.J., 2001. Like mother, like daughter: Evidence for non-genomic transmission of parental behavior and stress responsivity // *Prog. Brain Res.* V. 133. P. 287-302.
- Champagne F.A., Weaver I.C., Diorio J., Dymov S., Szyf M., Meaney M.J., 2006. Maternal care associated with methylation of the estrogen receptor- α 1b promoter and estrogen receptor- α expression in the medial preoptic area of female offspring // *Endocrinology* V. 147. P. 2909-2915.
- Champagne F.A., Curley J.P., Keverne E.B., Bateson P.P.G., 2007. Natural variations in postpartum maternal care in inbred and outbred mice // *Physiol. Behav.* V. 91. P. 325-334.
- Chapman C.A., 1990. Ecological constraints on group size in 3 species of neotropical primates // *Folia Primatol.* V. 55. P. 1-9.
- Chapman C.A., Chapman L.J., 2000. Constraints on group size in red colobus and red tailed guenons: examining the generality of the ecological constraints model // *Intern. J. Primatol.* V. 21. P. 565-585.
- Chapman C.A., Pavelka M.S.M., 2005. Group size in folivorous primates: ecological constraints and the possible influence of social factors // *Primates* V. 46. P. 1-9.
- Chapman C.A., Wrangham R.W., Chapman L.J., 1995. Ecological constraints on group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 36. P. 59-70.
- Charles-Dominique P., 1974. Ecology and feeding behaviour of five sympatric lorises in Gabon. In: Prosimian Biology (R.D. Martin, G.A. Doyle, A.C. Walker, eds.), pp. 135-150. London: Academic Press.
- Charles-Dominique P., 1975. Nocturnality and diurnality: An ecological interpretation of these two modes of life by an analysis of the higher vertebrate fauna in tropical forest ecosystems. In: Phylogeny of the Primates. A Multidisciplinary Approach (W.P. Luckett, F.S. Szalay, eds.), pp. 69-88. New York: Plenum Press.
- Charles-Dominique P., 1978. Ecologie et vie sociale de *Nandinia binotata* (Carnivores, Viverrides): Comparaison avec les Prosimiens sympatriques du Gabon // *Terre Vie* V. 32. P. 477-528.
- Cheeseman C.L., Jones G.W., Gallager J. et al., 1981. The population structure, density

- and prevalence of tuberculosis (*Mycobacterium bovis*) in badgers (*Meles meles*) from 4 areas in southwest England // *J. Appl. Ecol.* V. 18. P. 795-804.
- Chen G., Shi D., 2003. The reproductive parameters in the marked populations of Brand's vole // *Acta Theriol. Sinica* V. 23. P. 220-224.
- Chesser R.K., 1983. Genetic variability within and among populations of the black-tailed prairie dog // *Evolution* V. 37. P. 320-331.
- Chesser R.K., 1991. Gene diversity and female philopatry // *Genetics* V. 127. P. 437-447.
- Clarke J.A., 1983. Moonlight's influence on predator/prey interactions between short-eared owls (*Asio flammeus*) and deer mice (*Peromyscus maniculatus*) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 13. P. 205-209.
- Clark M.M., Galef B.G., 1999. A testosterone-mediated trade-off between parental and sexual effort in male Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) // *J. Comp. Psychol.* V. 113. P. 388-395.
- Clark M.M., Galef B.G., 2000. Why some male Mongolian gerbils may help at the nest: testosterone, asexuality and alloparenting // *Anim. Behav.* V. 59. P. 801-806.
- Clark M.M., vom Saal F.S., Galef B.G., 1992. Intrauterine positions and testosterone levels of adult male gerbils are correlated // *Physiol. Behav.* V. 51. P. 957-960.
- Clark M.M., DeSousa D., Vonk J., Galef B.G., Jr., 1997. Parenting and potency: Alternative routes to reproductive success in male Mongolian gerbils // *Anim. Behav.* V. 54. P. 635-642.
- Clark M.M., Vonk J., Galef B.G., Jr., 1998. Intrauterine position, parenting, and nest site-attachment in male Mongolian gerbils // *Dev. Psychobiol.* V. 32. P. 177-181.
- Clutton-Brock T., 1974a. Why do animals live in groups? // *New Sci.* V. 11. P. 72-74.
- Clutton-Brock T.H., 1974b. Primate social organization and ecology // *Nature* V. 250. P. 539-542.
- Clutton-Brock T.H., 1974c. Activity patterns of red colobus (*Colobus badius tephrosceles*) // *Folia Primatol.* V. 21. P. 161-187.
- Clutton-Brock T.H., 1975a. Feeding behavior of red colobus and black-and-white colobus in East Africa // *Folia Primatol.* V. 23. P. 165-207.
- Clutton-Brock T.H., 1975b. Ranging behavior of red colobus (*Colobus badius tephrosceles*) in the Gombe National Park // *Anim. Behav.* V. 23. P. 706-722.
- Clutton-Brock T.H., 1989. Mammalian mating systems // *Proc. Royal Soc. Lond. Ser. B.* V. 236. P. 339-372.
- Clutton-Brock T.H., 1991. *The Evolution of Parental Care*. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Clutton-Brock T.H., Harvey P.H., 1976. Evolutionary rules and primate societies. In: *Growing Points in Ethology* (P. Bateson, R.A. Hinde, eds.), pp. 195-237. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Clutton-Brock T.H., Harvey P.H., 1977a. Primate ecology and social organization // *J. Zool.* V. 183. P. 1-39.
- Clutton-Brock T.H., Harvey P.H., 1977b. Species differences in feeding and ranging behavior in primates. In: *Primate Ecology: Feeding and Ranging Behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes* (Clutton-Brock T.H., ed.), pp. 557-579. London: Academic Press.
- Clutton-Brock T.H., Harvey P.H., 1978. Mammals, resources and reproductive strategies // *Nature* V. 273. P. 191-195.
- Clutton-Brock T.H., Harvey P.H., 1980. Primates, brains, and ecology // *J. Zool.* V. 190. P. 309-323.
- Clutton-Brock T.H., Harvey P.H., Rudoer B., 1977. Sexual dimorphism, socionomic sex ratio and body weight in primates // *Nature* V. 269. P. 797-800.
- Coe C.L., Levine S., 1981. Psychoendocrine relationships underlying reproductive beha-

- viator in the squirrel monkey // *Int. J. Ment. Health* V. 10. P. 22-42.
- Connor R.C., 1995. Impala allogrooming and the parcelling model of reciprocity // *Anim. Behav.* V. 49. P. 528-530.
- Corbett L.K., 1988. Social dynamics of a captive dingo pack: Population by dominant female infanticide // *Ethology* V. 78. P. 177-178.
- Cords M., 1984. Mating patterns and social structure in red-tail monkeys (*Cercopithecus ascanius*) // *Z. Tierpsychol.* V. 64. P. 313-329.
- Couzín I.D., Laidre M.E., 2009. Fission-fusion populations // *Current Biology* V. 19. P. R633-R635.
- Cramer C.P., 1988. Experience during suckling increases weight and volume of rat hippocampus // *Brain Research* V. 470. P. 151-155.
- Creel S.L., Creel N.M., 1991. Energetics, reproductive suppression and obligate communal breeding in carnivores // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 28. P. 263-270.
- Creel S., Macdonald D., 1995. Sociality, group size, and reproductive suppression among carnivores // *Advances in the Study of Behavior* V. 24. P. 203-257.
- Creel S., Waser P.M., 1994. Inclusive fitness and reproductive strategies in dwarf mongooses *Helogale parvula*: Accident or adaptation? // *Behav. Ecol.* V. 5. P. 339-348.
- Creel S., Wildt D.E., Monfort S.L., 1993. Androgens, aggression and reproduction in wild dwarf mongooses: A test of the challenge hypothesis // *Am. Nat.* V. 141. P. 816-825.
- Crockett C.M., Sekulic R., 1984. Infanticide in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). In: Infanticide. Comparative and Evolutionary Perspectives (G. Hausfater, S.B. Hrdy, eds), pp. 173-191. New York: Aldine Publ. Co.
- Crook J.H., 1965. The adaptive significance of avian social organizations // *Social Organization of Animal Communities. Symp. Zool. Soc. Lond., N. 14.* (P.E. Ellis, ed.), pp. 181-218. L.: Zool. Soc. Lond. Publ.
- Crook J.H., 1966. Gelada baboon herd structure and movement: a comparative report // *Symp. Zool. Soc. Lond.* V. 18. P. 237-258.
- Crook J.H., 1970a. The socio-ecology of primates. In: *Social Behavior in Birds and Mammals* (J.H. Crook, ed.), pp. 103-156. London: Acad. Press.
- Crook J.H., 1970b. Social organization and the environment: Aspects of contemporary social ethology // *Anim. Behav.* V. 18. P. 197-209.
- Crook J.H., Gartlan J.S., 1966. Evolution of primate societies // *Nature* V. 210. P. 1200-1203.
- Crook J.H., Ellis J.E., Goss-Custard J.D., 1976. Mammalian social systems: Structure and function // *Anim. Behav.* V. 24. P. 261-274.
- Crowcroft P., 1955. Territoriality in wild house mouse, *Mus musculus* L. // *J. Mammal.* V. 36. P. 299-300.
- Crowcroft P., Rowe F.P., 1963. Social organization and territorial behaviour in the wild house mouse (*Mus musculus*) // *Proc. Zool. Soc. Lond.* V. 140. P. 517-531.
- Curtin S.H., 1980. Dusky and banded leaf monkeys. In: *Malayan Forest Primates. Ten Years in Tropical Rain Forest.* (D.J. Chivers, ed.), pp. 107-145. New York: Plenum Press.
- Cushing B.S., Young L.J., Okorie U., 2002. Early gonadal steroids influence vasopressin-regulated partner preferences in adult male prairie voles // *Soc. Neurosci. Abst.* 189.8.
- Dalton C.L., 2000. Effects of female kin groups on reproduction and demography in the gray-sided vole *Microtus canicaudus* // *Oikos* V. 90. P. 153-159.
- Daly M., Daly S., 1973. On the feeding ecology of *Psammomys obesus* (Rodentia, Gerbillidae) in the Wadi Saoura, Algeria // *Mammalia* V. 37. P. 545-561.
- Daly M., Daly S., 1974. Spatial distribution of a leaf-eating Saharan gerbil (*Psammomys obesus*) in relation to its food // *Mammalia* V. 38. P. 591-603.

- Daly M., Daly S., 1975a. Behaviour of *Psammodmys obesus* (Rodentia: Gerbillinae) in the Algerian Sahara // *Z. Tierpsychol.* V. 39. P. 298-321.
- Daly M., Daly S., 1975b. Socio-ecology of Saharan gerbils, especially *Meriones libycus* // *Mammalia* V. 39. P. 298-311.
- Danchin E., Wagner R.H., 1997. The evolution of coloniality: The emergence of new perspectives // *Tr. Ecol. Evol.* V. 12. P. 342-347.
- Danielson B.J., Gaines M.S., 1987. Spatial patterns in two synoptic species of microtines: *Microtus ochrogaster* and *Synaptomys cooperi* // *J. Mammal.* V. 68. P. 313-322.
- Daschbach N.J., Schein M.W., Duane E. Haines D.E., 1983. Cage-size effects on locomotor, grooming and agonistic behaviours of the slow loris, *Nycticebus coucang* (Primates, Lorisidae) // *Appl. Anim. Ethol.* V. 9. P. 317-330.
- Da Silva J., Macdonald D.W., Evans P.G.H., 1993. Net costs of group living in a solitary forager, the Eurasian badger // *Behav. Ecol.* V. 5. P. 11-48.
- Dauidge C., 1978. Ecology of baboons (*Papio ursinus*) at Cape Point // *Zoologica Africana* V. 13. P. 329-350.
- Davies N.B., 1991. Mating systems. In: Behavioral Ecology (J.R. Krebs, N.B. Davies, eds.), pp. 263-294. London: Blackwell.
- Davis L.S., 1984. Kin selection and adult female Richardson's ground squirrels: A test // *Can. J. Zool.* V. 62. P. 2344-2348.
- Davis L.S., Murie J.O., 1985. Male territoriality and the mating system of Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) // *J. Mammal.* V. 66. P. 268-279.
- Dawson G.A., 1979. The use of time and space by the Panamanian tamarin, *Saguinus oedipus* // *Folia Primatol.* V. 31. P. 253-284.
- De Jonge G., 1983. Aggression and group formation in the voles *Microtus agrestis*, *M. arvalis* and *Clethrionomys glareolus* in relation to intra- and inrespecific competition // *Behaviour* V. 84. P. 1-73.
- DeVore I., 1963. A comparison of the ecology and behavior of monkeys and apes. In : Classification and Human Evolution (S.L. Washburn, ed.), pp. 301-319. Chicago: Aldine Publ. Co.
- De Vos A., Gillespie D.I., 1960. A study of woodchucks on an Ontario farm // *Can. Field Nat.* V. 74. P. 130-145.
- De Vries G.J., Rissman E.F., Simerly R.B., Yang L.Y., Scordalakes E.M., Auger C.J., 2002. A model system for study of sex chromosome effects on sexually dimorphic neural and behavioral traits // *J. Neurosci.* V. 22. P. 9005-9014.
- Dewsbury D.A., 1985. Paternal behavior in rodents // *Am. Zool.* V. 25. P. 841-852.
- Digby L.J., 1995. Social organization in a wild population of *Callithrix jacchus*. II. Intragroup social behavior // *Primates* V. 36. P. 361-375.
- Digby L.J., Barreto C.E., 1993. Social organization in a wild population of *Callithrix jacchus*. I. Group composition and dynamics // *Folia Primatol.* V. 61. P. 123-134.
- Dittus W.P.J., 1975. Population dynamics of the toque monkey, *Macaca sinica*. In: Socio-ecology and Psychology of Primates (R.H. Tuttle, ed.), pp. 125-152. Mouton, Den Haag.
- Dixon A.F., Fleming D., 1981. Parental behavior and infant development in the owl monkey *Aotus trivirgatus griseimembra* // *J. Zool. Lond.* V. 194. P. 25-39.
- Dixon A.F., Martin R.D., Bonney R.C., Fleming D., 1980. Reproductive biology of the owl monkey (*Aotus trivirgatus griseimembra*). In: Non-Human Primate Models for Study of Human Reproduction (T.C. Anand Kumar, ed.), pp. 61-68. Basel: Karger.
- Dobson F.S., Baudoin C., 2002. Experimental tests of spatial association and kinship in monogamous mice (*Mus spicilegus*) and polygynous mice (*Mus musculus domesticus*) // *Can. J. Zool.* V. 80. P. 980-986.

- Donaldson S.L., Wirtz T.B., Hite A.E., 1975. The social behaviour of capybaras *Hydrochoerus hydrochaeris* at Evansville Zoo // *Internat. Zoo Yearbook* V. 15. P. 201-206.
- Dorst J., Dandelot P., 1973. Säugetiere Africas. Hamburg-Berlin: Paul Parey Verlag.
- Downhower J.F., Armitage K.B., 1971. The yellow-bellied marmot and the evolution of polygamy // *Am. Nat.* V. 105. P. 355-370.
- Dubost G., Genest H., 1974. Le comportement social d'une colonie de Maras *Dolichotis patagonum* dans le Parc de Branféré // *Z. Tierpsychol.* Bd. 35. S. 225-302.
- Dunbar R.I.M., 1976. Contrasts in social structure among black-and-white colobus monkey groups // *Anim. Behav.* V. 24. P. 84-92.
- Dunbar R.I.M., 1978. Sexual behaviour and social relationships among gelada baboons // *Anim. Behav.* V. 26. P. 167-178.
- Dunbar R.I.M., 1979. Structure of gelada baboon reproductive units. I. Stability of social relationships // *Behaviour* V. 69. P. 72-87.
- Dunbar R.I.M., 1980. Determinants and evolutionary consequences of dominance among female gelada baboons // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 7. P. 253-265.
- Dunbar R.I.M., 1983a. Structure of gelada baboon reproductive units. II. Social relationship between reproductive females // *Anim. Behav.* V. 31. P. 556-564.
- Dunbar R.I.M., 1983b. Structure of gelada baboon reproductive units. III. The males relationship with his females // *Anim. Behav.* V. 31. P. 565-575.
- Dunbar R.I.M., 1986. The social ecology of gelada baboons. In: *Ecological Aspects of Social Evolution: Birds and Mammals* (D.I. Rubenstein, R.W. Wrangham, eds.), pp. 332-351. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Dunbar R.I.M., 1987. Habitat quality, population dynamics, and group composition in colobus monkeys (*Colobus guereza*) // *Int. J. Primatol.* V. 8. P. 299-329.
- Dunbar R.I.M., 1989. Social systems as optimal strategy sets: The costs and benefits of sociality. In: *Comparative Socioecology: The Behavioral Ecology of Humans and Other Mammals* (V. Standen, R.A. Foley, eds.), pp. 131-149. Oxford: Blackwell Scientific.
- Dunbar R.I.M., 1992. Time: a hidden constraint on the behavioral ecology of baboons // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 31. P. 35-49.
- Dunbar R.I.M., 2000. Male mating strategies: a modeling approach. In: *Primate Males* (P. Kappeler, ed.), pp. 259-268. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Dunbar R., Dunbar E., 1975. Social dynamics of gelada baboons // *Contrib. Primatol.* V. 6. P. 1-157.
- Dunbar R., Dunbar E., 1976. Contrasts in social structure among black-and-white colobus monkey groups // *Anim. Behav.* V. 24. P. 84-92.
- Dunbar R.I.M., Dunbar E.P., 1977. Dominance and reproductive success among female gelada baboons // *Nature* V. 266. P. 351-352.
- Duplaix N., 1980. Observations on the ecology and behavior of the giant river otter *Pteronura brasiliensis* in Suriname // *Terre Vie* V. 34. P. 496-620.
- Eaton R.L., 1969. Cooperative hunting by cheetah and jackals and a theory of the domestication of the dog // *Mammalia* V. 33. P. 87-92.
- Eaton R.L., 1970. Group interaction, spacing and territoriality in cheetahs // *Z. Tierpsychol.* V. 27. P. 481-491.
- Ebensperger L.A., 1998. Sociality in rodents: The New World fossorial hystricognaths as study model // *Rev. Chilena Hist. Nat.* V. 71. P. 65-77.
- Ebensperger L.A., 2001. A review of the evolutionary causes of rodent group living // *Acta Theriol.* V. 46. P. 115-144.
- Ebensperger L.A., Bozinovic F., 2000. Communal burrowing in the hystricognath rodent, *Octodon degus*: a benefit of sociality? // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 47. P. 365-369.

- Ebensperger L.A., Cofré H.*, 2001. On the evolution of group-living in the New World cursorial hystricognath rodents // *Behav. Ecol.* V. 12. P. 227-236.
- Ebensperger L.A., Wallem P.K.*, 2002. Grouping increases the ability of the social rodent, *Octodon degus*, to detect predators when using exposed microhabitats // *Oikos* V. 98. P. 491-497.
- Ebensperger L.A., Veloso C., Wallem P.K.*, 2002. Do female degus communally nest and nurse their pups? // *J. Ethol.* V. 20. 143-146.
- Ebensperger L.A., Hurtado M.J., Soto-Gamboa M., Lacey E.A., Chang A.T.*, 2004. Communal nesting and kinship in degus (*Octodon degu*) // *Naturwissenschaften* V. 91. P. 391-395.
- Ebensperger L.A., Hurtado M.J., Leon C.*, 2007. An experimental examination of the consequences of communal versus solitary breeding on maternal condition and the early postnatal growth and survival of degu, *Octodon degus*, pups // *Anim. Behav.* V. 73. P. 185-194.
- Ebensperger L.A., Sobrero R., Quirici V., Castro R., Tolhuysen L.O., Vargas F., Burger J.R., Quispe R., Villavicencio C.P., Vasquez R.A., Hayes L.D.*, 2012. Ecological drivers of group living in two populations of the communally rearing rodent, *Octodon degus* // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 66. P. 261-275.
- Eisenberg J.F.*, 1966. The social organization of mammals // *Handb. Zool.* VIII. P. 1-92.
- Eisenberg J.F.*, 1973. Some trends in the evolution of mammalian social organization. In: Mechanisms of Allegiance and Hostility (F. Richardson, ed.), pp. 115-143. Charlottesville: Virginia Univ. Press.
- Eisenberg, J.F.*, 1981. The mammalian radiations. Chicago: University of Chicago Press.
- Eisenberg J.F., Lockhart M.*, 1972. An ecological reconnaissance of Wilpattu National Park, Ceylon // *Smithsonian Contrib. Knowl. (Zool.)* V. 101. P. 1-118.
- Eisenberg J.F., Muckenhirn N.A., Rudran R.*, 1972. The relation between ecology and social structure in primates // *Science* V. 176. P. 863-874.
- Elgar M.A.*, 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence // *Biol. Rev.* V. 64. P. 13-33.
- Ellefsen J.O.*, 1974. A natural history of white-handed gibbons in the Malayan Peninsula. In: Gibbon and Siamang. Vol. 3. (D.M. Rumbaugh, ed.), pp. 1-136. Karger, Basel.
- Elliot O., Elliot M.*, 1967. Field notes on the slow lorries in Malaya // *J. Mammal.* V. 48. P. 497-498.
- Elwood R.W.*, 1975. Paternal and maternal behaviour in the Mongolian gerbil // *Anim. Behav.* V. 23. P. 766-772.
- Elwood R.W.*, 1977. Changes in the responses of male and female gerbils (*Meriones unguiculatus*) towards test pups during the pregnancy of the female // *Anim. Behav.* V. 25. P. 46-51.
- Elwood R.W.*, 1983. Paternal care in rodents. In: Parental Behaviour of Rodents (R.W. Elwood, ed.), pp. 441-455. New York: John Wiley & Sons.
- Emlen S.T.*, 1982. The evolution of helping. I. An ecological constraints model // *Amer. Nat.* V. 119. P. 29-39.
- Emlen S.T.*, 1991. Evolution of cooperative breeding in birds and mammals. In: Behavioral Ecology (J.R. Krebs, N.B. Davies, eds.), pp. 301-337. London: Blackwell.
- Emlen S.T.*, 1997. Predicting family dynamics in social vertebrates. In: Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach (J.R. Krebs, N.B. Davies, eds.), pp. 228-253. Oxford: Blackwell.
- Emlen S.T., Oring L.W.*, 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems // *Science* V. 197. P. 215-223.
- Emmons L.H., Gautier-Hion A., Dubosi G.*, 1983. Community structure of the frugivorous-

- folivorous forest mammals of Gabon // *J. Zool.* V. 199. P. 209-222.
- Emory G.R., 1975. Comparison of spatial and orientational relationships as manifestations of divergent modes of social organization in captive groups of *Mandrillus sphinx* and *Theropithecus gelada* // *Folia Primatol.* V. 24. P. 293-314.
- Englund J., 1965. Studies on food ecology of the red fox (*Vulpes vulpes*) in Sweden // *Viltrevy* V. 3. P. 377-485.
- Epple G., 1970. Quantitative studies on scent marking in the marmoset (*Callithrix jacchus*) // *Folia Primatol.* V. 13. P. 48-62.
- Epple G., 1975. The behavior of marmoset monkeys (Callitrichidae). In: *Primate Behavior*. Vol. 4. (L.A. Rosenblum, ed.), pp. 195-239. New York: Academic Press.
- Epple G., 1977. Notes on the establishment and maintenance of the pair bond in *Saguinus fuscicollis*. In: *The Biology and Conservation of the Callitrichidae* (D.G. Kleiman, ed.), pp. 231-237.
- Estes R.D., 1966. Behaviour and life history of the wildebeest (*Connochaetes taurinus* Burchell) // *Nature*, Lond. V. 212. P. 999-1000.
- Estes R.D., 1967. Predators and scavengers // *Nat. Hist., N.Y.* V. 76. P. 20-47.
- Estes R.D., 1969. Territorial behaviour of the wildebeest (*Connochaetes taurinus* Burchell, 1823) // *Z. Tierpsychol.* V. 26. P. 284-370.
- Estes R.D., 1974. Social organization of the African bovids. In: *The Behaviour of Ungulates and its Relation to Management*. V. I. (V. Geist, F. Walther, eds.), pp. 89-116. Morges: I.U.C.N.
- Estes R.D., Goddard J., 1967. Prey selection and hunting behavior of the African wild dog // *J. Wildl. Mgmt.* V. 31. P. 52-70.
- Evans S., Poole T.B., 1984. Long-term changes and maintenance of the pair-bond in common marmosets, *Callithrix jacchus jacchus* // *Folia Primatol.* V. 42. P. 33-41.
- Ewer R.F., 1973. *The Carnivores*. New York: Cornell Univ. Press.
- Facemire C.F., Batzli G.O., 1983. Suppression of growth and reproduction by social factors in microtine rodents: tests of two hypotheses // *J. Mammal.* V. 64. P. 152-156.
- Fairbanks L., 1974. An analysis of subgroup structure and process in a captive squirrel monkey (*Saimiri sciureus*) colony // *Folia Primatol.* V. 21. P. 209-224.
- Fang J., Sun R. 1991. Seasonal dynamics of the spatial patterns of Brandt's voles // *Acta Ecol. Sinica* V. 11. P. 111-116.
- Fanshawe J.H., Fitzgibbon C.D., 1993. Factors influencing the hunting success of an African wild dog pack // *Anim. Behav.* V. 45. P. 479-490.
- Faulkes, C.G., Bennett N.C., 2007. African mole-rats: Social and ecological diversity. In: *Rodent Societies – An Ecological & Evolutionary Perspective* (J.O. Wolff, P.W. Sherman, eds.), pp. 427-437. Chicago: Univ. Chicago Press.
- Faulkes, C.G., Bennett N.C., Bruford M.W. et al., 1997. Ecological constraints drive social evolution in African mole-rats // *Proc. Royal. Soc. Lond. (B)* V. 264. P. 1619-1627.
- Ferkin M.H., Leonard S.T., Heath L.A., Paz y Miño G., 2001. Self-grooming as a tactic used by prairie voles *Microtus ochrogaster* to enhance sexual communication // *Ethology* V. 107. P. 939-949.
- Ferrari S.F., 1987. Food transfer in a wild marmoset group // *Folia Primatol.* V. 48. P. 203-206.
- Fink S., Excoffier L., G. Heckel, 2006. Mammalian monogamy is not controlled by a single gene // *Proc. Nat. Acad. Sci.* V. 103. P. 10956-10960.
- Fisler G.F., 1969. Mammalian organizational systems // *Contributions to Science*. Los Angeles V. 167. P. 1-32.
- Fitzgerald J.P., Lechleitner R.R., 1974. Observations on the biology of Gunnison's prairie dog in Central Colorado // *Amer. Midland Nat.* V. 92. P. 146-163.

- Fitzgerald R.W., Madison D.M., 1983. Social organization of a free-ranging population of pine voles, *Microtus pinetorum* // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 13. P. 183-187.
- Fleming A.S., O'Day D.H., Kraemer G.W., 1999. Neurobiology of mother-infant interactions: experience and central nervous system plasticity across development and generations // *Neurosci. Biobehav. Rev.* V. 23. P. 673-685.
- Focardi S., Paveri-Fontana S., 1992. A theoretical study of the socioecology of ungulates // *Theor. Popul. Biol.* V. 41. P. 121-134.
- Foltz D.W., Hoogland J.L., 1981. Analysis of the mating system in the black-tailed prairie dog (*Cynomys ludovicianus*) by likelihood of paternity // *J. Mammal.* V. 62. P. 706-712.
- Fox M., 1971. Behavior of Wolves, Dogs, and Related Canids. New York: Harper and Row.
- Frame L.H., Frame G.W., 1976. Female African wild dogs emigrate // *Nature* V. 263. P. 227-229.
- Frame L.H., Malcolm J.R., Frame G.W., van Lawick H., 1979. Social organization of African wild dogs *Lycaon pictus* on the Serengeti plains, 1967-1978 // *Z. Tierpsychol.* V. 50. P. 225-249.
- Francis D., Meany M.J., 1999. Maternal care and the development of stress responses // *Curr. Opin. Neurobiol.* V. 9. P. 128-134.
- Francis D., Diorio J., Liu D., Meany M.J., 1999. Nongenomic transmission across generations of maternal behavior and stress responses in the rat // *Science* V. 286. P. 1155-1158.
- Francis D.D., Young L.J., Meaney M.J., Insel T.R., 2002. Naturally occurring differences in maternal care are associated with the expression of oxytocin and vasopressin (V_{1a}) receptors: gender differences // *J. Neuroendocrinol.* V. 14. P. 349-353.
- Frank F., 1954. Beiträge zur Biologie der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). I. Gehegeforschung // *Zool. Jahrb. Syst.* Bd. 82. S. 354-404.
- Freeland W.J., 1976. Pathogens and the evolution of primate sociality // *Biotropica* V. 8. P. 12-24.
- Freeland W.J., 1979. Primate groups as biological islands // *Ecology* V. 60. P. 719-728.
- French J.A., 1994. Alloparents in the Mongolian gerbil: Impact of long-term reproductive performance of breeders and opportunities for independent reproduction // *Behav. Ecol.* V. 5. P. 273-279.
- Fuchs S., 1982. Optimality of parental investment: The influence of nursing on reproductive success of mother and female young house mice // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 10. P. 39-51.
- Fulk G.W., 1976. Notes on the activity, reproduction, and social behavior of *Octodon degus* // *J. Mammal.* V. 57. P. 495-505.
- Fuller T.K., Kat P.W., 1990. Movements, activity and prey relationships of African wild dogs *Lycaon pictus* near Aitong, southwest Kenya // *Afr. J. Ecol.* V. 28. P. 330-350.
- Fuller T.K., Kat P.W., Bulger J.B., Maddock A.H., Ginsberg J.R., Burrows R., McNutt J.W., Mills M.G.L., 1992. Population dynamics of African wild dogs. In: *Wildlife 2001: Populations* (D.R. McCullough, R.H. Barrett, eds.), pp. 1125-1139. New York: Elsevier Applied Science.
- Gaines M.S., Johnson M.L., 1982. Home range size and population dynamics in the prairie vole, *Microtus ochrogaster* // *Oikos* V. 39. P. 63-70.
- Gamlin L., 1987. Rodents join the commune // *New Scientist* V. 1571. P. 40-47.
- Ganslosser U., Wehnelt S., 1997. Juvenile development as part of the extraordinary social system of the mara *Dolichotis patagonum* (Rodentia: Caviidae) // *Mammalia* V. 61. P. 3-15.

- Garber P.A., Moya L., Malaga C., 1984. A preliminary field study of the moustached tamarin (*Saguinus mystax*) in northeastern Peru: Questions concerned with the evolution of a communal breeding system // *Folia Primatol.* V. 42. P. 17-32.
- Garrett M.G., Franklin W.L., 1988. Behavioral ecology of dispersal in the black-tailed prairie dog // *J. Mammal.* V. 69. P. 236-250.
- Garltan J.S., 1970. In: Old World Monkeys (J.R. Napier, P. Napier, eds.), pp. 445-480. New York: Academic Press.
- Gasaway W.C., Mossestad K.T., Stander P.E., 1991. Food acquisition by spotted hyaenas in Etosha N.P., Namibia: Predation versus scavenging // *Afr. J. Ecol.* V. 29. P. 64-75.
- Gatewood J.D., Wills A., Shetty S., Xu J., Arnold A.P., Burgoyne P.S., 2006. Sex chromosome complement and gonadal sex influence aggressive and parental behaviors in mice // *J. Neurosci.* V. 26. P. 2335-2342.
- Gautier-Hion A., 1966. L'écologie et l'éthologie du talapoin, *Miopithecus talapoin talapoin* // *Biologica Gabonica* V. 2. P. 311-329.
- Geffen E., Macdonald D.W., 1992. Small size and monogamy: Spatial organization of Blanford's foxes, *Vulpes cana* // *Anim. Behav.* V. 44. P. 1123-1130.
- Geist V., 1967. A consequence of togetherness // *Natur. Hist.* V. 67. P. 24-30.
- Geist V., 1971. Mountain sheep: a study in behavior and evolution. Chicago: Univ. Chicago Press.
- Geist V., 1974. On the relationship of social evolution and ecology of ungulates // *Amer. Zool.* V. 14. P. 205-220.
- Genest H., Dubost G., 1974. Pair-living in the mara (*Dolichotis patagonum* Z.) // *Mammalia* V. 38. P. 155-162.
- Georges M., Lequarre A.S., Castelli M., Haset R., Vassart G., 1988. DNA fingerprinting in domestic animals using fore different microsatellite probes // *Cytogenet. Cell Genet.* V. 47. P. 127-131.
- Getz L.L., 1978. Speculation on social structure and population cycles of microtine rodents // *The Biologist.* V. 60. P. 134-147.
- Getz L.L., 1985. Habitats. In: Biology of New World Microtus (R.H. Tamarin, ed.), pp. 286-309. Stillwater, Oklahoma: The American Society of Mammalogists.
- Getz L.L., Carter C.S., 1980. Social organization in *Microtus ochrogaster* populations // *The Biologist* V. 62. P. 56-69.
- Getz L.L., Carter C.S., 1996. Prairie-vole partnership // *Amer. Sci.* V. 84. P. 56-62.
- Getz L.L., Hofmann J.E., 1986. Social organization in free-living prairie voles, *Microtus ochrogaster* // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 18. P. 275-282.
- Getz L.L., McGuire B., 1997. Communal nesting in prairie voles (*Microtus ochrogaster*): formation, composition, and persistence of communal groups // *Can. J. Zool.* V. 75. P. 525-534.
- Getz L.L., Carter, C.S., Gavish L., 1981. The mating system of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*: field and laboratory evidence for pair bonding // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 8. P. 189-194.
- Getz L.L., Solomon N.G., Pizzuto T., 1990. The effects of predation of snakes on social organization of the prairie vole, *Microtus ochrogaster* // *Am. Midl. Nat.* V. 123. P. 365-371.
- Getz L.L., Larson C.M., Lindstrom K.A., 1992. *Blarina brevicauda* as a predator on nesting voles // *J. Mammal.* V. 73. P. 591-596.
- Getz L.L., McGuire B., Pizzuto T., Hofmann J.E., Frase B., 1993. Social organization of the prairie vole (*Microtus ochrogaster*) // *J. Mammal.* V. 74. P. 44-58.
- Ghiglieri M.P., 1984. Feeding ecology and sociality of chimpanzees in Kibale Forest, Uganda. In: Adaptations for Foraging in Nonhuman Primates (Rodman P.S., Cant I.G.,

- eds.), pp. 161-194. NY: Columbia Univ. Press.
- Gill F.B., Wolf L.L., 1975. Economics of feeding territoriality in the golden-winged sunbird // *Ecology* V. 56. P. 333-345.
- Gillespie T.R., Chapman C.A., 2001. Determinants of group size in the red colobus monkey (*Procolobus badius*): an evaluation of the generality of the ecological constraints model // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 50. P. 329-338.
- Giraldeau L.A., 2008. Social foraging. In: Behavioural Ecology (E. Danchin, L.A. Giraldeau, F. Cezilly, eds), pp.257-283. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Giraldeau L.A., Caraco T., 1993. Genetic relatedness and group size in an aggregation economy // *Evol. Ecol.* V. 7. P. 429-438.
- Giraldeau L.A., Caraco T., 2000. Social Foraging Theory. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Gittleman J.L., 1985. Functions of communal care in mammals. In: Evolutions: Essays in Honour of John Maynard Smith (P.H. Harvey, M. Slatkin, eds.), pp. 187-205. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Gittleman J.L., 1989. Carnivore group living: Comparative trends. In: Carnivore Behavior, Ecology and Evolution (J.L. Gittleman, ed.), pp. 183-207. New York: Cornell Univ. Press.
- Golani I., Keller A., 1975. A longitudinal field study of the behaviour of a pair of golden jackals. In: The Wild Canids (M.W. Fox, ed.), pp. 508-510. New York: van Nostrand Reinhold.
- Gonzalez A., Fleming A.S., 2002. Artificial rearing causes changes in maternal behavior and c-fos expression in juvenile female rats // *Behav. Neurosci.* V. 116. P. 999-1013.
- Gonzalez A., Lovic V., Ward G.R., Wainwright P.E., Fleming A.S., 2001. Intergenerational effects of complete maternal deprivation and replacement stimulation on maternal behaviour and emotionality in female rats // *Dev. Psychobiol.* V. 38. P. 11-32.
- Goossens B., Graziani L., Waits L.P., Farand E., Magnolon S., Coulon J., Bel M., Taberlet P., Allaine D., 1998. Extra-pair paternity in the monogamous Alpine marmot revealed by nucleod DNA microsatellite analysis // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 43. P. 281-288.
- Gorman M.L., 1979. Dispersion and foraging of the small Indian mongoose *Herpestes auro-punctatus* Carnivore: Viverridae, relative to the evolution of social viverrids // *J. Zool., Lond.* V. 187. P. 65-73.
- Goss-Custard J.D., 1970. Feeding dispersion in some overwintering wading birds. In: Social Behavior in Birds and Mammals (J.H. Crook. ed.), pp. 3-35. London: Acad. Press.
- Goss-Custard J.D., Dunbar R.I.M., Aldrich-Blake F.P.G., 1972. Survival, mating, and rearing strategies in the evolution of primate social structure // *Folia Primatol.* V. 17. P. 1-19.
- Gottelli D., Sillero-Zubiri C., 1992. The Ethiopian wolf: An endangered endemic canid // *Oryx* V. 26. P. 205-214.
- Gottelli D., Sillero-Zubiri C., Applebaum D., Girman D., Roy M., Garsia-Moreno J., Ostrand E., Wayne R.K., 1994. Molecular genetics of the most endangered canid: The Ethiopian wolf, *Canis simensis* // *Molecular Ecol.* V. 3. P. 117-128.
- Gould E., Beylin A., Tanapat P., Reeves A., Shors T.J., 1999. Learning enhances adult neurogenesis in the hippocampal formation // *Nat. Neurosci.* V. 2. P. 260-265.
- Grafton R.M., 1965. Food habits of the black-backed jackal (*Canis aureus*): A preliminary report // *Zool. Africana* V. 1. P. 41-53.
- Gray P., Chesley S., 1984. Development of maternal behavior in nulliparous rats (*Rattus norvegicus*): Effects of sex and early maternal experience // *J. Comp. Psychol.* V. 98. P. 91-99.

- Gray G., Dewsbery D., 1973. A quantitative description of copulatory behavior in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // *Brain Behav. Evol.* V. 43. P. 351-358.
- Green R., Whalen R.E., Rutley B., Battie C., 1972. Dominance hierarchy in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*): Role of the gonads and androgen on genital display and feeding order // *Folia Primatol.* V. 18. P. 185-195.
- Greenwood P.J., 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals // *Anim. Behav.* V. 28. P. 1140-1162.
- Grim R., 1970. Blauböckchen (*Cephalophus monticola* Thurnberg, 1798; Cephalopinae, Bovidae) als Insectenfresser // *Z. Zäugetierk.* Bd. 35. S. 357-359.
- Gromov V.S., 1997. Ecology and behaviour of black-and-white colobus monkeys (*Colobus abyssinicus*) in the Alvero river valley // *Ecological and faunistic studies in Ethiopia. Part 1. Fauna, ecology and systematics of vertebrates.* Addis Ababa: JERBE, P. 86-96.
- Gromov V.S., 2001. Day-time activity and social interactions in a colony of the fat sand rats, *Psammomys obesus*, at the Negev Highlands, Israel // *Mammalia* V. 65. P. 13-28.
- Gromov V.S., 2005. Parental care in captive Brandt vole (*Lasiopodomys brandti*) // *Russian J. Theriol.* V. 4 (2). P. 137-145.
- Gromov V.S., 2011a. Biparental care, tactile stimulation, and evolution of sociality in rodents // *J. Evol. Biol. Res.* V. 3. P. 33-43.
- Gromov V.S., 2011b. Parental care, tactile stimulation and sociality evolution in rodents: Behavioural, physiological and developmental aspects. Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing.
- Gromov V.S., 2014a. Complicated social structure and the evolution of sociality in rodents: Cooperation as the main promoting factor. In: *Social Behavior: Evolutionary Pathways, Environmental Influences and Impairments* (P. Watson, ed.), pp. 71-119. N.Y.: Nova Science Publishers, Inc.
- Gromov V.S., 2014b. The Early Experience of Tactile Stimulation and Its Behavioral Consequences Related to Socialization in Mammals. In: *Advances in Sociology Research* (J.A. Jaworski, ed.), pp. 1-28. N.Y.: Nova Science Publishers, Inc.
- Gromov V.S., 2015. Scent marking in gerbils and its possible functions // *Russian J. Theriol.* V. 14. № 1. P. 113-126.
- Gromov V.S., 2017. The evolution of sociality in rodents: A family affair // *Russian J. Theriol.* V. 16. № 1.
- Gromov V.S., Krasnov B.R., Shenbrot G.I., 1999. Space use in Wagner's gerbil, *Gerbilus dasyurus* (Wagner, 1842), in the Negev Highlands, Israel // *Israel J. Zoology* V. 45. P. 307-308.
- Gromov V.S., Krasnov B.R., Shenbrot G.I., 2000. Space use in Wagner's gerbil, *Gerbilus dasyurus* (Wagner, 1842), in the Negev Highlands, Israel // *Acta Theriol.* V. 45. P. 175-182.
- Grove M., 2009. Hunter-gatherer movement patterns: causes and constraints // *J. Anthropol. Archaeol.* V. 28. P. 222-233.
- Grove M., 2010a. Logistical mobility reduces subsistence risk in hunting economies // *J. Archaeol. Sci.* V. 37. P. 1913-1921.
- Grove M., 2010b. Stone circles and the structure of Bronze Age society // *J. Archaeol. Sci.* V. 37. P. 2612-2621.
- Grove M., 2011. An archaeological signature of multi-level social systems: the case of the Irish Bronze Age // *J. Anthropol. Archaeol.* V. 30. P. 44-61.
- Grove M., 2012. Space, time, and group size: a model of constraints on primate social foraging // *Anim. Behav.* V. 83. P. 411-419.
- Gubernick D.J., Alberts J.R., 1989. Postpartum maintenance of paternal behaviour in the California mouse, *Peromyscus californicus* // *Anim. Behav.* V. 37. P. 656-664.

- Gubernick D.J., Nelson R.J., 1989. Prolactin and paternal behavior in the biparental California mouse, *Peromyscus californicus* // *Horm. Behav.* V. 23. P. 203-210.
- Guggisberg C.A.W., 1961. Simba. Bern: Hallwag.
- Gygas L., 2002. Evolution of group size in the superfamily Delphinoidea (Delphinidae, Phocoenidae and Monodontidae): A quantitative comparative analysis // *Mammal. Rev.* V. 32. P. 295-314.
- Hakkarainen H., Korpimäki E., Mappes T., Palokangas P., 1992. Kestrel hunting behaviour towards solitary and grouped *Microtus agrestis* and *M. epiroticus* – a laboratory experiment // *Ann. Zool. Fenn.* V. 29. P. 279-284.
- Hall F.S., 1998. Social deprivation of neonatal, adolescent, and adult rats has distinct neurochemical and behavioral consequences // *Crit. Rev. Neurobiol.* V. 12. P. 129-162.
- Hall F.S., Wilkinson T.H., Robbins T.W., 1999. Maternal deprivation of neonatal rats produces enduring changes in dopamine function // *Synapse* V. 32. P. 37-43.
- Hall K.R.L., 1965a. Behaviour and ecology of the wild patas monkey // *J. Zool.* V. 148. P. 15-87.
- Hall K.R.L., 1965b. Social organization of the old-world monkeys and apes // *Symp. Zool. Soc. Lond.* V. 14. P. 265-289.
- Hall K.R.L., DeVore I., 1965. Baboon social behavior. In: *Primate Behavior* (I. DeVore, ed.), pp. 53-110. New York: Holt, Rinehart & Winston.
- Hamilton W.D., 1963. The evolution of altruistic behavior // *Am. Nat.* V. 97. P. 354-356.
- Hamilton W.D., 1964. The genetical evolution of social behavior // *J. Theor. Biol.* V. 7. P. 1-52.
- Hamilton W.D., 1971. Geometry for the selfish herd // *J. Theor. Biol.* V. 31. P. 295-311.
- Harcourt A.H., 1978. Strategies of emigration and transfer by primates with particular reference to gorillas // *Z. Tierpsychol.* V. 48. P. 401-420.
- Harcourt A.H., Harvey P.H., 1984. Sperm competition, testes size and breeding systems in primates. In: *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems* (R.L. Smith, ed.), pp. 587-600. London: Academic Press.
- Harcourt A.H., Harvey P.H., Larsen S.G., Short R.V., 1981. Testes weight, body weight, and breeding systems in primates // *Nature* V. 293. P. 55-57.
- Harding R.S., 1976. Ranging patterns of troops of baboons (*Papio anubis*) in Kenya // *Folia Primatol.* V. 25. P. 143-185.
- Hare J.F., Murie J.O., 2007. Ecology, kinship and ground squirrel sociality: Insights from comparative analyses. In: *Rodent Societies: An Ecological & Evolutionary Perspective* (J.O. Wolff, P.W. Sherman, eds.), pp. 345-355. Chicago: University of Chicago Press.
- Harris S., 1980. Home ranges and patterns of distribution of foxes (*Vulpes vulpes*) in an urban area by radio tracking. In: *A Handbook on Biotelemetry and Radio Tracking* (C.J. Amlaner, D.W. Macdonald, eds.), pp. 685-690. Oxford: Pergamon Press.
- Harris S., 1982. Activity patterns and habitat utilization of badgers (*Meles meles*) in suburban Bristol: a radio tracking study // *Symp. Zool. Soc. Lond.* V. 49. P. 301-323.
- Harris T.R., Chapman C.A., 2007. Variation in diet and ranging of black-and-white colobus monkeys in Kibale National Park, Uganda // *Primates* V. 48. P. 208-221.
- Hart B.L., Hart L.A., 1992. Reciprocal allogrooming in impala, *Aepyceros melampus* // *Anim. Behav.* V. 44. P. 1073-1083.
- Harvey M.J., Barbour R.W., 1965. Home range of *Microtus ochrogaster* as determined by a modified minimum area method // *J. Mammal.* V. 46. P. 398-402.
- Harvey P.H., Kavanagh M., Clutton-Brock T.H., 1978a. Sexual dimorphism in primate teeth // *J. Zool.* V. 186. P. 475-486.
- Harvey P.H., Kavanagh M., Clutton-Brock T.H., 1978b. Canine tooth size in female primates // *Nature* V. 276. P. 817-818.

- Harvey P.H., Clutton-Brock T.H., Mace G.M., 1980. Brain size and ecology in small mammals and primates // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* V. 77. P. 4387-4389.
- Hass C.C., Valenzuela D., 2002. Anti-predator benefits of group living in white-nosed coatis (*Nasua narica*) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 51. P. 570-578.
- Hatchwell B.J., Komdeur J., 2000. Ecological constraints, life history traits and the evolution of cooperative breeding // *Anim. Behav.* V. 59. P. 1079-1086.
- Hayes L.D., 2000. To nest communally or not to nest communally: A review of rodent communal nesting and nursing // *Anim. Behav.* V. 59. P. 677-688.
- Hayes L.D., Chesh A.S., Castro R.A., Ortiz Tolhuysen L., Burger J.R., Bhattacharjee J., Ebensperger L.A., 2009. Fitness consequences of group-living in the degu *Octodon degus*, a plural breeder rodent with communal care // *Anim. Behav.* V. 78. P. 131-139.
- Haynie M.L., Vandenbussche R.A., Hoogland J.L., Gilbert D.A., 2003. Parentage, multiple paternity, and breeding success in Gunnison's and Utah prairie dogs // *J. Mammal.* V. 84. P. 1244-1253.
- Heaney L.R., Thorington, R.W., Jr., 1978. Ecology of Neotropical red-tailed squirrels, *Sciurus granatensis*, in the Panama Canal Zone // *J. Mammal.* V. 59. P. 846-851.
- Heise S., Wieland H., Lippke J., 1999. Kin interactions and infanticidal behaviour in the common vole *Microtus arvalis* // *Proc. 3rd European Congress of Mammology, Finland, May 29-June 2, 1999.* P. 110.
- Hendrichs H., 1975. Changes in a population of dikdik *Madoqua (Rhynchotragus) kirki* (Günter 1880) // *Z. Tierpsychol.* V. 38. P. 55-69.
- Hendrichs H., Hendrichs U., 1971. Dikdik und Elefanten. Munich: Piper Verlag.
- Henzi S.P., Lycett J.E., Weingrill T., 1997. Cohort size and the allocation of social effort by female mountain baboons // *Anim. Behav.* V. 54. P. 1235-1243.
- Hersteinsson P., Macdonald D.W., 1982. Some comparisons between red and arctic foxes, *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*, as revealed by radio tracking // *Symp. Zool. Soc. Lond.* V. 49. P. 259-289.
- Heske E.J., Ostfeld R.S., 1990. Sexual dimorphism in size, relative size of testes, and mating systems in North American voles // *J. Mammal.* V. 71. P. 510-519.
- Higashi N., Yamamura M., 1993. What determines animal group size? Insider-outsider conflict and its resolution // *Am. Nat.* V. 142. P. 553-563.
- Hill R.A., Lee P.C., 1998. Predation risk as an influence on group size in cercopithecoid primates: Implications for social structure // *J. Zool. (Lond.)* V. 245. P. 447-456.
- Hinde R.A., 1974. Biological bases of human social behaviour. New York: McGraw-Hill.
- Hindrichs H., Hindrichs U., 1971. Freiland Untersuchungen zur Ökologie und Ethologie der Zwerg-Antilope *Madoqua (Rhynchotragus) kirki*. In: Dikdik und Elefanten (H. Hindrichs, U. Hindrichs, eds.), pp. 77-173. München: Pieper.
- Hladik C.M., 1975. Ecology, diet and social patterning in Old and New World primates. In: *Socioecology and Psychology of Primates* (R.H. Tuttle, ed.), pp. 3-35. Mouton: Den Haag.
- Hladik C.M., 1977. A comparative study of the feeding strategies of two sympatric species of leaf monkeys: *Presbytis senex* and *Presbytis entellus*. In: *Primare Ecology: Feeding and Ranging Behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes* (T.H. Clutton-Brock, ed.), pp. 324-353. London: Academic Press.
- Hodgdon H.E., Lancia R.A., 1983. Behavior of the North American beaver, *Castor canadensis* // *Acta Zool. Fennica* V. 174. P. 99-103.
- Hofer H., East M., 1993. The communing system of Serengeti spotted hyaenas: How a predator copes with migratory prey. I. Social organization // *Anim. Behav.* V. 46. P. 547-557.
- Hoi H., Griggio M., 2010. Monogamy and extra-pair parentage // *Encyclopedia of Animal*

- Behavior*. P. 475-482.
- Holmes W.G., 1984. Predation risk and foraging behavior of the hoary marmot in Alaska // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 15. P. 293-301.
- Honeycutt R.L., 1992. Naked mole-rats // *Amer. Sci.* V. 80. P. 43-53.
- Honeycutt R.L., Scott V.E., Nelson K., Nevo E., 1987. Mitochondrial DNA variation and the phylogeny of African mole rats (Rodentia: Bathyergidae) // *Syst. Zool.* V. 36. P. 280-292.
- Honeycutt R.L., Frabotta L.J., Rowe D.L., 2007. Rodent evolution, phylogenetics, and biogeography. In: *Rodent Societies: An Ecological & Evolutionary Perspective* (J.O Wolff, P.W. Sherman, eds.), pp. 8-25. Chicago: University of Chicago Press.
- Hooff J.A.R.A.M., 1988. Sociality in primates: A compromise of ecological and social adaptation strategies. In: *Perspectives in the Study of Primates* (A. Tartabini, M/L/Genta, eds.), pp. 9-23. Cosenza: de Rose.
- Hoogland J.L., 1978. Aggression, ectoparasitism, and other possible costs of prairie dog (Sciuridae, *Cynomys* spp.) coloniality // *Behaviour* V. 69. P. 1-34.
- Hoogland J.L., 1979. The effect of the colony size on individual alertness of prairie dogs (Sciuridae: *Cynomys* spp.) // *Anim. Behav.* V. 27. P. 394-407.
- Hoogland J.L., 1981. The evolution of coloniality in white-tailed and black-tailed prairie dogs (Sciuridae: *Cynomys leucurus* and *C. ludovicianus*) // *Ecology* V. 62. P. 252-272.
- Hoogland J.L., 1982. Prairie dogs avoid extreme inbreeding // *Science* V. 215. P. 1639-1641.
- Hoogland J.L., 1995. *The black-tailed prairie dog: Social life of a burrowing mammal*. Chicago: Chicago Univ. Press.
- Hoogland J.L., 1999. Philopatry, dispersal, and social organization of Gunnison's prairie dogs // *J. Mammal.* V. 80. P. 243-251.
- Hoogland J.L., 2007. Alarm calling, multiple mating, and infanticide among black-tailed, Gunnison's and Utah prairie dogs. In: *Rodent Societies: An Ecological & Evolutionary Perspective* (J.O Wolff, P.W. Sherman, eds.), pp. 438-451. Chicago: University of Chicago Press.
- Hoogland J.L., Foltz D.W., 1982. Variance in male and female reproductive success in a harem-polygynous mammal, the black-tailed prairie dog (Sciuridae: *Cynomys ludovicianus*) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 11. P. 155-163.
- Hopf S., 1978. Huddling subgroups in captive squirrel monkeys and their changes in relation to ontogeny // *Biol. Behav.* V. 3. P. 147-162.
- Horn H.S., 1968. The adaptive significance of colonial nesting in the Brewer's blackbird (*Euphagus cyanocephalus*) // *Ecology* V. 49. P. 682-694.
- Hornocker M.G., 1969. Winter territoriality in mountain lions // *J. Wildl. Mgmt.* V. 33. P. 457-464.
- Hornocker M.G., 1970. An analysis of mountain lion predation upon mule deer and elk in the Idaho Primitive Area // *Wildl. Monogr.* V. 21. P. 6-39.
- Horwich R.H., Manski D., 1975. Maternal care and infant transfer in two species of colobus monkeys // *Primates* V. 16. P. 49-53.
- Hoyt S., Hoyt S., 1950. Gestation period of the woodchuck, *Marmota monax* // *J. Mammal.* V. 31. P. 454.
- Hrdy S.B., 1977. *The Langurs of Abu: Female and Male Strategies of Reproduction*. Cambridge, Mass: Harvard Univ. Press.
- Hrdy S.B., 1981. *The Woman that Never Evolved*. Cambridge, Mass: Harvard Univ. Press.
- Huber S., Hoffmann I.E., Millesi E., Dittami J., Arnold W., 2001. Explaining the seasonal decline in litter size in European ground squirrels // *Ecography* V. 24. P. 205-211.
- Hubrecht R.C., 1985. Home-range size and use and territorial behavior in the common

- marmoset, *Callithrix jacchus jacchus*, at the Tapacura field station, Recife, Brazil // *Int. J. Primatol.* V. 6. P. 533-550.
- Hume J.H., Wynne-Edwards K.E., 2005. Castration reduces male testosterone, estradiol, and territorial aggression, but not paternal behavior in biparental dwarf hamster (*Phodopus campbelli*) // *Horm. Behav.* V. 48. P. 303-310.
- Hunt C.M., Gamache K.M., Lockard J.S., 1978a. Babysitting behavior by age/sex classification in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) // *Primates* V. 19. P. 179-186.
- Hunt C., Curtin, S., Chivers, D.J., 1978b. Leaf-eating primates of peninsular Malaysia: the siamang and the dusky leaf monkey. In: *The Ecology of Arboreal Folivores* (G.G. Montgomery, ed.), pp. 441-464. Washington: Smithsonian Inst. Press.
- Hunter R.F., 1962. Hill sheep and their pasture: A study of sheep grazing in southeast Scotland // *J. Ecol.* V. 50. P. 651-680.
- Hunter A.J., Dixson A.F., 1983. Anosmia and aggression in male owl monkeys (*Aotus trivirgatus*) // *Physiol. Behav.* V. 30. P. 875-879.
- Hunter A.J., Martin R.D., Dixson A.F., Rudder B.C., 1979. Gestation and inter-birth intervals in the owl monkey (*Aotus trivirgatus griseimembra*) // *Folia Primatol.* V. 31. P. 165-175.
- Ilan, M., 1984. Aspects of the biology and ecology of the fat sand rat (*Psammomys obesus*) in Israel. M.Sc. degree thesis. Tel-Aviv.
- Imanishi K., 1960. Social organization of sub-human primates in their natural habitats // *Curr. Anthropol.* V. 1. P. 393-407.
- Ingram J.C., 1977. Interactions between parents and infants, and the development of independence in the common marmoset (*Callithrix jacchus*) // *Anim. Behav.* V. 25. P. 811-827.
- Innes D.G.L., 1978. A reexamination of litter size in some North American microtines // *Can. J. Zool.* V. 56. P. 1488-1496.
- Insel T.R., 1990. Oxytocin and maternal behaviour // In: *Mammalian Parenting: Biochemical, Neurobiological, and Behavioral Determinants* (N.A. Krasnegor, R.S. Bridges, eds.), pp. 260-280. New York: Oxford Univ. Press.
- Insel T.R., Hulihan T.J., 1995. A gender-specific mechanism for pair bonding: Oxytocin and partner preference formation in monogamous voles // *Behav. Neurosci.* V. 109. P. 782-789.
- Insel T.R., Shapiro L.E., 1992. Oxytocin receptor distribution reflects social organization in monogamous and polygamous voles // *PNAS* 89. P. 5981-5985.
- Insel T.R., Young L.J., 2001. The neurobiology of attachment // *Nature Rev. Neurosci.* V. 2. P. 129-135.
- Insel T.R., Wang Z.X., Ferris C.F., 1994. Patterns of brain vasopressin receptor distribution associated with social organization in microtine rodents // *J. Neurosci.* V. 14. P. 5381-5392.
- Insel T.R., Preston S., Winslow J.T., 1995. Mating in the monogamous male: behavioral consequences // *Physiol. Behav.* V. 57. P. 615-627.
- Isbell L.A., 1991. Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates // *Behav. Ecol.* V. 2. P. 143-155.
- Iwamoto T., 1979. Ecological and sociological studies of gelada baboons: Feeding ecology // *Contrib. Primatol.* V. 16. P. 279-330.
- Jannett F.J., Jr. 1978. The density-dependent formation of extended maternal families of the montane vole, *Microtus montanus nanus* // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 3. P. 245-263.
- Jannett F.J., Jr. 1980. Social dynamics of the montane vole, *Microtus montanus*, as a paradigm // *The Biologist* V. 62. P. 3-19.

- Jannett F.J., Jr. 1981. Sex ratios in high density populations of the montane vole, *Microtus montanus*, and the behavior of territorial males // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 8. P. 297-307.
- Jannett F.J., Jr. 1982. Nesting patterns of adult voles, *Microtus montanus*, in field populations // *J. Mammal.* V. 63. P. 495-498.
- Janson C.H., 1984. Female choice and mating system of the brown capuchin monkey *Cebus apella* (Primates: Cebidae) // *Z. Tierpsychol.* V. 65. P. 177-200.
- Janson C.H., 1985. Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 17. P. 125-138.
- Janson C.H., 1986. The mating system as a determinant of social evolution in capuchin monkeys (*Cebus*). In: Proceedings of the Xth International Congress of Primatology (J. Else, P.C. Lee, eds.), pp. 169-179. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Janson C.H., 1992. Evolutionary ecology of primate social structure. In: Evolutionary Ecology and Human Behavior (E.A. Smith, B. Winterhalder, eds), pp. 95-130. New York: Walter de Gruyter.
- Janson C.H., Goldsmith M.L., 1995. Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks // *Behav. Ecol.* V. 6. P. 326-336.
- Janson C.H., van Schaik, 1988. Recognizing the many faces of primate food competition: methods // *Behaviour* V. 105. P. 165-186.
- Jarman M.V., 1970. Attachment to home area in impala // *E. Afr. Wildl. J.* V. 8. P. 198-200.
- Jarman P.J., 1972. Seasonal distribution of large mammal populations in the unflooded Middle Zambezi Valley // *J. Appl. Ecol.* V. 9. P. 277-293.
- Jarman P.J., 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology // *Behaviour* V. 48. P. 215-267.
- Jarman P.J., 1979. Impala social behavior: Territory, Hierarchy, Mating and the use of space. Berlin: Paul Parey Verlag.
- Jarvis J.U.M., 1978. Energetics of survival in *Heterocephalus glaber* (Rüppel), the naked mole-rat (Rodentia, Bathyergidae) // *Bull. Carnegie Mus. Natl. Hist.* V. 6. P. 81-87.
- Jarvis J.U.M., 1981. Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies // *Science* V. 212. P. 571-573.
- Jarvis J.U.M., 1985. Ecological studies on *Heterocephalus glaber*, the naked mole-rat in Kenya // *Nat. Geogr. Soc. Res. Repts.* 1979 Projects, P. 429-437.
- Jarvis J.U.M., Sale J.B., 1971. Burrowing and burrow patterns of East African mole-rats *Tachyorictes*, *Heliophobius* and *Heterocephalus* // *J. Zool., Lond.* V. 163. P. 451-479.
- Jarvis J.U.M., O'Riain M.J., Bennett N.C., Sherman P.W., 1994. Mammalian eusociality: a family affair // *Tr. Ecol. Evol.* V. 9. P. 47-51.
- Jay P., 1965. The common langur of North India. In: Primate Behavior (I. DeVore, ed.), pp. 197-249. New York: Holt, Rinehart & Winston.
- Jędrzejewski W., Jędrzejewska B., McNeish E., 1992. Hunting success of the weasel *Mustela nivalis* and escape tactics of forest rodents in Białowieża National Park // *Acta Theriol.* V. 37. P. 319-328.
- Jennions M.D., Macdonald D.W., 1994. Cooperative breeding in mammals // *Tr. Ecol. Evol.* V. 9. P. 89-93.
- Jenuwein T., Allis C.D., 2001. Translating the histone code // *Science* V. 293. P. 1074-1080.
- Johns D.W., Armitage K.B., 1979. Behavioral ecology of alpine yellow-bellied marmots // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 5. P. 133-157.
- Johnsingh A.J.T., 1982. Reproductive and social behavior of the Dhole *Cuon alpinus* Canidae // *J. Zool., Lond.* V. 198. P. 443-463.

- Johnson J.A., 1987. Dominance rank in juvenile olive baboons, *Papio anubis*: the influence of gender, size, maternal rank and orphaning // *Anim. Behav.* V. 35. P. 1694-1708.
- Johnson D.D.P., Macdonald D.W., Newman C., Morecroft M.D., 2001. Group size versus territory size in group-living badgers: a large-sample field test of the Resource Dispersion Hypothesis // *Oikos* V. 95. P. 265-274.
- Johnson D.D.P., Kays R., Blackwell P.G., MacDonald D.W., 2002. Does the resource dispersion hypothesis explain group living? // *Tr. Ecol. Evol.* V. 17. P. 563-570.
- Jolly A., 1966. *Lemur Behavior*. Chicago: Univ. of Chicago Press.
- Jolly A., 1972. *The evolution of primate behavior*. NY: MacMillan.
- Jones C., 1981. The evolution and socioecology of dominance in primate groups: A theoretical formulation, classification and assessment // *Primates* V. 22. P. 70-83.
- Jones C., Sabater J., 1968. Comparative ecology of *Cercocebus albigena* (Gray) and *Cercocebus torquatus* (Kerr) in Rio Muni, West Africa // *Folia Primatol.* V. 9. P. 99-108.
- Jongejan G., Arcese P., Sinclair A.R.E., 1991. Growth, size and the timing of birth in an individually identified population of oribi // *Afr. J. Ecol.* V. 29. P. 340-352.
- Jungius H., 1970. Studies on the breeding biology of the reedbuck (*Redunca arundinum* Boddaert, 1785) in the Krüger National park // *Z. Säugetierk.* Bd. 35. S. 129-146.
- Kadonaga J.T., 1998. Eukaryotic transcription: an interlaced network of transcription factors and chromatin-modifying machines // *Cell* V. 92. P. 307-313.
- Kawai M., 1979. Ecological and sociological studies of gelada baboons: Auditory communication and social relations // *Contrib. Primatol.* V. 16. P. 219-241.
- Kawai M., Dunbar M., Ohsawa H., Mori U., 1983. Social organization of gelada baboons: Social units and definitions // *Primates* V. 24. P. 13-24.
- Kawalika M., Burda H., 2007. Giant mole-rats, *Fukomys mechowii*, 13 years on the stage. In: *Subterranean Rodents: News from Underground* (S. Begal, H. Burda, C.E. Schleich, eds.), pp. 205-220. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.
- Kawata M., 1985. Mating system and reproductive success in a spring population of the red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* // *Oikos* V. 45. P. 181-190.
- Kawata M., 1988. Mating success, spatial organization, and male characteristics in experimental field populations of the red-backed vole *C. rufocanus bedfordiae* // *J. Anim. Ecol.* V. 57. P. 217-235.
- Keane B., Waser P.M., Creel S.L., Creel N.M., Elliott L.F., Minchella D.J., 1994. Subordinate reproduction in dwarf mongooses // *Anim. Behav.* V. 47. P. 65-75.
- Kellas L.M., 1955. Observations on the reproductive activities, measurements, and growth rate of dikdik (*Rhynchotragus kirkii thomasi* Neumann) // *Proc. Zool. Soc. Lond.* V. 124. P. 751-784.
- Kendrick K.M., 2000. Oxytocin, motherhood and bonding // *Exp. Physiol.* V. 85. P. 111s-124s.
- Kennell J.H., Klaus M.H., 1998. Bonding: recent observations that alter perinatal care // *Pediatr. Rev.* V. P. 19. 4-12.
- Kennell J.H., Jerauld R., Wolfe H., Chesler D., Kreger N.C., McAlpine W., Steffa M., Klaus M.H., 1974. Maternal behavior one year after early and extended postpartum contact // *Dev. Med. Child Neurol.* V. 16. P. 172-179.
- Ketterson E.D., Nolan V., Jr., 1992. Hormones and life histories: An integrative approach // *Am. Nat.* V. 140 (Suppl.). P. S33-S62.
- Kiltie R.A., 1980. Application of search theory to the analysis of prey aggregation as an antipredator tactic // *J. Theor. Biol.* V. 87. P. 201-206.
- Kiltie R.A., Terborgh J., 1983. Observations on the behavior of rain forest peccaries in Peru: why do white-lipped peccaries form herds? // *Z. Tierpsychol.* V. 62. P. 241-255.

- Kingdon J., 1971. East African Mammals. V. 1. Primates. London: Academic Press.
- Kingdon J., 1977. East African Mammals. V. 3. Carnivores. London: Academic Press.
- Kinsley C.H., Bridges R. S., 1988. Prolactin modulation of the maternal-like behavior displayed by juvenile rats // *Horm. Behav.* V. 22. P. 49-65.
- Klaus M.H., Jerauld R., Kregar N.C., McAlpine W., Steffa M., Kennel J.H., 1972. Maternal attachment. Importance of the first post-partum days // *N. Engl. J. Med.* V. 286. P. 460-463.
- Kleiman D.G., 1977. Monogamy in mammals // *Q. Rev. Biol.* V. 52. P. 39-69.
- Kleiman D.G., Eisenberg J.F., 1973. Comparison of canid and felid social systems from an evolutionary perspective // *Anim. Behav.* V. 21. P. 637-659.
- Kleiman D.G., Malcolm J.R., 1981. The evolution of male parental investment in mammals. In: Parental Care in Mammals (D.J. Gubernick, P.H. Klopfer, eds.), pp. 347-387. New York: Plenum Press.
- Klein L.L., Klein D.J., 1975. Social and ecological contrasts between four taxa of neotropical primates. In: Socioecology and Psychology of Primates (R.H. Tuttle, ed.), pp. 59-85. Mouton, Den Haag.
- Klein L.L., Klein D.J., 1977. Feeding behavior of the Colombian spider monkey. In: Primate Ecology. Feeding and Ranging Behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes (Clutton-Brock T.H., ed.), pp. 153-181. London: Academic Press.
- Koenig A., 2002. Competition for resources and its behavioural consequences among female primates // *Intern. J. Primatol.* V. 23. P. 759-783.
- Koenig A., Dickinson J.L., 2004. Ecology and Evolution of Cooperative Breeding in Birds. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Koenig, W.D., Pitelka F.A., 1981. Ecological factors and kin selection in the evolution of cooperative breeding in birds. In: Natural Selection and Social Behavior: Recent Research and New Theory (R.D. Alexander, D.W. Tinkle, eds.), pp. 261-280. New York: Chiron Press.
- Koenig, W.D., Pitelka F.A., Carmen W.J., Mumme R.L., Stanback M.T., 1992. The evolution of delayed dispersal in cooperative breeders // *Q. Rev. Biol.* V. 67. P. 111-150.
- Kolata G.B., 1976. Primate behavior: Sex and the dominant male // *Science* V. 191. P. 55-56.
- Komers P.E., Brotherton P.N.M., 1997. Female space use is a best predictor of monogamy in mammals // *Proc. Royal. Soc. Lond. (B)*. V. 264. P. 1261-1270.
- Koprowski J.L., 1996. Natal philopatry, communal nesting, and kinship in fox squirrels and eastern gray squirrels // *J. Mammal.* V. 77. P. 1006-1016.
- Korpimäki E., Koivunen V., Hakkarainen H., 1996. Microhabitat use and behavior of voles under weasel and raptor predation risk: predator facilitation? // *Behav. Ecol.* V. 7. P. 30-34.
- Korstjens A.H., Verhoeckx I.L., Dunbar R.I.M., 2006. Time as a constraint on group size in spider monkeys // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 60. P. 683-694.
- Kotler B.P., Blaustein L., Brown J.S., 1992. Predator facilitation: the combined effect of snakes and owls on the foraging behavior of gerbils // *Ann. Zool. Fenn.* V. 29. P. 199-206.
- Kranz K.R., 1991. Monogamy in the dik-dik // *Appl. Anim. Behav. Sci.* V. 29. P. 87-105.
- Krause J., Ruxton G.D., 2002. Living in groups. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Krebs C.J., 1970. *Microtus* population biology: Behavioral changes associated with the population cycle in *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* // *Ecology* V. 51. P. 34-52.
- Krebs J.R., Davies N.B., 1993. An introduction to behavioural ecology. Cambridge: Blackwell Sci. Publ.
- Krebs J.R., MacRoberts M.H., Cullen J.M., 1972. Flocking and feeding in the great tit,

- Parus major* – an experimental study // *Ibis* V. 114. P. 507-530.
- Kruuk H., 1972. The Spotted Hyaena: A Study of Predation and Social Behaviour. Chicago: Univ. Chicago Press.
- Kruuk H., 1975. Functional aspects of social hunting by carnivores. In: Function and Evolution of Behavior (G. Baerends, C. Beer, A. Manning, eds.), pp. 119-141. Oxford: Clarendon Press.
- Kruuk H., 1978a. Spatial organization and territorial behaviour of the European badger *Meles meles* // *J. Zool., Lond.* V. 184. P. 1-19.
- Kruuk H., 1978b. Foraging and spatial organization of the European badger, *Meles meles* L. // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 4. P. 75-89.
- Kruuk H., 1989. The Social Badger. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Kruuk H., Macdonald D.W., 1985. Group territories of carnivores: Empires and enclaves. In: Behavioral Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behavior (R.M. Sibley, R.H. Smith, eds.), pp. 521-536. Oxford: Blackwell.
- Kruuk H., Moorhouse A., 1991. The spatial organization of otters (*Lutra lutra*) in Shetland // *J. Zool., Lond.* V. 224. P. 41-57.
- Kruuk H., Parish T., 1981. Feeding specialization of the European badger *Meles meles* in Scotland // *J. Anim. Ecol.* V. 50. P. 773-788.
- Kruuk H., Parish T., 1982. Factors affecting population density, group size and territory size of the European badger, *Meles meles* // *J. Zool., Lond.* V. 196. P. 31-39.
- Kruuk H., Turner M., 1967. Comparative notes on predation by lion, leopard, cheetah and wild dog in the Serengeti area, East Africa // *Mammalia* V. 31. P. 1-27.
- Kühme W., 1965. Freilandstudien zur Soziologie des Hyänenhundes (*Lycan pictus lupinus* Thomas 1902) // *Z. Tierpsychol.* V. 22. P. 495-541.
- Kühme W., 1966. Beobachtungen zur Sociologie des Löwen in der Serengeti-Steppe Ostafrikas // *Z. Zäugetierk.* Bd. 31. S. 205-213.
- Kuhn C.M., Schanberg S.M., 1998. Responses to maternal separation: Mechanisms and mediators // *Int. J. Dev. Neurosci.* V. 16. P. 261-270.
- Kummer H., 1968. Social organization of hamadryas baboons // *Bibl. Primatol.* V. 6. P. 1-189.
- Kummer H., 1971. Primate Societies: Group Techniques of Ecological Adaptation. Chicago: Aldine.
- Kummer H., 1972. Ursachen von Gesellschaftsformen bei Primaten // *Umschau* Bd. 15. S. 481-484.
- Kurt F., 1963. Zur Karnivorie bei *Cephalophus dorsalis* // *Z. Zäugetierk.* Bd. 28. S. 309-313.
- Kurt F., 1968. Das Sozialverhalten des Rehes. *Mammalia depicta*. Berlin: Paul Parey.
- Lacey E.A., 2000. Spatial and social systems of subterranean rodents. In: Life Underground: The Biology of Subterranean Rodents (E.A. Lacey, J.L. Patton, G.N. Cameron, eds.), pp. 257-296. Chicago: Chicago Univ. Press.
- Lacey E.A., 2004. Sociality reduces individual direct fitness in a communally breeding rodent, the colonial tuco-tuco (*Ctenomys sociabilis*) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 56. P. 449-457.
- Lacey E.A., Ebensperger L.A., 2007. Social structure in octodontid and ctenomyid rodents. In: Rodent Societies: An Ecological & Evolutionary Perspective (J.O. Wolff, P.W. Sherman, eds.), pp. 403-415. Chicago: University of Chicago Press.
- Lacey E.A., Sherman P.W., 1997. Cooperative breeding in naked mole rats: Implications for vertebrate and invertebrate sociality. In: Cooperative Breeding in Mammals (N.G. Solomon, J.A. French, eds.), pp. 267-301. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Lacey E.A., Sherman P.W., 2005. Redefining eusociality: Goals, concepts, and levels of

- analysis // *Ann. Zool. Fenn.* V. 42. P. 573-577.
- Lacey E.A., Sherman P.W., 2007. The ecology of sociality in rodents. In: *Rodent Societies: An Ecological & Evolutionary Perspective* (J.O Wolff, P.W. Sherman, eds.), pp. 243-254. Chicago: University of Chicago Press.
- Lacey E.A., Wieczorek J.R., 2003. Ecology of sociality in rodents: A ctenomyid perspective // *J. Mammal.* V. 84. P. 1198-1211.
- Lacey E.A., Braude S.H., Wieczorek J.R., 1997. Burrow sharing by colonial tuco-tucos (*Ctenomys sociabilis*) // *J. Mammal.* V. 78. P. 556-562.
- Lack D., 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. London: Methuen.
- Lalmansingh A.A., Tejada L.D., Weaver J.L., Rissman E.F., 2008. Sex chromosome complement affects social interactions in mice // *Horm. Behav.* V. 54. P. 565-570.
- Lambin X., Yoccoz N.G., 1998. The impact of population kin-structure on nestling survival in Townsend's vole (*Microtus townsendii*) // *J. Anim. Ecol.* V. 67. P. 1-16.
- Lamprecht J., 1978. The relationship between food competition and foraging group size in some larger carnivores: A hypothesis // *Z. Tierpsychol.* V. 46. P. 337-343.
- Lamprecht J., 1981. The function of social hunting in larger terrestrial carnivores // *Mammal. Rev.* V. 11. P. 169-179.
- Lamprey H.L., 1964. Estimation of the large mammal densities, biomass and density exchange in the Tarangire Game Reserve and the Masai Steppe in Tanganyika // *E. Afr. Wildl. J. V.* 2. P. 1-46.
- Landeau L., Terborgh J., 1986. Oddity and the 'confusion effect' in predation // *Anim. Behav.* V. 34. P. 1372-1380.
- Langsdale A., Young V., 1999. Social organisation and territoriality in the Orkney vole (*Microtus arvalis orcadensis*) // *Proc. 3rd European Congress of Mammalogy, Finland, May 29-June 2, 1999.* P. 171.
- Layton R., O'Hara S., 2010. Human social evolution: a comparison of human hunter-gatherer and chimpanzee social organization // *Proc. British Acad.* V. 158. P. 83-113.
- Lazaro-Perea C., 2001. Intergroup interactions in wild common marmosets, *Callithrix jacchus*: territorial defence and assessment of neighbours // *Anim. Behav.* V. 62. P. 11-21.
- Lazarus J., 1972. Natural selection and the functions of flocking in birds: A reply to Murton // *Ibis* V. 114. P. 556-558.
- Lazarus J., 1979. The early warning function of flocking in birds: an experimental study with captive quelea // *Anim. Behav.* V. 27. P. 855-865.
- Le Boulenger E., 1972. Etat de nos connaissances sur l'écologie du rat musqué *Ondatra zibethica* L. // *Terre et Vie* V. 1. P. 3-37.
- Lee P.C., 1994. Social structure and evolution. In: *Behavior and Evolution* (P.J.B. Slater, T.R. Halliday, eds.), pp. 266-303. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Lee P.C., 1999. *Comparative Primate Socioecology*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Lehmann L., Keller L., 2006. The evolution of cooperation and altruism – a general framework and a classification of models // *J. Evol. Biol.* V. 19. P. 1365-1376.
- Lehmann J., Korstjens A.H., Dunbar R.I.M., 2007. Group size, grooming and social cohesion in primates // *Anim. Behav.* V. 74. P. 1617-1629.
- Leigh E.G. Jr., 2013. Cooperation, Evolution of. In: *Encyclopedia of Biodiversity* (Second Edition), P. 320-329.
- Leighton M., Leighton D.R., 1982. The relationship of size of feeding aggregate to size of food patch: Howler monkeys (*Alouatta palliata*) feeding in *Trichilia cipo* fruit trees on Barro Colorado Island // *Biotropica* V. 14. P. 81-90.
- Lejeune A., 1986a. Contribution à l'éthologie des babouins (*Papio anubis*) du Parc de l'Akagera (Rwanda). I. La structure du groupe // *Cah. éthol. appl.* V. 6. P. 27-46.
- Lejeune A., 1986b. Contribution à l'éthologie des babouins (*Papio anubis*) du Parc de

- l'Akagera (Rwanda). II. L'organisation de la troupe en déplacement // *Cah. éthol. appl.* V. 6. P. 47-58.
- Lejeune A., 1986c. Contribution à l'éthologie des babouins (*Papio anubis*) du Parc de l'Akagera (Rwanda). III. Les interactions sociales // *Cah. éthol. appl.* V. 6. P. 59-80.
- Lenti Boero D., 1999. Population dynamics, mating system and philopatry in a high altitude colony of alpine marmots (*Marmota marmota L.*) // *Ethol. Ecol. Evol.* V. 11. P. 105-122.
- Leonard S.T., Ferkin M.H., 1999. Prolactin and testosterone mediate seasonal differences in male preference for the odors of females and attractiveness of male odors to females In: *Advances in Chemical Signals in Vertebrates* (R.E. Johnston, D. Müller-Schwarze, P.W. Sorensen, eds.) pp. 437-443. New York: Plenum Press.
- Leopold A.S., 1959. *Wildlife of Mexico*. Berkeley: California Univ. Press.
- Leutenegger W., 1979. Evolution of litter size in primates // *Am. Nat.* V. 144. P. 525-531.
- Leutenegger W., Kelly J.T., 1977. Relationship of sexual dimorphism in canine size and body size to social, behavioral and ecological correlates in anthropoid primates // *Primates* V. 18, P. 117-136.
- Leuthold W., 1970. Observations on the social organization of impala (*Aepyceros melampus*) // *Z. Tierpsychol.* V. 27. P. 693-721.
- Lewis S.E., Pusey A.E., 1997. Factors influencing the occurrence of communal care in plural breeding mammals. In: *Cooperative Breeding in Mammals* (N.G. Solomon, J.A. French, eds.), pp. 335-363. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Leyhausen P., Wolff R., 1959. Das Revier einer Hauskatze // *Z. Tierpsychol.* V. 16. P. 666-670.
- Lidicker W.L., 1976. Social behaviour and density regulation in house mice living in large enclosures // *J. Anim. Ecol.* V. 5. P. 677-697.
- Lidicker W.Z., Jr., 1980. The social biology of the California vole // *The Biologist* V. 62. P. 46-55.
- Lim M.M., Young L.J., 2004. Vasopressin-dependent neural circuits underlying pair bond formation in the monogamous prairie vole // *Neuroscience* V. 125. P. 35-45.
- Lim M.M., Wang Z., Olazábal D.E., Ren X., Terwilliger E.F., Young L.J., 2004. Enhanced partner preference in promiscuous species by manipulating the expression of a single gene // *Nature* V. 429. P. 754-757.
- Lima S.L., 1990. The influence of models on the interpretation of vigilance. In: *Interpretation and Explanation in the Study of Animal Behavior*. V. II. Explanation, Evolution, and Adaptation (M. Bekoff, D. Jamieson, eds.), pp. 246-267. Boulder: Westview Press.
- Lima S.L., Bednekoff P.A., 1999. Back to the basis of antipredator vigilance: can nonvigilant animals detect attack? // *Anim. Behav.* V. 58. P. 537-543.
- Lima S.L., Dill L.M., 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus // *Can. J. Zool.* V. 68. P. 619-640.
- Lindburg D.G., 1971. The rhesus monkey in North India: an ecological and behavioral study. In: *Primate Behavior*. V. 2. (L.A. Rosenblum, ed.), pp. 2-186. NY: Academic Press.
- Lindström E., 1980. The red fox in a small game community of the south taiga region in Sweden. In: *The Red Fox* (E. Zimen, ed.), pp. 177-184. Junk: The Hague.
- Lindström E., 1986. Territory inheritance and the evolution of group-living in carnivores // *Anim. Behav.* V. 34. P. 1825-1835.
- Lindström E., Poulsen O., von Schantz T., 1982. Spacing in the red fox *Vulpes vulpes* (L.) in relation to food supply. In: *Population Ecology of the Red Fox (Vulpes vulpes L.) in Relation to Food Supply* (E. Lindström, ed.), pp. 82-107.

- Lipetz V.E., Bekoff M., 1982. Group size and vigilance in pronghorns // *Z. Tierpsychol.* V. 58. P. 203-216.
- Liu D., Diorio J., Tannenbaum B., Caldji C., Francis D., Freedman A., Shanna S., 1997. Maternal care, hippocampal glucocorticoid receptors, and hypothalamic-pituitary-adrenal responses to stress // *Science*. V. 277. P. 1659-1662.
- Liu Y., Curtis J.T., Wang Z., 2001. Vasopressin in the lateral septum regulates pair bond formation in male prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // *Behav. Neurosci.* V. 115. P. 910-919.
- Longhurst W., 1944. Observations on the ecology of the Gunnison prairie dog in Colorado // *J. Mammal.* V. 25. P. 24-36.
- Lonstein J.S., De Vries G.J., 1999. Sex differences in the parental behavior of adult virgin prairie voles: independence from gonadal hormones and vasopressin // *J. Neuroendocrinol.* V. 11. P. 441-449.
- Lonstein J.S., De Vries G.J., 2000a. Influence of gonadal hormones on the development of parental behaviour in adult virgin prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // *Behav. Brain Res.* V. 114. P. 79-87.
- Lonstein J.S., De Vries G.J., 2000b. Sex differences in the parental behaviour of rodents // *Neurisci. Biobehav. Reviews.* V. 24. P. 669-686.
- Lonstein J.S., Rood B.D., De Vries G.J., 2002. Parental responsiveness is feminized after neonatal castration in virgin male prairie voles, but is not masculinized by perinatal testosterone in virgin females // *Horm. Behav.* V. 41. P. 80-87.
- Lorenz K., 1966. *On Aggression*. N.Y.: A Bantam Book.
- Lott D.F., 1991. *Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Lovegrove B.G., 1989. The cost of burrowing by the social mole rats (Bathyergidae) *Cryptomys damarensis* and *Heterocephalus glaber*: the role of soil moisture // *Physiol. Zool.* V. 62. P. 449-469.
- Lovegrove B.G., Wissell J., 1988. Sociality in mole-rats: Metabolic scaling and the role of risk sensitivity // *Oecologia* V. 74. P. 600-606.
- Lucia K.E., Keane B., 2012. A field test of the effects of familiarity and relatedness on social associations and reproduction in prairie voles // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 66. P. 13-28.
- Lund I., Lundeberg T., Kurosawa M., Uvnäs-Moberg K., 1999. Sensory stimulation (massage) reduces blood pressure in unanaesthetized rats // *J. Auton. Nerv. Syst.* V. 78. P. 30-37.
- Mabry K.E., Streatfeild C.A., Keane B., Solomon N.G., 2011. $Avpr_{1a}$ length polymorphism is not associated with either social or genetic monogamy in free-living prairie voles // *Anim. Behav.* V. 81. P. 11-18.
- MacArthur R.A., Aleksiak M., 1979. Seasonal microenvironment of the muskrat (*Ondatra zibethicus*) in a northern marsh // *J. Mammal.* V. 60. P. 146-154.
- Macdonald D.W., 1979a. The flexible social system of the golden jackal, *Canis aureus* // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 5. P. 17-38.
- Macdonald D.W., 1979b. "Helpers" in fox society // *Nature* V. 282. P. 69-71.
- Macdonald D.W., 1980. Social factors affecting reproduction amongst red foxes (*Vulpes vulpes* L., 1758). In: *The Red Fox* (E. Zimen, ed.), pp. 123-175. Junk: The Hague.
- Macdonald D.W., 1981a. Resource dispersion and the social organization of the red fox, *Vulpes vulpes*. In: *Proceedings of the World-Wide Furbearer Conference* (J.A. Chapman, D. Ursley, eds.), pp. 918-949. Frostburg, Maryland.
- Macdonald D.W., 1981b. Dwindling resources and the social behaviour of Capybaras, (*Hydrochoerus hydrochaeris*) (Mammalia) // *J. Zool., Lond.* V. 194. P. 371-391.

- Macdonald D.W., 1983. The ecology of carnivore social behaviour // *Nature* V. 301. P. 379-384.
- Macdonald D.W., 1986. A meerkat volunteers for guard duty so its comrades can live in peace // *Smithsonian Magazine* P. 54-65.
- Macdonald D.W., 1992. *The Velvet Claw*. London: BBC Books.
- Macdonald D.W., Carr G.M., 1989. Food security and the rewards of tolerance // *Spec. Publ. British Ecol. Soc.* V. 8. P. 75-99.
- Macdonald D.W., Apps P.J., Carr G., Kerby G., 1987. Social behavior, nursing coalitions and infanticide in a colony of farm cats // *Adv. Ethol.* V. 28. P. 1-66.
- Macdonald D.W., Herrera E.A., Taber A.B., Moreira J.R., 2007. Social organization and resource use in capibaras and maras. In: *Rodent Societies: An Ecological & Evolutionary Perspective* (J.O Wolff, P.W. Sherman, eds.), pp. 393–402. Chicago: University of Chicago Press.
- Mackin-Rogalska R., 1979. Elements of spatial organization of a common vole population // *Acta Theriol.* V. 24. P. 171-199.
- MacNamara M., 1980. Notes on the behavior and captive maintenance of maras, *Dolichotis patagonum*, at the Bronx Zoo // *Zool. Garten N.F., Jena* V. 50. P. 422-426.
- Madison D.M., 1979. Impact of spacing behavior and predation on population growth in meadow voles. In: *Proc. 3rd Eastern Pine and Meadow Vole Symposium* (R.E. Byers, ed.), pp. 20-29. New York: New Paltz.
- Madison D.M., 1980a. Space use and social structure in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus* // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 7. P. 65-71.
- Madison D.M., 1980b. An integrated view of the social biology of *Microtus pennsylvanicus* // *The Biologist* V. 62. P. 20-33.
- Madison D.M., 1984. Group nesting and its ecological and evolutionary significance in overwintering microtine rodents. In: *Winter Ecology of Small Mammals* (J.F. Merritt, ed.), pp. 267-274. Pittsburgh: Carnegie Museum of Natural History Special Publication No. 10.
- Madison D.M., FitzGerald R.W., McShea W.J., 1984. Dynamics of social nesting in overwintering meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*): possible consequences for population cycling // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 15. P. 9-17.
- Mahady S.J., Wolff J.O., 2002. A field test of the Bruce effect in the monogamous prairie vole (*Microtus ochrogaster*) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 52. P. 31-37.
- Maher C.R., Lott D.F., 1995. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems // *Anim. Behav.* V. 49. P. 1581-1597.
- Majolo B., de Bortoli Vizioli A., Schino G., 2008. Costs and benefits of group living in primates: group size effects on behaviour and demography // *Anim. Behav.* V. 76. P. 1235-1247.
- Makacha S., Schaller G.B., 1969. Observations on lions in the Lake Manyara National Park, Tanzania // *E. Afr. Wildl. J. V.* 7. P. 99-109.
- Makwana S.C., 1978. Field ecology and behaviour of the rhesus macaque (*Macaca mulatta*) // *Primates* V. 19, P. 483-492.
- Malcolm J.R., 1985. Socioecology of bat-eared foxes *Otocyon megalotis* // *J. Zool., Lond.* V. 208. P. 457-467.
- Malcolm J., Marten K., 1982. Natural selection and the communal rearing of pups in African wild dogs *Lycaon pictus* // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 10. P. 11-13.
- Mappes T., Koskela E., Ylönen H., 1995. Reproductive costs and litter size in the bank vole // *Proc. R. Soc. Lond. B.* V. 261. P. 19-24.
- Mabry K.E., Streatfeild C.A., Keane B., Solomon N.G., 2011. avpr1a length polymorphism is not associated with either social or genetic monogamy in free-living prairie voles //

- Anim. Behav.* V. 81. P. 11-18.
- Marler P., 1969. Colobus quezeza: territoriality and group composition // *Science* V. 163. P. 93-95.
- Marsh C.W., 1979. Comparative aspects of social organization in the Tana River red colobus, *Colobus badius rufomitratu*s // *Z. Tierpsychol.* V. 51. P. 337-362.
- Martin A.C., Zim H.S., Nelson A.L., 1951. American Wildlife and Plants: A Guide to Wildlife Food Habits. New York: Dover Publ.
- Mason W.A., 1968. Use of space by *Callicebus* groups. In: Primates: Studies in Adaptation and Variability (P. Jay, ed.), pp. 18-36. NY: Holt, Rinehart & Winston.
- Mason W.A., 1974. Comparative studies of social behavior in *Callicebus* and *Saimiri*: Behavior of male-female pairs // *Folia Primatol.* V. 22. P. 1-8.
- Maynard-Smith J., 1976. Group selection // *Q. Rev. Biol.* V. 51. P. 1-3.
- Mazurkiewicz M., 1971. Shape, size and distribution of home ranges of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) // *Acta Theriol.* V. 16. P. 23-60.
- McCarthy M.M., 1990b. Short-term early exposure to pups alters infanticide in adulthood in male but not in female wild house mice (*Mus domesticus*) // *J. Comp. Psychol.* V. 104. P. 195-197.
- McCullough J., Quadagno J.M., Goldman B.D., 1974. Neonatal gonadal hormones: effect on maternal and sexual behavior in the male rat // *Physiol. Behav.* V. 12. P. 183-188.
- McGuire B., 1988. Effects of cross-fostering on parental behaviour of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) // *J. Mammal.* V. 69. P. 332-341.
- McGuire B., 1997. Influence of father and pregnancy on maternal care in red-backed voles // *J. Mammal.* V. 78. P. 839-849.
- McGuire B., Novak M., 1984. A comparison of maternal behaviour in the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*), prairie vole (*M. ochrogaster*) and pine vole (*M. pinetorum*) // *Anim. Behav.* V. 32. P. 1132-1141.
- McGuire B., Novak M., 1986. Parental care and its relation to social organization in the montane vole // *J. Mammal.* V. 67. P. 305-311.
- McGuire B., Pizzuto T., Getz L.L., 1990. Potential for social interaction in a natural population of prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // *Can. J. Zool.* V. 68. P. 391-398.
- McGuire B., Getz L.L., Hofmann J.E., Pizzuto T., Frase B., 1993. Natal dispersal and philopatry in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) in relation to population density, season, and natal social environment // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 32. P. 293-302.
- McGuire B., Getz L.L., Oli M.K., 2002. Fitness consequences of sociality in prairie voles, *Microtus ochrogaster*: influence of group size and composition // *Anim. Behav.* V. 64. P. 645-654.
- McNamara J.M., Houston A.I., 1992. Evolutionary stable levels of vigilance as a function of group size // *Anim. Behav.* V. 43. P. 641-658.
- Mduma S.A.R., Sinclair A.R.E., Hilborn R., 1999. Food regulates the Serengeti wildebeest: A 40-year record // *J. Anim. Ecol.* V. 68. P. 1101-1122.
- Meaney M.J., Aitken D.H., Viau V., Sharma S., Sarrieau A., 1989. Neonatal handling alters adrenocortical negative feedback sensitivity and hippocampal type II glucocorticoid receptor binding in the rat // *Neuroendocrinology* V. 50. P. 597-604.
- Mech L.D., 1970. The Wolf. New York: Natural History Press.
- Meserve P.L., Martin R.E., Rodriguez J.M., 1983. Feeding ecology of two Chilean caviomorphs in a central mediterranean savanna // *J. Mammal.* V. 64. P. 322-325.
- Michener G.R., 1973. Intraspecific aggression and social organization in ground squirrels // *J. Mammal.* V. 54. P. 1001-1003.
- Michener G.R., 1981. Ontogeny of spatial relationships and social behavior in juvenile Richardson's ground squirrels // *Can. J. Zool.* V. 59. P. 1666-1676.

- Michener G.R., 1983. Kin identification, matriarchies and the evolution of sociality in ground-dwelling sciurids. In: Recent advances in the study of mammalian behavior. Special publication no. 7 (J.F. Eisenberg, Kleiman D.G., eds), pp. 528-572. American Society of Mammalogists.
- Milinski V.M., Curio E., 1975. Untersuchungen zur Selektion durch Riiuber gegen Vereinzlung der Beute // *Z. Tierpsychol.* V. 37. P. 400-402.
- Mills M.G.L., 1978. Foraging behavior of the brown hyaena (*Hyaena brunnea* Thunberg, 1820) in the southern Kalahari // *Z. Tierpsychol.* V. 48. P. 113-141.
- Mills M.G.L., 1982. Factors affecting group size and territory size of the brown hyaena, *Hyaena brunnea*, in the southern Kalahari // *J. Zool., Lond.* V. 198. P. 39-51.
- Mills M.G.L., 1983. Mating and denning behavior of the brown hyaena, *Hyaena brunnea*, and comparison with other hyaenidae // *Z. Tierpsychol.* V. 63. P. 331-342.
- Mills M.G.L., 1985. Related spotted hyaenas forage together but do not cooperate in rearing young // *Nature* V. 316. P. 61-62.
- Mills M.G.L., 1989a. Kalahari Hyaenas: The Behavioral Ecology of Two Species. London: Unwin Hyman Press.
- Mills M.G.L., 1989b. The comparative behavioral ecology of hyaenas: The importance of diet and food dispersion. In: Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution (J.L. Gittleman, ed.), pp. 125-142. New York: Cornell Univ. Press.
- Mills M.G.L., Gorman M.L., Mills M.E.J., 1980. The scent marking behavior of the brown hyaena, *Hyaena brunnea* // *S. Afr. J. Zool.* V. 15. P. 240-248.
- Mitani J.C., Rodman P.S., 1979. Territoriality: the relation of ranging pattern and home range size to defendability, with an analysis of territoriality among primate species // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 5. P. 241-251.
- Mloszewski M.J., 1983. The behavior and ecology of the African buffalo. Cambridge: Cambridge University Press.
- Moehlman P.D., 1979. Jackal helpers and pup survival // *Nature* V. 277. P. 382-383.
- Moehlman P.D., 1983. Socioecology of silverbacked and golden jackals (*Canis mesomelas* and *Canis aureus*). In: Advances in the Study of Mammalian Behavior (J.F. Eisenberg, D.G. Kleiman, eds.), pp. 423-453. Lawrence, Kansas: American Society of Mammalogists.
- Moehlman P.D., 1986. Ecology of cooperation in canids. In: Ecological Aspects of Social Evolution: Birds and Mammals (D.I. Rubenstein, R.W. Wrangham, eds.), pp. 64-86. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Møller A.P., 1987. Advantages and disadvantages of coloniality in the swallow *Hirundo rustica* // *Anim. Behav.* V. 35. P. 819-832.
- Molteno A.J., Bennett N.C., 2002. Rainfall, dispersal and reproductive inhibition in eusocial Damaraland mole-rats (*Cryptomys damarensis*) // *J. Zool., Lond.* V. 256. P. 445-448.
- Monson G., 1943. Food habits of bannertail kangaroo rat in Arizona // *J. Wildl. Management* V. 7. P. 98-102.
- Monson G., Kessler W., 1940. Life history notes on the bannertail kangaroo rat, Merriam's kangaroo rat, and the white-throated woodrat in northern Arizona and New Mexico // *J. Wildl. Management* V. 4. P. 37-43.
- Montgomery W.I., 1979. Trap-revealed home range in sympatric populations of *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis* // *J. Zool., Lond.* V. 189. P. 535-540.
- Montgomery W.I., 1980. Spatial organization in sympatric populations of *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis* (Rodentia: Muridae) // *J. Zool.* V. 192. P. 379-401.
- Mooring M.S., 1995. The effect of tick challenge on grooming rate by impala // *Anim. Behav.* V. 50. P. 377-392.

- Mooring M.S., Hart B.L., 1995. Costs of allogrooming in impala: distraction from vigilance // *Anim. Behav.* V. 49. P. 1414-1416.
- Mooring M.S., Hart B.L., 1997. Self grooming in impala mothers and lambs: testing the body size and tick challenge principles // *Anim. Behav.* V. 53. P. 925-934.
- Mori U., 1979a. Ecological and sociological studies of gelada baboons: Reproductive behavior // *Contrib. Primatol.* V. 16. P. 183-197.
- Mori U., 1979b. Ecological and sociological studies of gelada baboons: Individual relationships within a unit // *Contrib. Primatol.* V. 16. P. 93-124.
- Mori U., Dunbar R.I.M., 1985. Changes in the reproductive condition of female gelada baboons following the takeover of one-male units // *Z. Tierpsychol.* V. 67. P. 215-224.
- Moretto D.L., Paclik L., Fleming A.S., 1986. The effects of early rearing environments on maternal behavior in adult female rats // *Dev. Psychobiol.* V. 19. P. 581-591.
- Morris J.A., Jordan C.L., Breedlove S.M., 2004. Sexual differentiation of the vertebrate nervous system // *Nat. Neurosci.* V. 7. V. 1034-1039.
- Moynihan M., 1964. Some behavior patterns of platyrrhine monkeys: The night monkeys (*Aotus trivirgatus*) // *Smith. Misc. Coll.* V. 146. P. 1-84.
- Mulder J.L., 1985. Spatial organization, movements and dispersal in a Dutch fox population // *Terre Vie* V. 40. P. 133-138.
- Murie J.O., Michener G.R., 1984. The biology of ground-dwelling squirrels: Annual cycles, behavioral ecology, and sociality. Lincoln: Univ. Nebraska Press.
- Murray M.G., 1981. Structure of association in impala, *Aepyceros melampus* // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 9. P. 23-33.
- Murray M.G., 1982. Home range, disposal and the clan system of impala // *Afr. J. Ecol.* V. 20. P. 253-269.
- Napier J.R., Napier P.H., 1967. Colobus. In: A Handbook of Living Primates, pp. 123-127. London-New York: Acad. Press.
- Nekaris K.A.I., Starr C.R., Collins R.L., Wilson A., 2010. Comparative ecology of exudate feeding by lorises (*Nycticebus, Loris*) and pottos (*Perodicticus, Arctocebus*). In: Evolution of Exudativory in Primates (A.M. Burrows, L.T. Nash, eds.). New York: Springer.
- Nel J.A.J., Mills M.G.L., van Aarde R.J., 1984. Fluctuating group size in bat-eared foxes *Otocyon megalotis* in the south-western Kalahari // *J. Zool., Lond.* V. 203. P. 294-298.
- Neumann I., Ludwig M., Engelmann M., Pittmann Q.J., Landgraf R., 1993a. Simultaneous microdialysis in blood and brain: Oxytocin and vasopressin release in response to central and peripheral osmotic stimulation and suckling in the rat // *Neuroendo-crinology* V. 58. P. 637-645.
- Neumann I., Russell J.A., Landgraf R., 1993b. Oxytocin and vasopressin release within the supraoptic and paraventricular nuclei of pregnant, parturient and lactating rats: A microdialysis study // *Neuroscience* V. 53. P. 65-75.
- Nevo E., 2007. Evolution of pacifism and sociality in blind mole-rats. In: Rodent Societies: An Ecological & Evolutionary Perspective (J.O Wolff, P.W. Sherman, eds.), pp. 291-303. Chicago: University of Chicago Press.
- Nevo E., Philippucci M.G., Redi C., Korol A., Beiles A., 1994. Chromosomal speciation and adaptive radiation of mole rats in Asia Minor correlated with increased ecological stress // *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)* V. 91. P. 8160-8164.
- Niewold F.J.J., 1980. Aspects of the social structure of red fox populations: a summary. In: The Red Fox (E. Zimen, ed.), pp. 185-193. Junk: The Hague.
- Novakov M., Fleming A.S., 2005. The effects of early rearing environment on the hormonal induction of maternal behavior in virgin rats // *Horm. Behav.* V. 48. P. 528-536.
- Numan M., 1974. Medial preoptic area and maternal behavior in the female rat // *J. Comp.*

- Physiol. Psychol.* V. 87. P. 746–759.
- Numan M., 1994. Maternal behavior In: *The Physiology of Reproduction*. V. 2. 2nd edition (E. Knobil, J.D. Neill, eds.), pp. 221-302. New York: Raven Press.
- Numan M., 2015. Monogamy and the formation of enduring social attachments between mating partners // *Neurobiology of Social Behavior*. P. 235-269.
- Numan M., Insel T., 2003. *The Neurobiology of Parental Behavior*. New York: Springer.
- Numan M., Rosenblatt J.S., Komisaruk B.R., 1977. Medial preoptic area and onset of maternal behavior in the rat // *J. Comp. Physiol. Psychol.* V. 91. P. 146-164.
- Nunes S., 2007. Dispersal and philopatry. In: *Rodent Societies: An Ecological & Evolutionary Perspective* (J.O Wolff, P.W. Sherman, eds.), pp. 150-162. Chicago: University of Chicago Press.
- Nunn C., 1999. The number of males in primate social groups: a comparative test of the socioecological model // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 46. P. 1-13.
- Nutt K.J., 2007. Socioecology of rock-dwelling rodents. In: *Rodent Societies: An Ecological & Evolutionary Perspective* (J.O Wolff, P.W. Sherman, eds.), pp. 416-426. Chicago: University of Chicago Press.
- Oates J.F., 1977a. The guereza and its food. In: *Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes*, pp. 275-321. London: Academic Press.
- Oates J.F., 1977b. The social life of a black-and-white colobus monkey, *Colobus guereza* // *Z. Tierpsychol.* V. 45. P. 1-10.
- Oates J.F., 1994a. The diversity of living colobines. In: *Colobine Monkeys: Their Ecology, Behaviour and Evolution*, pp. 45-73. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Oates J.F., 1994b. The natural history of African colobines. In: *Colobine Monkeys: Their Ecology, Behaviour and Evolution*, pp. 75-128. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Oates J.F., 1994c. Conclusions: the past, present and future of the colobines. In: *Colobine Monkeys: Their Ecology, Behaviour and Evolution*, pp. 347-358. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- O'Connor S., Vietze P.M., Sherrod K.B., Sandler H.M., Altemeier 3rd W.A., 1980. Reduced incidence of parenting in adequacy following rooming-in // *Pediatrics* V. 66. P. 176-182.
- Ofiedal O.T., Gittleman J.L., 1989. Patterns of energy output during reproduction in carnivores. In: *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution* (J.L. Gittleman, ed.), pp. 353-378. New York: Cornell Univ. Press.
- Ojasti J., Sosa Burgos L.M., 1985. Density regulation in populations of capybara // *Acta Zool. Fennica* V. 173. P. 81-83.
- Oli M.K., Armitage K.B., 2003. Sociality and individual fitness in yellow-bellied marmots: Insights from a long-term study (1962-2001) // *Oecologia*. V. 136. P. 543-550.
- Oliveras D., Novak M., 1986. A comparison of paternal behavior in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*, the pine vole, *Microtus pinetorum*, and prairie vole, *Microtus ochrogaster* // *Anim. Behav.* V. 34. P. 519-526.
- Ophir A.G., Phelps S.M., Sorin A.B., Wolff J.O., 2008. Social but not genetic monogamy is associated with greater breeding success in prairie voles // *Anim. Behav.* V. 75. P. 1143-1154.
- Ophir A.G., Gessel A., Zheng D.-J., Phelps S.M., 2012. Oxytocin receptor density is associated with male mating tactics and social monogamy // *Horm. Behav.* V. 61. P. 445-453.
- O'Riain M.J., Jarvis J.U.M., Faulkes C.G., 1996. A dispersive morph in the naked mole-rat // *Nature* V. 380. P. 619-621.
- Orians G.H., 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals // *Amer.*

- Natur.* V. 103. P. 589-603.
- Österholm H., 1964. The significance of distance receptors in the feeding behavior of the fox, *Vulpes vulpes* L. // *Acta zool. fenn.* V. 106. P. 1-31.
- Ostfeld R.S., 1985. Limiting resources and territoriality in microtine rodents // *Amer. Nat.* V. 126. P. 1-15.
- Ostfeld R.S., 1986. Territoriality and mating system of California voles // *J. Anim. Ecol.* V. 55. P. 691-706.
- Ostfeld R.S., 1990. The ecology of territoriality in small mammals // *Tr. Ecol. Evol.* V. 5. P. 411-415.
- Ostfeld R.S., Lidicker W.Z., Jr., Heske E.J., 1985. The relationship between habitat heterogeneity, space use, and demography in a population of California voles // *Oikos* V. 45. P. 433-442.
- Owen-Smith N., 1977. On territoriality in ungulates and an evolutionary model // *Q. Rev. Biol.* V. 52. P. 1-38.
- Owens N.W., 1976. The development of sociosexual behaviour in free-living baboons, *Papio anubis* // *Anim. Behav.* V. 57. P. 241-259.
- Owens D.D., Owens M.J., 1984. Helping behaviour in brown hyaenas // *Nature* V. 308. 843-845.
- Owings D.H., Borchert M., Virginia R., 1977. The behaviour of California ground squirrels // *Anim. Behav.* V. 25. P. 221-230.
- Packard J., Packard J.M., Mech L.D., 1980. In: Biosocial Mechanisms of Population Regulation (N.M. Cohen, E. Malpasse, H.G. Klein, eds.), pp. 135-150. Yale: Yale Univ. Press.
- Packard J.M., Mech L.D., Seal U.S., 1983. Social influences on reproduction in wolves. In: Wolves in Canada and Alaska: Their Status, Biology and Management (L.N. Carbyn, ed.), pp. 78-85. Edmonton: Canadian Wildlife Service.
- Packard J.M., Seal U.S., Mech L.D., Plotka E.D., 1985. Causes of reproductive failure in two family groups of wolves, *Canis lupus* // *Z. Tierpsychol.* V. 68. P. 24-40.
- Packer C., 1979a. Inter-troop transfer and inbreeding avoidance in *Papio anubis* // *Anim. Behav.* V. 27. P. 1-36.
- Packer C., 1979b. Male dominance and reproductive activity in *Papio anubis* // *Anim. Behav.* V. 27. P. 37-45.
- Packer C., 1980. Male care and exploitation of infants in *Papio anubis* // *Anim. Behav.* V. 28. P. 512-520.
- Packer C., 1986. The ecology of sociality in felids. In: Ecological Aspects of Social Evolution: Birds and Mammals (D.I. Rubenstein, R.W. Wrangham, eds.), pp. 429-451. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Packer C., Pusey A.E., 1982. Cooperation and competition within coalitions of male lions: kin selection or game theory? // *Nature* V. 296. P. 740-742.
- Packer C., Scheel D., Pusey A.E., 1990. Why lions form groups: Food is not enough // *Am. Nat.* V. 136. P. 1-19.
- Packer C., Gilbert D.A., Pusey A.E., O'Brien S.J., 1991. A molecular genetic analysis of kinship and cooperation in African lions // *Nature* V. 351. P. 562-565.
- Packer C., Lewis S., Pusey A., 1992. A comparative study of nonoffspring nursing // *Anim. Behav.* V. 43. P. 265-281.
- Palombit R.A., 1994. Extra-pair copulations in a monogamous ape // *Anim. Behav.* V. 47. P. 721-723.
- Pascual R., Figueroa H., 1996. Effects of preweaning sensorimotor stimulation on behavioral and neuronal development in motor and visual cortex of the rat // *Biol. Neonate* V. 69. P. 399-404.

- Patenaude F., 1983. Care of young in a family of wild beavers, *Castor canadensis* // *Acta Zool. Fennica* V. 1974. P. 121-122.
- Paterson J.D., 1973. Ecologically differentiated patterns of aggressive and sexual behavior in two troops of Ugandan baboons, *Papio anubis* // *Amer. J. Phys. Anthropol.* V. 38. P. 641-647.
- Pauk J., Kuhn C.M., Field T.M., Schanberg S.M., 1986. Positive effects of tactile versus kinesthetic or vestibular stimulation on neuroendocrine and ODC activity in maternally-deprived rat pups // *Life Sci.* V. 39. P. 2081-2087.
- Payman B.C., Swanson H.H., 1981. Scent marking and dominance in enclosure colonies of gerbils // *Behav. Brain Res.* V. 2. P. 271-272.
- Paz y Miño G., Tang-Martinez Z., 1999. Social interactions, cross-fostering, and sibling recognition in prairie voles, *Microtus ochrogaster* // *Can. J. Zool.* V. 77. P. 1631-1636.
- Pearson R., 1964. Animals and Plants of the Genozoic Era. London: Butterworths.
- Pedersen A., 1958. Der Moschusochs (*Ovibos moschatus* Zimmermann). Neue Brehm Bucherei. A. Wittenberg-Lutherstadt: Ziemsen Verlag.
- Pedersen C.A., Caldwell J.D., Walker C., Ayers G., Mason G.A., 1994. Oxytocin activates the postpartum onset of rat maternal behavior in the ventral tegmental and medial pre-optic areas // *Behav. Neuroscience.* V. 108. P. 1163-1171.
- Perrigo G., Bryant W.C., vom Saal F.S., 1989. Fetal, hormonal, and experiential factors influencing the mating-induced regulation of infanticide in male house mice // *Physiol. Behav.* V. 46. P. 121-128.
- Petter J.J., Hladik C.M., 1970. Observations sur le domaine vital et la densité de population de *Loris tardigradus* dans les forêts de Ceylan // *Mammalia* V. 34. P. 394-402.
- Phelps S.M., 2010. From endophenotypes to evolution: social attachment, sexual fidelity and the avpr1a locus // *Current Opinion in Neurobiology* V. 20. P. 795-802.
- Phelps S.M., Ophir A.G., 2009. Monogamous brains and alternative tactics: neuronal V1aR, space use and sexual infidelity among male prairie voles. In: *Cognitive Ecology II* (R. Dukas, Ratcliffe J.M., eds.), pp.156-176. Chicago: Univ. Chicago Press.
- Pilastro A., Gomiero T., Marin G., 1994. Factors affecting body mass of young fat dormice (*Glis glis*) at weaning and by hibernation // *J. Zool.* V. 234. P. 13-23.
- Pilastro A., Missiaglia E., Marin G., 1996. Age-related reproductive success in solitary and communally nesting female dormice (*Glis glis*) // *J. Zool.* V. 239. P. 601-608.
- Pollard K.A., Blumstein D.T., 2008. Time allocation en evolution of group size // *Anim. Behav.* V. 76. P. 1683-1699.
- Post R.M., Weiss S.R., Li H., Smith M.A., Zhang L.X., Xing G., Osuch E.A., McCann U.D., 1998. Neural plasticity and emotional memory // *Dev. Psychopathol.* V. 10. P. 829-855.
- Powell G.V.N., 1974. Experimental analysis of the social value of flocking by starlings (*Sturnus vulgaris*) in relation to predation and foraging // *Anim. Behav.* V. 22. P. 501-505.
- Proulx G., Gilbert F.F., 1983. The ecology of the muskrat, *Ondatra zibethicus*, at Luther Marsh, Ontario // *Can. Field-Nat.* V. 97. P. 377-390.
- Pulliam H.R., 1973. On the advantages of flocking // *J. Theor. Biol.* V. 38. P. 419-422.
- Pulliam H.R., Caraco T., 1984. Living in groups: is there an optimal group size? In: *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach* (J.R. Krebs, N.B. Davies, eds.), pp. 122-147. Oxford: Blackwell Scientific.
- Pusey A.E., Packer C., 1994. Non-offspring nursing in social carnivores: Minimizing the costs // *Behav. Ecol.* V. 5. P. 362-374.
- Raemaekers J.J., Raemaekers P.M., Haimoff E.H., 1984. Loud calls of the gibbon (*Hylobates lar*): Repertoire, organization and context // *Behaviour* V. 91. P. 146-189.

- Raemaekers J.J., Raemaekers P.M., 1985. Field playback of loud calls to gibbons (*Hylobates lar*): territorial, sex-specific and species-specific responses // *Anim. Behav.* V. 33. P. 481-493.
- Rahm U.H., 1970. Colobine monkeys. In: Old World Monkeys (J.R. Napier, P.H. Napier, eds.), pp. 81-96. New York: Academic Press.
- Randall J.A., 2007. Environmental constraints and the evolution of sociality in semifossorial desert rodents. In: Rodent Societies – An Ecological & Evolutionary Perspective (J.O. Wolff, P.W. Sherman, eds.), pp. 368-379. Chicago: Univ. Chicago Press.
- Randall J.A., Rogovin K.A., Parker P.G., Eimes J.A., 2005. Flexible social structure of a desert rodent: Philopatry, kinship, and ecological constraints // *Behav. Ecol.* V. 16. P. 961-973.
- Rasa O.A.E., 1986. Coordinated vigilance in dwarf mongoose family groups: The “watchman’s song” hypothesis and the cost of guarding // *Z. Tierpsychol.* V. 71. P. 340-344.
- Rathbun G.B., Rathbun C.D., 2006. Social monogamy in the noki or dassie-rat (*Petromus typicus*) in Namibia // *Z. Säugetierk.* V. 71. P. 203-213.
- Ratkiewich M., Borkowska A., 2000. Multiple paternity and reproductive strategies in the bank vole (*Clethrionomys glareolus*): field and experimental data // *Z. Säugetierk.* V. 65. P. 6-14.
- Rausch R.L., 1967. Some aspects of the population ecology of wolves, Alaska // *Am. Zool.* V. 7. P. 254-265.
- Rayor L.S., 1988. Social organization and space-use in Gunnison’s prairie dog // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 22. P. 69-78.
- Razin A., 1998. CpG methylation, chromatin structure and gene silencing: a three-way connection // *EMBOJ* V. 17. P. 4905-4908.
- Reburn C.J., Wynne-Edwards K.E., 1999. Hormonal changes in males of a naturally biparental and a uniparental mammal // *Horm. Behav.* V. 35. P. 163-176.
- Reburn C.J., Wynne-Edwards K.E., 2000. Cortisol and prolactin concentrations during repeated blood sample collection from freely moving, mouse-sized mammals (*Phodopus spp.*) // *Comp. Med.* V. 50. P. 184-198.
- Reichard U.H., 1995. Extra-pair copulations in a monogamous gibbons (*Hylobates lar*) // *Ethology* V. 100. P. 99-112.
- Reichard U.H., 2003. Monogamy: Past and present. In: Monogamy: Mating Strategies and Partnership in Birds, Humans and Other Mammals (U.H. Reichard, C. Boesch, eds.), pp. 3-25. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Reichard U.H., 2009. Social organization and mating system of Khao Yai white-handed gibbons, 1992-2006. In: Wild Gibbon Populations: New Understandings of Small Ape Socioecology, Population Biology and Conservation (S.M. Lappan, D. Whittaker, eds.), pp. 347-384. Berlin: Springer.
- Reichard U.H., Barelli C., 2008. Life history and reproductive strategies of Khao Yai *Hylobates lar*: Implications for social evolution in apes // *Int. J. Primatol.* V. 29. P. 823-844.
- Reichman O.J., 1983. Behavior of desert heteromyids // *Great Basin Natur. Mem.* No 7. P. 77-90.
- Reichstein H., 1960. Untersuchungen zum Aktionsraum und zum Revierverhalten der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.) // *Z. Säugetierk.* Bd. 25. S. 150-169.
- Reiczigel J., Lang C., Rózsa L., Tótmérész B., 2008. Measures of sociality: two different views of group size // *Anim. Behav.* V. 75. P. 715-721.
- Reiss M., 1988. Scaling of home range size: Body size, metabolic needs and ecology // *Tr. Ecol. Evol.* V. 3. P. 85-86.

- Rhine R.J., Owens N.W., 1972. The order of movement of adult male and black infant baboons (*Papio anubis*) entering and leaving a potentially dangerous clearing // *Folia Primatol.* V. 18. P. 276-283.
- Richard P.-B., 1970. Territorialisme et agressivité chez le castor (*Castor fiber* L.). In: Territoire et Domaine Vital, pp. 97-105. Paris: Massons et Cie.
- Richmond M., Stehn R., 1976. Olfactory and reproductive behavior in microtine rodents. In: Mammalian Olfaction, Reproductive Processes, and Behavior (R.L. Doty, ed.), pp. 197-217. New York: Academic Press.
- Ripley S., 1970. In: Old World Monkeys (J.R. Napier, P. Napier, eds.), pp. 481-512. New York: Academic Press.
- Roberts G., 1996. Why individual vigilance declines as group size increases // *Anim. Behav.* V. 51. P. 1077-1086.
- Roberts R.L., Williams J.R., Wang A.K., Carter C.S., 1998. Cooperative breeding and monogamy in prairie voles: Influence of the sire and geographic variation // *Anim. Behav.* V. 55. P. 1131-1140.
- Rodgers A.B., Morgan C.P., Bronson S.L., Revello S., Bale T.L., 2013. Paternal stress exposure alters sperm microRNA content and reprograms offspring HPA stress axis regulation // *J. Neurosci.* V. 33. P. 9003-9012.
- Rodman P.S., 1984. Foraging and social systems of orangutans and chimpanzees. In: Adaptations for Foraging in Nonhuman Primates (Rodman P.S., Cant I.G.H., eds), pp. 134-160. New York: Columbia Univ. Press.
- Romey W.L., 1997. Inside or outside? Testing evolutionary predictions of positional effects. In: Animal Groups in Three Dimensions (J.K. Parrish, W.M. Hamner, eds.), pp. 174-193. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Rood J.P., 1972. Ecological and behavioural comparison of three genera of Argentine cavies // *Anim. Behav. Monographs* V. 5. Part 1. P. 2-83.
- Rood J.P., 1974. Banded mongoose males guard young // *Nature* V. 248. P. 176.
- Rood J.P., 1975. Population dynamics and food habits of the banded mongoose // *E. Afr. Wildl.* V. 13. P. 89-111.
- Rood J.P., 1978. Dwarf mongoose helpers at the den // *Z. Tierpsychol.* V. 48. P. 277-287.
- Rood J.P., 1980. Mating relationships and breeding suppression in the dwarf mongoose // *Anim. Behav.* V. 28. P. 143-150.
- Rood J.P., 1983. The social system of the dwarf mongoose. In: Advances in the Study of Mammalian Behavior (J.F. Eisenberg, D.G. Kleiman, eds.), pp. 454-488. Lawrence, Kansas: American Society of Mammalogists.
- Rood J.P., 1986. Ecology and social evolution in the mongooses. In: Ecological Aspects of Social Evolution: Birds and Mammals (D.I. Rubenstein, R.W. Wrangham, eds.), pp. 131-152. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Rosenblatt J.S., Ceus K., 1998. Estrogen implants in the medial preoptic area stimulate maternal behavior in male rats // *Horm. Behav.* V. 33. P. 23-30.
- Rosenzweig M.R., Bennet E.L., 1996. Psychobiology of plasticity: Effects of training and experience on brain and behavior // *Behav. Brain Research* V. 78. P. 57-65.
- Roth T.L., Lubin F.D., Funk A.J., Sweatt J.D., 2009. Lasting epigenetic influence of early-life adversity on the BDNF gene // *Biol. Psychiatry* V. 65. P. 760-769.
- Rothe H., 1974. Allogrooming by adult *Callithrix jacchus* in relation to post-partum oestrus // *J. Human Evol.* V. 3. P. 535-540.
- Rothe H., 1975. Some aspects of sexuality and reproduction in groups of captive marmosets (*Callithrix jacchus*) // *Z. Tierpsychol.* V. 37. P. 255-273.
- Rothe H., 1978. Sub-grouping behavior in captive *Callithrix jacchus* families: A preliminary investigation. In: Biology and Behavior of Marmosets (H. Rothe, H. Wolters, J.P.

- Hearn, eds.), pp. 233-258. Göttingen: Eigenferlag H. Rothe.
- Rowell T.E., 1966. Hierarchy in the organization of a captive baboon group // *Anim. Behav.* V. 14. P. 430-433.
- Rowell, T.E., 1972. The social behaviour of monkeys. Middlesex: Penguin.
- Rowell T.E., 1974. The concept of social dominance // *Behav. Biol.* V. 11. P. 131-154.
- Rowell T.E., 1979. How would we know if social organization were not adaptive? In: Primate Ecology and Human Origins. Ecological Influences on Social Organization (I.S. Bernstein, E.O. Smith, eds.), pp. 1-22. NY: Garland STPM.
- Russell J.K., 1983. Altruism in coati bands: Nepotism or reciprocity. In: Social Behavior of Female Vertebrates (S.K. Wasser, ed.), pp. 263-290. New York: Academic Press.
- Rutberg A., 1983. The evolution of monogamy in primates // *J. Theor. Biol.* V. 104. P. 93-112.
- Ryon J., Fentress J.C., 1982. In: Wolves – A Worldwide Perspective of their Ecology, Behavior and Conservation (F.H. Harrington, P.L. Paquet, eds.), pp.89-111. New Jersey: Noyes Publications.
- Sakaguchi K., Tanaka M., Ohkubo T., Dohura K., Fujikawa T., Sudo S., Nakashima K., 1998. Induction of brain prolactin receptor long-form mRNA expression and maternal behavior in pup-contacted male rats: promotion by prolactin administration and suppression by female contact // *Neuroendocrinology* V. 63. P. 559–568.
- Saltzman W., Ahmed S., Fahimi A., Wittwer, D. J., Wegner F. H., 2006. Social suppression of female reproductive maturation and infanticidal behavior in cooperatively breeding Mongolian gerbils // *Horm. Behav.* V. 49. P. 527-537.
- Sandell M., 1989. The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores. In: Carnivore Behavior, Ecology and Evolution (J.L. Gittleman, ed.), pp. 164-182. New York: Cornell Univ. Press.
- Sayler A., Salmon M., 1971. An ethological analysis of communal nursing by the house mouse (*Mus musculus*) // *Behaviour* V. 40. P. 60-85.
- Schaller G.B., 1967. The Deer and the Tiger. Chicago: Univ. Chicago Press.
- Schaller G.B., 1968. Hunting behavior of the cheetah in the Serengeti National Park, Tanzania // *E. Afr. Wildl. J.* V. 6. P. 95-110.
- Schaller G.B., 1970. This gentle and elegant cat // *Nat. Hist.* V. 79. P. 30-39.
- Schaller G.B., 1972. The Serengeti Lion: a Study in Predator-Prey Relations. Chicago: Univ. Chicago Press.
- Schaller G.B., Crawshaw R.G., Jr., 1981. Social organization in a capibara population // *Säugetierk. Mitt.* V. 29. P. 3-16.
- Schaller G.B., Lowther G.R., 1969. The relevance of carnivore behavior to the study of early hominids // *Southwest. J. Antropol.* V. 25. P. 307-341.
- Schel A.M., Tranquilli S., Zuberbühler K., 2009. The alarm call system of two species of black-and-white colobus monkeys (*Colobus polykomos* and *Colobus guereza*) // *J. Comp. Psychol.* V. 123. P. 136-150.
- Schenkel R., 1966a. On sociology and behaviour of impala (*Aepyceros melampus suara* Matschie) // *Z. Säugetierk.* Bd. 31. S. 177-205.
- Schenkel R., 1966b. Play, exploration and territoriality in the wild lion // *Symp. Zool. Soc. Lond.* V. 18. P. 11-22.
- Schwagmeyer P.L., 1990. Ground squirrel reproductive behavior and mating competition: A comparative perspective. In: Contemporary Issues in Comparative Psychology (D.A. Dewsbury, ed.), pp. 175-196. Sunderland: Sinauer.
- Scolly P.A., Judge P., 1981. The dynamics of social organization in a population of squirrel monkey (*Saimiri sciureus*) in a seminatural environment // *Primates* V. 22. P. 60-69.

- Shapiro L.E., Dewsbery D.A., 1986. Male dominance, female choice and male copulatory behaviour in two species of voles (*Microtus ochrogaster* and *Microtus montanus*) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 18. P. 267-274.
- Shepard K.N., Michopoulos V., Toufexis D.J., Wilson M.E., 2009. Genetic, epigenetic and environmental impact on sex differences in social behavior // *Physiol. Behav.* V. 97. P. 157-170.
- Sheridan M., Tamarin R.H., 1988. Space use, longevity, and reproductive success in meadow voles // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 22. P. 85-90.
- Sherman P.W., 1977. Nepotism and the evolution of alarm calls // *Science* V. 197. P. 1246-1253.
- Sherman P.W., 1980. The limits of ground-squirrel nepotism. In: *Sociobiology: Beyond Nature/Nurture* (G.W. Barlow, J. Silverberg, eds.), pp. 505-544. Boulder, CO: Westview.
- Sherman P.W., 1981. Kinship, demography, and Belding's ground squirrel nepotism // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 8. P. 251-259.
- Sherman P.W., Lacey E.A., Reeve H.K., Keller L., 1995. The eusociality continuum // *Behav. Ecol.* V. 6. P. 102-108.
- Sherratt T.N., Wilkinson D.M., 2010. Cooperation and Sociality. In: *Encyclopedia of Animal Behavior*, P. 396-401.
- Shi D., Hai S., Zheng S., Zhang Z., 1998. Studies of social behaviour in colonies of Brandt's vole (*Microtus brandti*) // Intern. Conf. Rodent Biology & Management. Oct. 5-9, 1998. Beijing, China. P. 71.
- Silk J.B., 2001. Primate socioecology // *International Encyclopedia of the Social & Behavioral Sciences*, P. 12028-12032.
- Simerly R.B., 2002. Wired for reproduction: organization and development of sexually dimorphic circuits in the mammalian forebrain // *Ann. Rev. Neurosci.* V. 25. P. 507-536.
- Sinclair A.R.E., 1974. The social organization of the East African buffalo (*Syncerus caffer* Sparman). In: *The Behaviour of Ungulates and its Relation to Management*. V. I. (V. Geist, F. Walther, eds.), pp. 117-132. Morges: I.U.C.N.
- Sinclair A.R.E., 1977. *The African buffalo: A study of resource limitation of populations*. Chicago: Univ. of Chicago Press.
- Simons E.L., 1972. *Primate Evolution*. New York: MacMillan Co.
- Slobodchikoff C.N., 1984. Resources and the evolution of social behavior. In: *A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems*. (P.W. Price, C.N. Slobodchikoff, W.S Gaud, eds.), pp. 227-251. New York: John Wiley & Sons, Inc.
- Slobodchikoff C.N., Fisher C., Shapiro J., 1986. Predator-specific alarm calls of prairie dogs // *Am. Zool.* V. 26. P. 557.
- Smorkatcheva A.V., 1999. The social organization of the mandarin vole, *Lasiopodomys mandarinus*, during the reproductive period // *Z. Säugetierk.* V. 64. P. 344-355.
- Smorkatcheva A.V., 2003. Parental care in the captive mandarin vole, *Lasiopodomys mandarinus* // *Can. J. Zool.* V. 8. P. 1-7.
- Snyder R.L., Christian J.J., 1960. Reproductive cycle and litter size of the woodchuck // *Ecology* V. 41. P. 647-656.
- Solomon N.G., 1991. Current indirect fitness benefits associated with philopatry in juvenile prairie voles // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 29. P. 277-282.
- Solomon N.G., 1993. Body size and social preferences of male and female prairie vole, *Microtus ochrogaster* // *Anim. Behav.* V. 45. P. 1031-1033.
- Solomon N.G., 1994. Effect of the pre-weaning environment on subsequent reproduction in prairie voles, *Microtus ochrogaster* // *Anim. Behav.* V. 48. P. 331-341.

- Solomon N.G., 2003. A reexamination of factors influencing philopatry in rodents // *J. Mammal.* V. 84. P. 1182-1197.
- Solomon N.G., French J.A., 1997. The study of mammalian cooperative breeding. In: *Cooperative Breeding in Mammals* (N.G. Solomon, J.A. French, eds.), pp. 1-10. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Solomon N.G., Getz L.L., 1997. Examination of alternative hypotheses for cooperative breeding in rodents. In: *Cooperative Breeding in Mammals* (N.G. Solomon, J.A. French, eds.), pp. 199-230. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Solomon N.G., Keane B., 2007. Reproductive strategies in female rodents. In: *Rodent Societies – An Ecological & Evolutionary Perspective* (J.O. Wolff, P.W. Sherman, eds.), pp. 42-56. Chicago: Univ. Chicago Press.
- Solomon N.G., Keane B., Knoch L.R., Hogan P.J., 2004. Multiple paternity in socially of monogamous prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // *Can. J. Zool.* V. 82. P. 1667-1671.
- Sommer S., 2000. Sex-specific predation on a monogamous rat, *Hypogeomys antimena* (Muridae, Nesomyiinae) // *Anim. Behav.* V. 59. P. 1087-1094.
- Sommer S., Tichy H., 1999. Major histocompatibility complex (MHC) class II polymorphism and paternity in the monogamous *Hypogeomys antimena*, the endangered, largest endemic Malagasy rodent // *Molec. Ecol.* V. 8. P. 1259-1272.
- Sommer V., Reichard U., 2000. Rethinking monogamy: The gibbon case. In: *Primate Males* (P. Kappeler, ed.), pp. 159-168. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Southwick C.H., Beg M.A., Siddiqi M.R., 1965. In: *Primate Behavior* (I. DeVore, ed.), pp. 111-159. New York: Holt, Rinehart & Winston.
- Southwick C.H., Siddiqi M.F., 1974. Contrasts in primate social behavior // *BioScience* V. 24. P. 398-406.
- Spinks A.C., Bennett N.C., Jarvis J.U.M., 1999. Regulation of reproduction in female common mole-rats, *Cryptomys hottentotus hottentotus*: The effects of breeding season and reproductive status // *J. Zool.* V. 248. P. 161-168.
- Spinks A.C., Bennett N.C., Jarvis J.U.M., 2000a. A comparison of the ecology of two populations of the common mole rat *Cryptomys hottentotus hottentotus*: The effect of aridity on food, foraging and body mass // *Oecologia* V.125. P. 341-349.
- Spinks A.C., Jarvis J.U.M., Bennett N.C., 2000b. Comparative patterns of philopatry and dispersal in two common mole rat populations: Implications for the evolution of mole-rat sociality // *J. Anim. Ecol.* V. 69. P. 224-234.
- Srinivasan M., Laychock S.G., Hill D.J., Patel M.S., 2003. Neonatal nutrition: metabolic programming of pancreatic islets and obesity // *Exp. Biol. Med. (Maywood)*. V. 228. P. 15-23.
- Stacey P.B., 1979. Habitat saturation and communal breeding in the acorn woodpecker // *Anim. Behav.* V. 27. 1153-1166.
- Stacey P.B., Ligon J.D., 1987. Territory quality and dispersion options in the acorn woodpecker, and a challenge to the habitat saturation model of cooperative breeding // *Am. Nat.* V. 130. P. 654-676.
- Stacey P.B., Ligon J.D., 1991. The benefits-of-philopatry hypothesis for the evolution of cooperative breeding: Variation in territory quality and group size effects // *Am. Nat.* V. 137. 831-846.
- Stamps J.A., 1988. Conspecific attraction and aggregation in territorial species // *Am. Nat.* V. 131. P. 329-347.
- Starin E.D., 1981. Monkey moves // *Nat. Hist.* V. 90. P. 37-42.
- Stephens D.W., Krebs J.R., 1986. *Foraging Theory*. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Stephens D.W., Brown J.S., Ydenberg R.C., 2007. *Foraging: Behavior and Ecology*. Chica-

- go: Univ. of Chicago Press.
- Sterck E.H.M., Watts D.P., van Schaik C.P., 1997. The evolution of female social relationships in nonhuman primates // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 41. P. 291-309.
- Stevenson M.F., Poole T.B., 1982. Playful interactions in family groups of the common marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*) // *Anim. Behav.* V. 30. 886-888.
- Stevenson M.F., Rylands A.B., 1988. The marmosets, genus *Callithrix*. In: Ecology and Behavior of Neotropical Primates (R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A.F. Coimbra-Filho, G.A.B. da Fonseca, eds.), pp. 131-122. Washington: World Wildlife Fund.
- Stock S., Uvnäs-Moberg K., 1988. Increased plasma levels of oxytocin in response to afferent electrical stimulation of the sciatic and vagal nerves and in response to touch and pinch in an anesthetized rats // *Acta Physiol. Scand.* V. 132. P. 29-34.
- Stolzenberg D.S., Stevens J.S., Rissman E.F., 2012. Experience-facilitated improvements in pup retrieval; evidence for an epigenetic effect // *Horm. Behav.* V. 62. P. 128-135.
- Storm G.L., 1965. Movements and activities of foxes as determined by radio-tracking // *J. Wildl. Mgmt.* V. 29. P. 1-13.
- Storm G.L., Andrews R.D., Phillips R.L., Bishop R.A., Siniff D.B., Tester J.R., 1976. Morphology, reproduction, dispersal, and mortality of midwestern red fox populations // *Wildl. Monogr.* V. 49. P. 1-82.
- Strayer F.F., Taylor M., Yanciw P., 1975. Group composition effects on social behaviour of captive squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) // *Primates* V. 16. P. 253-260.
- Struhsaker T.T., 1969. Correlates of ecology and social organization among African cercopithecines // *Folia Primatol.* V. 11. P. 80-118.
- Struhsaker T.T., 1974. Correlates of ranging behavior in a group of red colobus monkeys (*Colobus badius tephrosceles*) // *Amer. Zool.* V. 14. P. 177-184.
- Struhsaker T.T., Oates J.F., 1975. Comparison of the behavior and ecology of red colobus and black-and-white colobus monkeys in Uganda: a summary. In: Socioecology and Psychology of Primates (R.H. Tuttle, ed.), pp. 103-123. Mouton, Den Haag.
- Strum S.C., 1983. Baboon cues for eating meat // *J. Hum. Evol.* V. 12. P. 327-336.
- Suchocki D., Rosenfeld P., Levine S., 1993. Maternal regulation of hypothalamic-pituitary-adrenal axis in the infant rat: The roles of feeding and stroking // *Dev. Brain Res.* V. 75. P. 185-192.
- Sugiyama Y., 1967. Social organization of hanuman langurs. In: Social Communication Among Primates (S.A. Altmann, ed.), pp. 124-138. Chicago: Univ. of Chicago Press.
- Sunquist M.E., 1981. The social organization of tigers *Panthera tigris* in Royal Chitawan National Park, Nepal // *Smithson. Contrib. Zool.* V. 336. P. 1-98.
- Sunquist M.E., Sunquist F.C., 1989. Ecological constraints on predation by large felids. In: Carnivore Behavior, Ecology and Evolution (J.L. Gittleman, ed.), pp. 283-301. New York: Cornell Univ. Press.
- Sussman R.W., 1977. Feeding behavior of *Lemur catta* and *Lemur fulvus*. In: Primare Ecology: Feeding and Ranging Behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes (T.H. Clutton-Brock, ed.), pp. 1-37. London: Academic Press.
- Sutcliffe M.G., Poole T.B., 1984. Intragroup agonistic behavior in captive groups of the common marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*) // *Int. J. Primatol.* V. 5. P. 473-489.
- Suzuki A., 1979. The variation and adaptation of social groups of chimpanzees and black-and-white colobus monkeys. In: Primate Ecology and Human Origins (I.S. Bernstein, E.O. Smith, eds.), pp. 153-173.
- Szyf M., Weaver I.C.G., Champagne F.A., Diorio J., Meaney M.J., 2005. Maternal programming of steroid receptor expression and phenotype through DNA methylation in the rat // *Front. Neuroendocrinol.* V. 26. P. 139-162.
- Szyf M., Weaver I., Meaney M., 2007. Maternal care, the epigenome and phenotypic diffe-

- rences in behavior // *Reprod. Toxicol.* V. 24. P. 9-19.
- Taber A.B., Macdonald D.W., 1992a. Spatial organization and monogamy in the mara *Dolichotis patagonum* // *J. Zool., Lond.* V. 227. P. 417-438.
- Taber A.B., Macdonald D.W., 1992b. Communal breeding in the mara *Dolichotis patagonum* // *J. Zool., Lond.* V. 227. P. 439-452.
- Takasaki H., 1981. Troop size, habitat quality and home range area in Japanese macaques // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 9, P. 277-281.
- Talmage-Riggs G., Ansel S., 1973. Homosexual behavior and dominance hierarchy in a group of captive female squirrel monkey (*Saimiri sciureus*) // *Folia Primatol.* V. 19. P. 61-72.
- Tardif S.D., Richter C.B., 1981. Competition for a desired food in family groups of the common marmoset (*Callithrix jacchus*) and the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) // *Lab. Anim. Sci.* V. 31. P. 52-55.
- Tardif S.D., Harrison M.L., Simek M.A., 1993. Communal infant care in marmosets and tamarins: relation to energetics, ecology, and social organization. In: *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behavior, and Ecology* (A.B. Rylands, ed.), pp. 176-199. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Tate-Ostroff B.A., Bridges R.S., 1987. Regulation of prolactin secretion in parental rats: Roles of steroid priming and pituitary responsiveness // *Psychoneuroendocrinol.* V. 12. P. 385-391.
- Taylor J., 1976. The advantage of spacing-out // *J. Theor. Biol.* V. 59. P. 485-490.
- Tchabovsky A.V., Popov S.V., Krasnov B.R., 2001. Intra- and interspecific variation in vigilance and foraging of two gerbillid rodents, *Psammomys obesus* and *Rhombomys opimus*: the effect of social environment // *Anim. Behav.* V. 62. P. 965-972.
- Tenaza R., Ross B.A., Tanticharoenyos P., Berkson G., 1969. Individual behaviour and activity rhythms of captive slow lorises (*Nycticebus coucang*) // *Anim. Behav.* V. 17. P. 664-669.
- Tener J.S., 1965. Muskoxen in Canada. Ottawa: Queen's Printer.
- Terborgh I., 1983. *Five New World Primates: A Study in Comparative Ecology*. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Terborgh I., Goldizen A.W., 1985. On the mating system of the cooperatively breeding saddle-backed tamarin // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 16. P. 293-299.
- Terborgh J., Janson C.H., 1986. The socioecology of primate groups // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 17. P. 111-135.
- Terhune J.M., Brillant S.W., 1996. Harbour seal vigilance decreases over time since haul out // *Anim. Behav.* V. 51. P. 757-763.
- Thenius E., 1969. Stammesgeschichte der Säuretiere (einschließlich der Hominiden) // *Hand. Zool.* VIII (47 & 48). P. 1-722.
- Thenius E., Hofer H., 1960. *Stammesgeschichte der Säuretiere*. Wien: Springer Verlag.
- Thomas J.A., Birney E.C., 1979. Parental care and mating system of the prairie vole, *Microtus ochrogaster* // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 5. P. 171-186.
- Tileston J.V., Lechleitner R.R., 1966. Some comparison of the black-tailed and white-tailed prairie dogs in North-Central Colorado // *Amer. Midland Nat.* V. 75. P. 292-316.
- Tinbergen N., Impekoven M., Franck D., 1967. An experiment on spacing-out as a defence against predation // *Behaviour* V. 28. P. 305-321.
- Tinley K.L., 1969. Dikdik *Madoqua kirkii* in South-West Africa: Notes on distribution, ecology and behavior // *Madoqua* V. 1. P. 7-33.
- Toshisada N., 1972. A note on the ecology of the red colobus monkeys (*Colobus badius thephrosceles*) living in the Mahali Mountains // *Primates* V. 13. P. 57-64.
- Trainor B.C., Marler C.A., 2001. Testosterone, paternal behaviour, and aggression in the

- monogamous California mouse (*Peromyscus californicus*) // *Horm. Behav.* V. 40. P. 32-42.
- Trainor B.C., Marler C.A., 2002. Testosterone promotes paternal behaviour in a monogamous mammal via conversion to oestrogen // *Proc. R. Soc. Lond.* V. 269. P. 823-829.
- Travis S.E., Slobodchikoff C.N., 1993. Effects of food resource distribution on the social system of Gunnison's prairie dog (*Cynomys gunnisoni*) // *Can. J. Zool.* V. 71. P. 1186-1192.
- Travis S.E., Slobodchikoff C.N., Keim P., 1995. Ecological and demographic effects on intraspecific variation in the social system of prairie dogs // *Ecology* V. 76. P. 1794-1803.
- Travis S.E., Slobodchikoff C.N., Keim P., 1996. Social assemblages and mating relationships in prairie dogs: a DNA fingerprint analysis // *Behav. Ecol.* V. 7. P. 95-100.
- Treisman M., 1975a. Predation and the evolution of gregariousness. I. Models for concealment and evasion // *Anim. Behav.* V. 23. P. 779-800.
- Treisman M., 1975b. Predation and the evolution of gregariousness. II. An economic model for predator-pray interaction // *Anim. Behav.* V. 23. P. 801-825.
- Tsingalia H.M., Rowell T.E., 1984. The behavior of adult male blue monkeys // *Z. Tierpsychol.* V. 64. P. 235-268.
- Turnbull-Kemp P., 1967. The Leopard. Capetown: Howard Temmens.
- Turner L.M., Young A.R., Romper H., Schoneberg T., Phelps S.M., Hoekstra H.E., 2010. Monogamy evolves through multiple mechanisms: Evidence from V1aR in deer mice // *Mol. Biol. Evol.* V. 27. P. 1269-1278.
- Turner J.D., Kirschner S.A., Molitor A.M., Evdokimov K., Muller C.P., 2015. Epigenetics // *International Encyclopedia of the Social & Behavioral Sciences (Second Edition)* P. 839-847.
- Uvnäs-Moberg K., 1996. Neuroendocrinology of the mother-child interaction // *Tr. Endocrinol. Metabol.* V. 7. P. 126-131.
- Uvnäs-Moberg K., 1998. Oxytocin may mediate the benefits of positive social interaction and emotions // *Psychoneuroendocrinology* V. 23. P. 819-835.
- Uvnäs-Moberg K., Lundeborg T., Bruzelius G., Alster P., 1992. Vagally mediated release of gastrin and cholecystokinin following sensory stimulation // *Acta Physiol. Scand.* V. 146. P. 349-356.
- Uvnäs-Moberg K., Bruzelius G., Alster P., Lundeborg T., 1993. The antinoceptive effect of non-noxious sensory stimulation is partly mediated through oxytocinergic mechanisms // *Acta Physiol. Scand.* V. 149. P. 199-204.
- Vadlamudi S., Kalhan S.C., Patel M.S., 1995. Persistence of metabolic consequences in the progeny of rats fed a HC formula in their early postnatal life // *Am. J. Physiol.* V. 269. P. 731-738.
- van Hooff J.A.R.A.M., 1988. Sociality in primates: A compromise of ecological and social adaptation strategies. In: Perspectives in the Study of Primates (A. Tartabini, M.L. Genta, eds.), pp. 9-23. de Rose, Cosenza.
- van Lawick H., van Lawick-Goodall J., 1970. The Innocent Killers. London: Collins.
- van Noordwijk M.A., van Schaik C.P., 1987. Competition among female long-tailed macaques, *Macaca fascicularis* // *Anim. Behav.* V. 35. V. 577-589.
- van Schaik C.P., 1983. Why are diurnal primates living in groups? // *Behaviour* V. 87. P. 120-143.
- van Schaik C.P., 1989. The ecology of social relationships amongst female primates. In: Comparative Socioecology: The Behavioral Ecology of Humans and Other Mammals (V. Standen, R.A. Foley, eds.), pp. 195-218. Oxford: Blackwell.
- van Schaik C.P., Dunbar R.I.M., 1990. The evolution of monogamy in large primates: A

- new hypothesis and some crucial tests // *Behaviour* V. 115. P. 30-62.
- van Schaik C.P., van Hooff J.A.R.A.M., 1983. On the ultimate causes of primate social systems // *Behaviour* V. 85. P. 91-117.
- van Schaik C.P., van Noordwijk M.A., Warsono B., Sutriyono E., 1983. Party size and early detection of predators in Sumatran forest primates // *Primates* V. 24. P. 211-221.
- van Schaik C.P., van Noordwijk M.A., 1985. The evolutionary effect of the absence of felids on the social organization of the Simeulue monkey (*Macaca fuscicularis fusca* Miller, 1903) // *Folia Primatol.* V. 44. P. 138-151.
- van Valkenburgh B., 1989. Carnivore dental adaptations and diet: A study of trophic diversity within guilds. In: *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution* (J.L. Gittleman, ed.), pp. 410-436. New York: Cornell Univ. Press.
- van Veelen M., Garcia J., Avilés L., 2010. It takes grouping and cooperation to get sociality // *J. Theor. Biol.* V. 264. P. 1240-1253.
- van Wormer J., 1964. *The World of the Coyote*. New York: J.B. Lippincott.
- Vasquez D.M., von Dours H., Levine S., Akil H., 1996. Regulation of the glucocorticoid and mineralocorticoid receptor mRNA in the hippocampus of the maternally deprived infant rat // *Brain Res.* V. 131. P. 79-90.
- Vásquez R.A., 1997. Vigilance and social foraging in *Octodon degus* (Rodentia: Octodontidae) in central Chile // *Rev. Chil. Hist. Nat.* V. 70. P. 557-563.
- Vásquez R.A., Ebensperger L.A., Bozinovic F., 2002. The effect of microhabitat on running velocity, intermittent locomotion, and vigilance in a diurnal rodent // *Behav. Ecol.* V. 13. P. 182-187.
- Vaughan T.A., Schwartz S.T., 1980. Behavioral ecology of an insular woodrat // *J. Mammal.* V. 61. P. 205-218.
- Vehrencamp S.L., 1983. A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies // *Anim. Behav.* V. 31. P. 667-682.
- Vehrencamp S.L., Bradbury J.W., 1984. Mating systems and ecology. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (J.R. Krebs, N.B. Davies, eds.), pp. 251-278. Oxford: Blackwell Scientific.
- Verdolin J.L., 2007. Resources, not male mating strategies, are a determinant of social structure in Gunnison's prairie dogs (*Cynomys gunnisoni*) // *Behaviour* V. 144. P. 1361-1382.
- Verner J., Willson M.F., 1966. The influence of habitats on mating systems of North American passerine birds // *Ecology* V. 47. P. 143-147.
- Vestal B.M., MacCarley H., 1984. Spatial and social relations of kin in thirteen-lined and other ground squirrels. In: *The Biology of Ground-Dwelling Squirrels* (J.O. Murie, G.R. Michener, eds.), pp. 404-423. Lincoln: Univ. Nebraska Press.
- Vitala J., 1977. Social organization in cyclic subarctic populations of the voles *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) and *Microtus agrestis* (L.) // *Ann. Zool. Fennici* V. 14. P. 53-93.
- Vitala J., 1994. Monogamy in free living *Microtus oeconomus* // *Ann. Zool. Fennici* V. 31. P. 343-345.
- Vine I., 1971. Risk of visual detection and pursuit by a predator and the selective advantage of flocking behavior // *J. Theor. Biol.* V. 30. P. 405-422.
- vom Saal F.S., Grant W., MsMullen C., Laves R., 1983. High fetal estrogens titers correlate with enhanced sexual performance and decreased aggression in male mice // *Science* V. 220. P. 1306-1309.
- von Hippel F.A., 1996. Interactions between overlapping multi-male groups of black-and-white colobus monkeys (*Colobus guereza*) in the Kakamega Forest, Kenya // *Am. J. Primatol.* V. 38. P. 193-209.

- von Kirchshofer R., 1960. Über das “Harnspritzen” der Großen Mara (*Dolichotis patagonum*) // *Z. Säugetierk.* Bd. 25. S. 112-127.
- von Schantz T., 1981. Female cooperation, male competition and dispersal in the red fox, *Vulpes vulpes* // *Oikos* V. 37. P. 63-68.
- von Schantz T., 1984. Carnivore social behavior – does it need patches? // *Nature* V. 307. P. 389-390.
- von Ullrich W., 1961. Zur Biologie und Soziologie der Colobus affen (*Colobus guereza*) // *Zool. Garten* V. 25. P. 305-368.
- Walker E.P., 1964. Mammals of the World. Vol. II. Baltimore: John Hopkins Press.
- Walsh C.J., Fleming A.S., Lee A., Magnusson J.E., 1996. The effects of olfactory and somatosensory desensitization on Fos-like immunoreactivity in the brains of pup-exposed postpartum rats // *Bevav. Neurosci.* V. 110. P. 134-153.
- Wan X., Wang M., Wang G., Liu W., Zhong W., 2002. The adaptive pattern in social behaviour between adult and sub-adult Brandt's voles (*Microtus brandti*) to photo-period // *Acta Theriol. Sinica* V. 22. P. 116-122.
- Wang Z., De Vries G.J., 1993. Testosterone effects on paternal behavior and vasopressin immunoreactive projections in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // *Brain Res.* V. 631. P. 156-160.
- Wang Z.X., Insel T.R. 1996. Parental behavior in voles // *Advances in the Study of Behavior* V. 25. P. 361-384.
- Wang Z.X., Novak M.A., 1992. Influence of the social environment on parental behavior and pup development of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) and prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // *J. Comp. Psychol.* V. 106. P. 163-171.
- Ward P., Zahavi A., 1973. The importance of certain assemblages of birds as “Information-Centres” for food finding // *Ibis* V. 115. P. 517-534.
- Waring A., Perper T., 1980a. Parental behaviour in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). I. Retrieval // *Anim. Behav.* V. 27. P. 1091-1097.
- Waring A., Perper T., 1980b. Parental behaviour in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). II. Parental interactions // *Anim. Behav.* V. 28. P. 331-340.
- Waser P.M., 1980. Small nocturnal carnivores: Ecological studies in the Serengeti // *Afr. J. Ecol.* V. 18. P. 167-185.
- Waser P.M., 1981. Sociality or territorial defense: The influence of resource renewal // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 8. P. 231-237.
- Waser P.M., 1988. Resources, philopatry and social interactions among mammals. In: *The Ecology of Social Behavior* (C.N. Slobodchikoff, ed.), pp. 109-130. San Diego, CA: Acad. Press.
- Waser P.M., Jones W.T., 1983. Natal philopatry among solitary mammals // *Q. Rev. Biol.* V. 58. P. 355-390.
- Waser P.M., Waser M.S., 1985. *Ichneumia albicauda* and the evolution of mongoose gregariousness // *Z. Tierpsychol.* V. 68. P. 137-151.
- Waser P.M., Keane B., Creel S.R., Elliott L.F., Minchella D.J., 1994. Possible male coalitions in a solitary mongoose // *Anim. Behav.* V. 47. P. 289-294.
- Waterman J., 2007. Male mating strategies in rodents. In: *Rodent Societies – An Ecological & Evolutionary Perspective* (J.O. Wolff, P.W. Sherman, eds.), pp. 27-41. Chicago: Univ. Chicago Press.
- Watson R.M., 1969. Reproduction of wildbeest, *Connochaetes taurinus albojubatus* Thomas, in the Serengeti region, and its significance to conservation // *J. Reprod. Fert. Suppl.* V. 6. P. 287-310.
- Weaver I.C., 2007. Epigenetic programming by maternal behavior and pharmacological intervention. Nature versus nurture: let's call the whole thing off // *Epigenetics* V. 2. P.

- Weaver I.C.G., 2009. Epigenetic effects of glucocorticoids // *Seminars in Fetal and Neonatal Medicine* V. 14. P. 143-150.
- Weaver J., Cervoni F., Champagne A., D'Alessio S., Sharma J., Seckl S., Dymov M., Szyf M., Meaney M., 2004. Epigenetic programming by maternal behavior // *Nat. Neurosci.* V. 7. P. 847-854.
- Weaver I.C., D'Alessio A.C., Brown S.E., Hellstrom I.C., Dymov S., Sharma S., 2007. The transcription factor nerve-growth-factor-inducible-protein A mediates epigenetic programming: altering epigenetic marks by immediate-early genes // *J. Neurosci.* V. 27. P. 1756-1768.
- Weinandy R., Gatterman R., 1999. Parental care and time sharing in the Mongolian gerbil // *Z. Säugetierk.* V. 62. P. 169-175.
- Welker C., Röber J., Lührmann B., 1981. Zum Anteil der einzelnen Gruppenmitglieder an der Jungenaufzucht beim Weissbüschelaffchen *Callithrix jacchus*, beim Lisztäffchen *Saguinus oedipus* und beim springaffen *Callicebus moloch* // *Zool. Anz.* Bd. 207. S. 201-209.
- Werdenich D., Huber L., 2002. Social factors determine cooperation in marmosets // *Anim. Behav.* V. 64. V. 771-781.
- West S.D., 1977. Midwinter aggregation in the northern red-backed vole, *Clethrionomys rutilus* // *Can. J. Zool.* V. 55. P. 1404-1409.
- Whalen R.E., 1972. Gonadal hormones, the nervous system and behavior // *Adv. Behav. Biol.* V. 4. P. 1-25.
- Whitten P.L., 1983. Diet and dominance among female vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) // *Am. J. Primatol.* V. 5. P. 139-159.
- Williams J.R., Insel T.R., Harbaugh C.R., Carter C.S., 1994. Oxytocin centrally administered facilitates formation of a partner preference in female prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // *J. Neuroendocrinol.* V. 6. P. 247-250.
- Wilson E.O., 1975. *Sociobiology: the new synthesis*. Cambridge, Mass: Belknap Press.
- Wilson S.C., 1982. Parent-young contact in prairie and meadow voles // *J. Mammal.* V. 63. P. 300-305.
- Wilsson L., 1971. Observations and experiments on the ethology of the European beaver (*Castor fiber* L.) // *Viltrevy (Stockholm)* V. 8. P. 115-260.
- Wingfield J.C., 1984. Androgens and mating systems: testosterone-induced polygyny in normally monogamous birds // *Auk* V. 101. P. 665-671.
- Wingfield J.C., Hegner R.E., Dufty A.M., Ball G.F., 1990. The "challenge hypothesis": Theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies // *Amer. Nat.* V. 136. P. 829-846.
- Winslow J.T., Insel T.R., 1993. Effects of central vasopressin administration to infant rats // *Eur. J. Pharmacol.* V. 233. P. 101-107.
- Winslow J., Hastings N., Carter C.S., Harbaugh C., Insel T., 1993. A role for central vasopressin in pair bonding in monogamous prairie voles // *Nature* V. 365. P. 545-548.
- Wittenberger J.F., 1979. The evolution of mating systems in birds and mammals. In: *Handbook of Behavioral Neurobiology* (P. Marler, J. Vandenbergh, eds.), pp. 271-349. New York: Plenum Press.
- Wittenberger J.F., 1980. Group size and polygamy in social mammals // *Am. Nat.* V. 115. P. 197-222.
- Wittenberger J.F., Tilson R.L., 1980. The evolution of monogamy: Hypotheses and evidence // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 11. P. 197-232.
- Wolff J.O., 1985. Behavior. In: *Biology of New World Microtus* (R.H. Tamarin, ed.), pp. 340-372. Shippensburg, PA: Am. Soc. Mammalogists.

- Wolff J.O., 1993. Why are female small mammals territorial? // *Oikos* V. 68. P. 364-370.
- Wolff J.O., 1994. Reproductive success of solitarily and communally nesting white-footed mice and deer mice // *Behav. Ecol.* V. 5. P. 206-209.
- Wolff J.O., Dunlap A.S., 2002. Multi-male mating, probability of conception, and litter size in the prairie vole (*Microtus ochrogaster*) // *Behav. Proces.* V. 58. P. 105-110.
- Wolff J.O., Lidicker W.Z., Jr., 1980. Population ecology of the taiga vole, *Microtus xanthognathus*, in interior Alaska // *Can. J. Zool.* V. 58. P. 1800-1820.
- Wolff J.O., Lidicker W.Z., Jr., 1981. Communal winter nesting and food sharing in taiga voles // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 9. P. 237-240.
- Woodcock A.J., 1978. Allogrooming relationships in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). In: *Biology and Behavior of Marmosets* (H. Rothe, H. Wolters, J.P. Hearn, eds.), pp. 181-190. Göttingen: Eigenferlag H. Rothe.
- Woodroffe R., Macdonald D.W., 1993. Badger sociality – models of spatial grouping // *Symp. Zool. Soc. Lond.* V. 65. P. 145-169.
- Woods C.A., Boraker D.C., 1975. *Octodon degus* // *Am. Soc. Mammal. Spec.* V. 67. P. 1-5.
- Wrangham R.W., 1977a. On the evolution of ape social systems // *Social Science Information* V. 18. P. 335-368.
- Wrangham R.W., 1977b. Feeding behaviour of chimpanzees in Gombe National Park, Tanzania. In: *Primate Ecology* (T.H. Clutton-Brock, ed.), pp. 504-538. London: Academic Press.
- Wrangham R.W., 1980. An ecological model of female-bonded primate groups // *Behaviour* V. 75. P. 262-300.
- Wrangham R.W., 1983. Ultimate factors determining social structure. In: *Primate Social Relationships: An Integrated Approach* (R.A. Hinde, ed.), pp. 255-262. Sunderland, Mass: Sinauer.
- Wrangham R.W., Rubenstein D.I., 1986. Social evolution in birds and mammals. In: *Ecological Aspects of Social Evolution: Birds and Mammals* (D.I. Rubenstein, R.W. Wrangham, eds.), pp. 452-470. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Wrangham R.W., Gittleman J.L., Chapman C.A., 1993. Constraints on group size in primates and carnivores: population density and day range as assays of exploitation competition // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 32. P. 199-209.
- Wright P.C., 1978. Home range activity pattern and agonistic encounters of a group of night monkeys (*Aotus trivirgatus*) in Peru // *Folia Primatol.* V. 29. P. 43-55.
- Wright P.C., 1984. Biparental care in *Aotus trivirgatus* and *Callicebus moloch*. In: *Female Primates: Studies by Female Primatologists* (M. Small, ed.), pp. 59-75. New York: Liss Press.
- Wyman J., 1967. The jackals of the Serengeti // *Animals* V. 10. P. 79-83.
- Wynne-Edwards V.C., 1962. *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior*. Edinburgh: Oliver & Boyd.
- Yáber M.C., Herrera E.A., 1994. Vigilance, group size and social status in capybaras // *Anim. Behav.* V. 48. P. 1301-1307.
- Yamamoto M.E., Araújo A., de Sousa M.B.C., de Fátima Arruda M., 2010. Social organization in *Callithrix jacchus*: Cooperation and competition // *Advances in the Study of Behavior* V. 42. P. 259-273.
- Yensen E., Sherman P.W., 2003. Ground squirrels (*Spermophilus* species and *Ammospermophilus* species). In: *Wild Mammals of North America* (G. Feldhammer, B. Thompson, J. Chapman, eds.), pp. 211-231. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press.
- Yimkao P., Srikosamatara S., 2006. Ecology and site-based conservation of the white-handed gibbon (*Hylobates lar* L.) in human-use forests in Mae Hong Son province, northern Thailand // *Nat. Hist. Bull. Siam. Soc.* V. 54. P. 109-138.

- Ylönen H., Viitala J., 1985. Social organization of an enclosed winter population of the bank vole *Clethrionomys glareolus* // *Ann. Zool. Fennici* V. 22. P. 353-358.
- Yoshida K., 1968. Local and intertroop variability in ecology and social behaviour of common Indian langurs. In: *Primates: Studies in Adaptation and Variability* (P.C. Jay, ed.), pp. 217-242. New York: Holt, Rinehart & Winston.
- Young L.J., 1999. Oxitocin and vasopressin receptors and species-typical social behaviors // *Horm. Behav.* V. 36. P. 212-221.
- Young L.J., Wang Z.X., 2004. The neurobiology of pairbonding // *Nat. Neurosci.* V. 7. P. 1048-1054.
- Young L.J., Winslow J.T., Nilsen R., Insel T.R., 1997. Species differences in V-sub-1a receptor gene expression in monogamous and nonmonogamous voles: Behavioral consequences // *Behav. Neurosci.* V. 111. P. 599-605.
- Young L.J., Wang Z., Insel T.R., 1998. Neuroendocrine bases of monogamy // *Trends in Neurosci.* V. 21, P. 71-75.
- Young L.J., Nilsen R., Waymire K.G., MacGregor G.R., Insel T.R., 1999. Increased affiliative response to vasopressin in mice expressing the V1a receptor from a monogamous vole // *Nature* V. 400. P. 766-768.
- Young S.P., Goldman E.A., 1946. The Puma. Washington, D.C.: American Wildlife Inst.
- Yu X., Fang J., 2003. Influence of operational sex ratio and density on the copulatory behaviour and mating system of Brandt's vole *Microtus brandti* // *Acta Theriol. Sinica* V. 23. P. 326-331.
- Yu X., Sun R., Fang J., 2003. Effect of kinship on social behaviours in Brandt's voles (*Microtus brandti*) // *J. Ethol.* V. 22. P. 17-22.
- Zejda J., 1962. Winter breeding in the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) // *Folia Zool.* V. 25. P. 310-321.
- Zhang J., Zhong W., 1981. On the colonial structure of Brandt's vole in burrow units // *Acta Theriol. Sinica* V. 1. P. 51-56.
- Zimen E., 1971. Wölfe und Königspudel: Vergleichende Verhaltenbeobachtungen. München: R. Piper.
- Zimen J., 1976. On the regulation of pack size in wolves // *Z. Tierpsychol.* V. 40. P. 300-341.
- Zöphel U., 1999. Social organization of the vole *Microtus brandti* inhabiting steppes of Central Asia // *Proc. 3rd European Congress of Mammology, Finland, May 29-June 2, 1999.* P. 242.
- Zucker I., Johnston P.G., Frost D., 1980. Comparative, physiological, and biochronometric analyses of rodent seasonal reproductive cycles // *Prog. Reprod. Biol.* V. 5. P. 102-103.
- Zuckerman S., 1932. The Social Life of Monkeys and Apes. New York: Harcourt, Brace.

Оглавление

Введение	3
Часть 1. Экологические факторы, способствующие формированию группировок, и их связь с социальной организацией приматов, копытных и хищных	9
1.1. Социоэкология приматов	9
1.1.1. Изменчивость социальной структуры у приматов	11
1.1.2. Теоретические обоснования социальной эволюции приматов	14
1.1.3. Типология социальных систем приматов	18
1.1.4. Функциональная связь между социальной организацией и размером групп у приматов (group-size evolution)	37
1.1.5. Взаимосвязь между размерами группы, социальной структурой и экологией вида	41
1.2. Социоэкология копытных	53
1.2.1. Теоретические аспекты взаимосвязи между экологией и социальной организацией у копытных	53
1.2.2. Изменчивость социальной структуры у копытных	56
1.2.3. Социоэкологические концепции, объясняющие разнообразие социальных систем у копытных	69
1.3. Социоэкология хищных	77
1.3.1. Изменчивость социальной организации хищных	78
1.3.2. Факторы, благоприятствующие формированию группировок	85
1.3.3. Социоэкологические гипотезы, относящиеся к хищным	100
Часть 2. Экологические факторы, способствующие формированию группировок, и их связь с социальной организацией грызунов	109
2.1. Изменчивость социальной структуры у грызунов	110
2.1.1. Виды с пространственно-этологической структурой типа I	116
2.1.2. Виды с пространственно-этологической структурой типа II	125
2.1.3. Виды с пространственно-этологической структурой типа III	143
2.1.4. Виды с пространственно-этологической структурой типа IV	174
2.2. Факторы, способствующие формированию группировок в популяциях грызунов	222
2.2.1. Пресс хищников	223
2.2.2. Пространственное распределение кормовых ресурсов	228
2.2.3. Другие факторы, способствующие формированию группировок	236
Филопатрия	236
Формирование группировок у наземных беличьих	241
Факторы онтогенеза	243
Социальная среда	244
Повышение индивидуальной приспособленности (fitness)	248
2.2.4. Эволюция систем спаривания и социальность	252
2.2.5. Обобщенная экологическая модель эволюции социальности у грызунов	259

2.2.6. Кооперация как один из ведущих факторов эволюции социальности у грызунов	262
2.2.7. Эколого-физиологическая концепция эволюции социальности у грызунов	269
Проксимальные механизмы социализации и стимуляции родительского поведения у самцов	273
Эволюция социальности как эпигенетический феномен	288
Заключение	302
Список литературы	306
Оглавление	363

Научное издание

Владимир Степанович ГРОМОВ

**ЭВОЛЮЦИЯ СОЦИАЛЬНОСТИ
У МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

*Утверждено к печати Институтом проблем
экологии и эволюции им. А. Н. Северцова
Российской академии наук*

М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017 г.

Отпечатано в ООО «Галлея-принт»

Подписано в печать 07.04.2017. Заказ № 615

Формат 60×90¹/₁₆. Объем 24,5 печ. л. Тираж 300 экз.